

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

---

# ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

## БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

---

---

*Научный журнал*

---

---

2015

№ 4 (32)

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

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



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

Журнал входит в «Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук» Высшей аттестационной комиссии при Министерстве образования и науки Российской Федерации. Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия (свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.). Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024. Внесён в Ulrich's Periodicals Directory. Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters).

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

#### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

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

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

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

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

**Акимова Е.Е.** – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия). E-mail: [biotsu@rambler.ru](mailto:biotsu@rambler.ru), [biotsu@mail.ru](mailto:biotsu@mail.ru)

**Волокитина А.В.** (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск); **Воробьев Д.С.** (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск); **Штерншис М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск)

#### РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

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

**Издательство:** Издательский дом ТГУ

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

Подписано в печать 16.12.2015. Формат 70x108<sup>1/16</sup>. Усл. печ. л. 15,7. Тираж 250 экз. Заказ № 1501.

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

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

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

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

The editorial board of the “*Tomsk State University Journal of Biology*” commits to the internationally accepted principles of publication ethics expressed.

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

**Language:** Russian, English

**Publications are on non-commercial basis (FREE)**

**Open access**

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

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

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

**Contact the Journal**

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenina Pr., Tomsk, 634050, Russian Federation

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

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

### EDITORIAL COUNCIL

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

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

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

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

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

**Volokitina AV** (Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, Russia); **Vorobiev DS** (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Dukarev AG** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Krivets SA** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Sazonov AE** (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), **Stepanov VA** (The Research Institute of Medical Genetics, SB RAMS, Tomsk, Russia), **Shternshis MV** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

### EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

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

### PUBLISHER:

Tomsk State University Publishing House (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation)

Editor KG Shilko; proofreader KV Polkina; editor-translator MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LV Krivtsova.

Passed for printing 16.12.2015. Format 70x108<sup>1/16</sup>. Conventional printed sheets 15.7. Circulation - 250 copies. Order N 1501. 634050, 36 Lenina St., Tomsk, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-53-15-28. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: [rio.tsu@mail.ru](mailto:rio.tsu@mail.ru)

## СОДЕРЖАНИЕ

### БОТАНИКА

<b>Тупицына Н.Н., Сазанаква Е.В.</b> Обзор флористических исследований Хакасии .....	6
<b>Шевченко Н.Е., Годин В.Н.</b> Спектр половых форм во флоре лесов Центрального Предкавказья.....	42

### ЗООЛОГИЯ

<b>Добринский Н.Л.</b> Трофический фактор и локальная хорологическая структура населения грызунов на примере лесных полевков.....	62
<b>Ковалевский А.В., Редькин Я.А., Ильяшенко В.Б., Скалон Н.В.</b> Распространение видов семейства сорокопутовые Laniidae в Кузнецко-Салаирской горной области .....	76
<b>Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д.</b> Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) .....	91
<b>Попов П.А.</b> Пресноводные рыбы арктического побережья Сибири.....	107
<b>Ярцев В.В., Эксбрая Ж.-М., Куранова В.Н.</b> Оогенез сибирского углозуба <i>Salamandrella keyserlingii</i> (Amphibia: Caudata, Hynobiidae).....	127

### КЛЕТочНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

<b>Пермякова Н.В., Дейнеко Е.В.</b> Фрагменты векторной ДНК, интегрирующиеся в геном трансгенных растений моркови при агробактериальной трансформации.....	145
--	-----

### ЭКОЛОГИЯ

<b>Романова Е.В.</b> Закономерности распространения лишайников по территории г. Барнаул (Западная Сибирь, Россия).....	162
--	-----

**CONTENTS****BOTANY**

- Tupitsyna NN, Sazanakova EV.** Review of floristic studies in Khakassia ..... 6  
**Shevchenko NE, Godin VN.** The spectrum of sexual forms in the forest flora  
of the Central Ciscaucasia ..... 42

**ZOOLOGY**

- Dobrinskii NL.** The tropic factor and local chorological structure of the population  
of rodents as exemplified by bank voles ..... 62  
**Kovalevskiy AV, Red'kin YaA, Ilyashenko VB, Skalon NV.** Distribution  
of Laniidae species in the Kuznetsk-Salair Mountain Region ..... 76  
**Milovidov SP, Nechoroshev OG, Kuranov BD.** Birds of the valleys  
of the Tom River tributaries (Tomsk oblast) ..... 91  
**Popov PA.** Freshwater fish of the Arctic coast of Siberia ..... 107  
**Yartsev VV, Exbrayat JM, Kuranova VN.** Oogenesis in the Siberian salamander,  
*Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) ..... 127

**CELL BIOLOGY & GENETICS**

- Permyakova NV, Deineko ED.** Vector DNA fragments integrating into transgenic  
carrot genome during Agrobacterium-mediated transformation ..... 145

**ECOLOGY**

- Romanova EV.** Trends of lichen distribution in Barnaul (West Siberia, Russia) ..... 162

## БИОЛОГИЯ

УДК 581.9 /93 (571. 513)  
doi: 10.17223/19988591/32/1

**Н.Н. Тупицына, Е.В. Сазанаква**

*Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева,  
г. Красноярск, Россия*

### **Обзор флористических исследований Хакасии**

*Представлен ход флористических исследований на территории Хакасии со второй половины XX в., когда начинается новый этап обстоятельного изучения ее растительного покрова, осуществляемого ботаниками учебных (Томский университет, Красноярский педагогический институт, Хакасский университет) и научных (Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, заповедник «Хакасский») учреждений Сибири. Приведены данные о сроках, маршрутах и пунктах сбора материала, предоставленные исследователями, составленные по гербарным картотекам и публикациям; места хранения гербарного материала; научные труды, опубликованные по результатам исследования флоры Хакасии.*

**Ключевые слова:** история исследований; флора; коллекторы; маршруты, гербарий; Хакасия.

### **Введение**

История исследования растительного покрова южной части Красноярского края (включая Хакасию) с 1627 до 1954 г. освещена Л.М. Черепниным [1]. Исчерпывающее изложение материала в этой первой региональной работе, не потерявшей своего фундаментального значения до сего дня, позволяет продолжить историю флористического изучения Хакасии со второй половины XX в.

Анализ литературы показал, что в период, следующий за выходом вышеупомянутого труда Л.М. Черепнина, столь детальных работ, включающих указания коллекторов, сроки, маршруты экспедиций, мест сбора материала и хранения гербария, не издавалось. Почерпнуть информацию из обобщающих статей по этому вопросу практически невозможно, поскольку Хакасии в них либо совсем не уделяется внимания, либо сведения крайне бедны [2–7]. Специальных работ немного: И.А. Анкипович осветила историю изучения флоры восточного макросклона Кузнецкого Алатау [8], О.О. Липаткина – территории заповедника «Чазы» [9]; некоторые данные имеются в диссертациях исследователей флоры Хакасии [10–17], их можно получить также из следующих работ: А.В. Куминова характеризует историю изучения флоры и раститель-

ности всей Хакасии [18], В.П. Седельников – высокогорий Кузнецкого Алатау (очень кратко) [19], А.Л. Эбель – Хакасии в пределах северо-западной части Алтае-Саянской провинции [20].

Результаты исследований флоры Хакасии зафиксированы в сводках для крупных территорий, приведем только те, где Хакасия выделяется как особый регион или даются районы, ее составляющие: «Флора южной части Красноярского края» [21], «Определитель растений юга Красноярского края» [22] (ботанико-географические районы: С1 – Приабаканский, С3 – Июсо-Ширинский; Л1 – лесной и В1 – высокогорный Кузнецкого Алатау); «Флора Красноярского края» [23] (флористические районы: хакасские степи, отчасти Кузнецкий Алатау); «Определитель высокогорных растений Южной Сибири» [24]; «Флора Сибири» [25] (рабочий флористический район Ха); «Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции» [20] (МК – Назаровско-Минусинская котловина, северо-западная часть, КАВ – Кузнецкий Алатау, восточный район); «Дендрофлора Алтае-Саянской горной области», «Древесные растения Сибири» [26, 27], «Древесные растения Азиатской России» [28] (территория Хакасии изображена на картах распространения видов); список высших растений Алтае-Саянского экорегиона [29]; монографические обработки родов растений [30–37]; а также в отдельных статьях по флоре Хакасии<sup>1</sup> [38–45].

Процессы формирования высокогорной флоры Алтае-Саянского региона, включая Кузнецкий Алатау, отражены в работах Л.И. Малышева [46, 47], В.П. Седельникова [48], степной флоры Приенисейской Сибири, в том числе и хакасских степей, – А.В. Положий [49–56], степной флоры гор Южной Сибири – Г.А. Пешковой [57].

Сведения об охраняемых видах растений Хакасии содержатся в обобщающих сводках: «Редкие и исчезающие растения Сибири» [58], «Редкие и исчезающие виды растений Хакасии» [59], «Красная книга Республики Хакасия» [60, 61], «Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона. Опыт выделения» [62].

Часть литературных источников по флоре Хакасии приводится в библиографическом указателе [63].

Цель данной работы – представить ход флористических исследований на территории Хакасии со второй половины XX в. Здесь не рассматриваются труды по изучению растительности, ресурсов, полезных свойств и биологии отдельных видов, которые, несомненно, включают данные по флоре.

### Материалы и методика исследования

Материалом для статьи послужили публикации по изучению флоры Хакасии, личные (неопубликованные) сведения исследователей (данные о годах, маршрутах, местах сбора материала и хранения гербария), предо-

<sup>1</sup> К сожалению, регламент журнала не позволяет привести полный перечень опубликованных по данной теме источников.

ставленные Е.С. Анкиповичем, И.И. Гуреевой, П.А. Косачевым, В.И. Курбатским, А.И. Пяком, Е.Е. Тимошок, Д.Н. Шауло, А.Л. Эбелем.

### Результаты исследования и обсуждение

В середине XX в. начинается новый этап обстоятельных исследований растительного покрова Хакасии, осуществляемых ботаниками ряда научных и учебных учреждений Сибири – Томского государственного университета (г. Томск, ТГУ), Центрального Сибирского ботанического сада АН СССР (г. Новосибирск, ЦСБС), Красноярского государственного педагогического института (г. Красноярск, КГПИ, ныне педагогический университет им. В.П. Астафьева, КГПУ).

**50-е гг.** Сотрудники Гербария им. П.Н. Крылова (ТК) ТГУ вместе с аспирантами и студентами под руководством В.В. Ревердатто продолжили исследования флоры Приенисейской Сибири (и Хакасии), начатые им в 1920-е гг. (1921, 1924, 1926–1929, 1932–1934, 1936, 1948, 1951 гг.) [1], о выездах в Хакасию в последующие годы данные отсутствуют. Публикации В.В. Ревердатто за рассматриваемый период касаются в основном растительности, под его авторством опубликован второй выпуск «Флоры Красноярского края» [23].

В Хакасию начала выезжать для изучения флоры Приенисейской Сибири и семейства Fabaceae Lindl. сотрудник ТГУ А.В. Положий. Собранный материал был использован для описания новых для науки таксонов родов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC. [64, 65], изучения эндемичных и реликтовых видов бобовых во флоре Средней Сибири [66].

**Пункты сбора** А.В. Положий предоставлены В.И. Курбатским. **1953, 1960 гг.** (Совместно с Л.И. Оболенцовым). **1962 г.** (Совместно с Р.А. Кандасовой). **1966 г.** *Степные районы:* в окр. улуса Чарков, улуса Усть-Бюр (совместно с Г.И. Серых). **1968 г.** Хр. Саксары (совместно с А.Т. Мальцевой). **1971 г.** *Ширинская степь:* оз. Шира; *Абаканская степь* (совместно с Г.А. Пещовой). Гербарий ТК, Минусинского регионального краеведческого музея им. Н.М. Мартыанова, Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

**В этот же период** изучение флоры Хакасии, начатое Л.М. Черепниным, основателем Гербария при кафедре ботаники КГПИ (KRAS), было продолжено красноярскими ботаниками. Л.М. Черепнин неоднократно бывал в Хакасии в сороковых годах (1942–1944, 1946, 1948, 1949 гг.) [1]. Кроме приведенных, другие достоверные данные о сборах Л.М. Черепнина в Хакасии отсутствуют. Указание на 1957 г. [7, 67] не подтверждается гербарными сборами. Накопленные Л.М. Черепниным материалы послужили для написания статей по древним реликтам Приенисейских степей [68], особенностям флоры юга Красноярского края [69], а также вошли в его монографию [21].

**Пункты сбора** сотрудников кафедры ботаники КГПИ приводятся по работе Н.Н. Тупицыной, О.А. Зверевой [7]. **1957 г.** *Аскизский р-н:* ст. Восточный Портал (речка Нанхчул), д. Казановка (М.И. Беглянова, Л.И. Кашина,



Т.А. Ким); *Ширинский р-н*: д. Ефремкино (М.И. Беглянова, Т.К. Некошнова). **1962 г.** *Орджоникидзевский р-н*: пос. Орджоникидзевский с выездом на Ивановский рудник, истоки р. Саралы (М.И. Беглянова, Л.И. Кашина, Т.К. Некошнова); *Усть-Абаканский р-н*: с. Усть-Абакан (М.И. Беглянова). **1966 г.** Пос. Кызласов (М.И. Беглянова, Л.И. Кашина, Г.И. Черепнина). **1988 г.** *Усть-Абаканский р-н*: пос. Туманный (В.В. Воинков). Гербарий KRAS.

Сбор материала постоянно осуществлялся также сотрудниками кафедры ботаники КГПИ в период полевых студенческих практик. В картотеке Гербария KRAS часто отсутствуют фамилии руководителей практик (очевидно, это преподаватели М.И. Беглянова, Л.И. Кашина, Т.К. Некошнова).

**Пункты сбора** студентов кафедры ботаники КГПИ приводятся по картотеке Гербария KRAS. **1957 г.** *Бейский р-н*: с. Означенное, *Усть-Абаканский р-н*: окр. Оросительной. **1958 г.** *Ширинский р-н*: с. Сюжан. **1963 г.** *Ширинский р-н*: ст. Сон. **1964 г.** *Ширинский р-н*: с. Копьево. **1976 г.** *Ширинский р-н*: пос. Туим. **1977 г.** *Орджоникидзевский р-н*: пос. Орджоникидзевский. **1986 г.** *Ширинский р-н*: пос. Жемчужный. **1987 г.** *Орджоникидзевский р-н*: пос. Приисковый. Гербарий KRAS. Собранный материал был использован при написании двух последних выпусков «Флоры южной части Красноярского края» [21], изданных после смерти Л.М. Черепнина по инициативе В.Л. Черепнина коллективом кафедры ботаники (Е.М. Васильева, М.И. Беглянова, Л.И. Кашина, Т.К. Некошнова, Л.А. Панкратова), а также для «Определителя растений юга Красноярского края» [22].

**1963 г.** На хр. Хансын коллекционировали сотрудник Института леса и древесины СО АН СССР В.Л. Черепнин со студентом В. Лазгановым. Обработанные материалы вошли в 5-й и 6-й выпуски «Флоры южной части Красноярского края» [21] и в «Определитель растений юга Красноярского края» [22]. Гербарий KRAS, Минусинского регионального краеведческого музея им. Н.М. Мартянова.

**1966–1972 гг.** Растительный покров Хакасии под руководством А.В. Куминовой изучали сотрудники лаборатории геоботаники ЦСБС СО АН СССР [18]. Для проведения работ была организована Хакасская геоботаническая экспедиция, в работе которой принимали участие Н.Л. Алексева, Э.А. Ершова, Г.А. Зверева, А.С. Королева, И.М. Красноборов, Т.Г. Ламанова, Н.В. Логутенко, В.Р. Лыкова, Ю.М. Маскаев, Э.Я. Нейфельд, Г.Г. Павлова, В.П. Седельников, студенты разных вузов страны. Наряду с изучением растительности большое внимание было уделено флористическим исследованиям: уточнен общий список флоры (1 526 видов сосудистых растений) и ареалы видов в пределах Хакасии, выявлены формационные флоры геоботанических провинций, выполнен анализ флоры (таксономический, систематический, экологический, географический).

**Годы пребывания** А.В. Куминовой в Хакасии отражены в ее работе [70], маршруты не указаны. **1964, 1965, 1967–1972, 1975 гг.** – Хакаско-Тувинская экспедиция. Гербарий NS.

**1966–1999 гг.** Изучением растительного покрова Хакасии занимался И.М. Красноборов, сотрудник ЦСБС СО АН СССР. Из степной части Таштыпского района им описан новый вид рода *Veronica* L. [71]. Флористические находки учтены при написании ряда статей [72–74], монографии [75] и коллективных трудов [22, 23, 25], обработано большое число видов для «Красной книги...» [60, 61].

**Маршруты** приводятся по работе И.А. Артемова и др. [76]. **1966 г.** с. Таштып, с. Абаза, В. Матур – с. Б. Сея – д. В. Кирасибо – пос. Б. Он (совместно с Т.А. Павловой, В.В. Рубцовой, Г.Ф. Якутиной); долина р. Б. Он – с. Таштып – пос. Аскиз – улус Чирков – ст. Уйбат – ст. Сон – г. Абакан; высокогорья северных склонов Западного Саяна в бассейне р. Оны (совместно с Б. Бобонаковым, А. Васильевым и др.); Анзеркульские горы до устья р. Б. Он, через хребты Шаман и Хансын на хр. Сабинский. **1967 г.:** г. Абакан – с. Бея – с. Ключи – 1-я ферма Бейского совхоза – 3-я ферма – с. Кирба – с. Подгорное, оз. Сосновое – Центральная усадьба Бейского совхоза – с. Татарка – с. Новая. **1968 г.:** г. Абакан – с. Таштып – с. В. Таштып – с. Мюзюгол – с. Таштып (совместно с В.М. Ханминчуном, Э.А. Ершовой); верховья р. Б. Он – устье р. Б. Он – пос. Абаза (совместно с А.А. Дьяконовой, В.В. Рубцовой, В.М. Ханминчуном, С. Микрюковым); высокогорья по междуречью р. Б. Он и Она (совместно с В.М. Ханминчуном, С. Микрюковым); г. Абаза – р. Карасибо – р. Она – р. Карасума до верховьев – гора Черас-Постых и обратный путь (совместно с Э.А. Ершовой); с. Таштып – с. Мурты (долина р. М. Сеи) – д. Красный Труд – с. Б. Сея – с. Шепчуть – д. Матур (совместно с В.М. Ханминчуном). **1970 г.:** г. Абакан – ст. Уйбат – с. Камышта – с. Табат – хр. Джойский – перевал р. Аял-Кол – руч. Дурной – гора Таскыл-Клайский – пос. Табат – г. Абакан (совместно с М.Н. Ломоносовой); с. Аскиз – Центральная усадьба совхоза Таштып – д. Карагайская – с. Н. Имек – с. Таштып – с. В. Имек – д. Имякская – Центральная усадьба совхоза Таштып – д. В. Курулгаш – д. Н. Курулгаш – д. Борская – д. Б. Бор – с. Анжуй. **1987 г.:** с. Аскиз – с. Усть-Есь – пос. Абаза – трасса Абаза – АкДовурак, Канжуйский перевал – д. Кубайка – долина р. Она вблизи устья – пос. Б. Он – верховье р. Б. Он – перевал Саянский; д. Кубайка – с. Аскиз (совместно с Д. Мурреем, Б. Вебером, А.Г. Манеевым, М.П. Даниловым). **1990 г.:** с. Сарала – с. Приисковский, оз. Ивановское – с. Орджоникидзевское – с. Форпост – с. Сарала – с. Б. Сея – пос. Шира – с. Троицкое – с. Аскиз – Западный Саян у устья р. Б. Он – пос. Он – перевал Саянский. **1997 г.:** оз. Беле – оз. Иткуль – с. Гольджа. **1998 г.:** оз. Беле – оз. Иткуль. **1999 г.:** г. Абакан – ст. Шира – оз. Иткуль – пос. Шира (совместно с Е.С. Анкиповичем, О.О. Липаткиной). Гербарий NS.

**1967–1978 гг.** Флору Абаканской степи изучала аспирантка, затем сотрудница ТГУ А.Т. Мальцева [10, 77]. Открывались новые виды для флоры Хакасии [78], поднимались вопросы охраны и генезиса флоры [79, 80], изучались эндемичные и реликтовые виды [81, 82]. Гербарий ТК.

**1970–1975 гг.** Детально-маршрутное изучение флоры и растительности высокогорной части Кузнецкого Алатау выполнялось В.П. Седельниковым, аспирантом ЦСБС СО АН СССР, результаты представлены в статье по нивкам флоры [83] и в монографии [19].

**Маршруты и эталонные участки** приводятся на рис. 1 в работе В.П. Седельникова [19]. Гербарий NS.

**1970–1980 гг.** В рамках выполнения исследований по разделу «Ресурсы растительного лекарственного сырья в Сибири» государственной программы «Здоровье человека в Сибири» (куратор А.В. Положий) организовывались экспедиции по изучению растительных ресурсов разных территорий Сибири, в том числе и Хакасии, сотрудниками ТГУ, которые позволили не только оценить ресурсы хозяйственно ценных видов растений, но и значительно пополнить коллекцию Гербария ТК [84]. По завершении этой программы полевые изыскания были продолжены. Исследования коллектива ботаников Гербария при участии сотрудников ЦСБС СО АН СССР под руководством А.В. Положий, которая стала не только основным автором, но и редактором большинства выпусков [84], завершились выходом «Флоры Красноярского края» [23], начатой В.В. Ревердатто и Л.П. Сергиевской [85], был дан старт работе над «Флорой Сибири» [25].

**Маршруты** Е.Е. Тимошок предоставлены ею (выполнялись совместно со студентами). **1977 г.** *Ширинский р-н*: пос. Коммунар – Большая Собака – Большая Сья – Королевская Сья – голец Челбах-Таскыл – верховья и водоразделы р. Первый Пихтерек – р. Второй Пихтерек; бассейны р. Ипчул, р. Андат (пос. Балакчино). **1978 г.** *Ширинский р-н*: пос. Коммунар – гольцы в осевой части (водораздел) Кузнецкого Алатау: Рождественский, Спасские, Екатериновский – бассейн р. Тюхтюрек: верховья и среднее течение ручьев Железный, Константиновский и др. *Орджоникидзевский р-н*: пос. Приисковский, оз. Ивановское. **1979 г.** *Ширинский р-н*: пос. Коммунар – Большая Собака – Большая Сья – Королевская Сья – руч. Еленинский под гольцом Челбах – Таскыл – верховья и водоразделы рек Пихтерек – Большой Тумуяс – Шатай-Базан; верховья р. Изекиюла, р. Андат, р. Беренжак, р. Биза. **1980 г.** Верховья р. Сарык-чул, левый берег р. Белый Июс (пос. Малая Сья) – пос. Коммунар (гольцы Подоблачный, Подзвездный, Подлунный), перевал Большая Собака (приток р. Большой Сьи) – Усинская Собака (приток р. Усы). **1982 г.** (Совместно с А.И. Пяком, Г. Кондратьевой) *Ширинский р-н*: пос. Коммунар (бассейны верховий р. Большая Сья, р. Изых-Чул, р. Большая Собака). *Орджоникидзевский р-н*: бассейн р. Юзик – верховья р. Ивановка – р. Правая Сарала – осевая часть Кузнецкого Алатау – г. Большой Каным, бывший пос. Серебряный. Гербарий ТК.

**1976–2001 гг.** Изучение Кузнецкого Алатау и прилегающих степных районов Хакасии, которое возглавила Н.А. Некратова, проводили сотрудники Лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИ биологии и биофизики при ТГУ (НИИББ). Сделано много флористических открытий: найдено 88 новых

видов для Кузнецкого Алатау и Хакасии, для 97 видов указаны новые местонахождения, отмечены редкие виды и виды, нуждающиеся в охране [86–88], составлен конспект флоры высших сосудистых растений Кузнецкого Алатау [89], выявлена флора окр. с. Ефремкино, рассмотрена проблема изучения редких растений Хакасии с целью разработки системы их сохранения. Н.А. Некратова принимала участие в создании «Красной книги...» [60, 61].

**Маршруты и пункты сбора. 1976–1992 гг.** Приводятся на рис. 1 в работе Н.А. Некратовой и др. [89]. **2001 г.** *Кузнецкий Алатау*: южная часть (истоки р. Томь, бассейн р. Теренсу); осевая часть (хребты Тырень-Казыр, Междуказырский, Тигер-Тыш, Тыгынных в бассейнах р. Тумуяс, р. Хурумных); восточный макросклон Кузнецкою Алатау от р. Уйбат, включая хр. Караташ; западная часть Батеневского кряжа; восточная часть хр. Саргая, истоки р. Печище, р. Базыр, р. Береш, р. Урюп. Гербарий Лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИББ, ТК.

**1978 г.** Долгое время изучением флоры Хакасии занимается В.И. Курбатский, сотрудник Гербария ТГУ. Часто он возглавлял ботанические отряды Гербария. Результаты исследований нашли отражение в публикациях по новым, редким, реликтовым видам для региона [90–98], в коллективных трудах [23, 25, 61, 62, 99, 142, 147].

**Маршруты** предоставлены В.И. Курбатским. **1978 г.** *Западный Саян*: с. Кубайка – р. Малый Анзас – истоки р. Банной (хр. Хансын) – истоки р. Стоктыш (хр. Кохош). **1995, 1996 гг.** *Ширинская степь*: оз. Беле, оз. Шунет, оз. Утичы, оз. Тус, оз. Киприно – р. Белый Июс (вблизи с. Целинное) – оз. Фыркал. **1997 г.** *Абаканская степь*: с. Весеннее – р-н ж.д. ст. Капчалы – р-н ж.д. ст. Уйбат; массив Саксары (хр. Большой Саксар, гора Сорах). **2002 г.** *Западный Саян*: по р. Сабалкиас с нижнего течения до оз. Маран-куль и далее до истока р. Сабалкиас; хр. Кохош, г. Абаза. **2003 г.** *Кузнецкий Алатау*: с. Усть-Чуль – верховье рек Верхняя Тея, Аскиз – с. Аскиз, с. Бельтыр; *Западный Саян*: истоки р. Большой Он – хр. Кохош. **2004 г.** *Западный Саян*: истоки р. Большой Он – хр. Кохош – р. Курукуль – хр. Моныш (лесной пояс); с. Бондарево, с. Табат; *Аскизская степь*: с. Аскиз – с. Камышты – р. Абакан. **2005 г.** *Западный Саян*: хр. Алан (восточный склон от Саяно-Шушенской ГЭС до Саяногорска – гора Бабик), хр. Джойский (бассейн р. Табат). **2006 г.** *Ширинская степь*: оз. Фыркал – р. Тюрим – *Кузнецкий Алатау* в р-не дер. Половинка, с. Чебаки, с. Кирово – озера Черное, Беле, Иткуль; *Койбальская степь*: озера Черное – Бугаево; хр. Косинский (оз. Дикое – ж.д. ст. Туманное) (совместно с С.В. Бытовой, А.А. Кузнецовым, А.С. Прокопьевым). **2007 г.** *Западный Саян*: хр. Джебашский (р. Мал. Арбаты – среднее течение р. Джебаш – верховье р. Уртен; р. Она, р. Большой Он в р-не устья; *Койбальская степь*: северо-запад – оз. Сосновое – оз. Красное – оз. Заливное. *Ширинская степь*: оз. Беле (совместно с А.А. Кузнецовым, А.С. Прокопьевым). **2008 г.** *Кузнецкий Алатау*: р. Андаг (верховье р. Белый Июс) – р-н ж.д. ст. Сон – верховье р. Малый Сыр – оз. Буланкуль – массив Саксары (хр. Мал. Саксыр –

2-й ключ – гора Сорох); *Койбальская степь*: север, озера Ханкуль, Соленое; *Западный Саян*: хр. Алан (от истоков до устья р. Клай – Клайский залив – по р. Уй до пос. Майна) (совместно с М.В. Олоновой, А.А. Кузнецовым, П.Д. Гудковой). **2012 г.** *Ширинская степь*: бассейн р. Уйбат (5 км южнее с. Усть-Бюрь – хр. Сагархай – гора Красная в р-не с. Весеннее), озера Шунет, Матарак, Березовое; *Кузнецкий Алатау*: урочище Сохочул – гора Кошкулах. **2014 г.** *Кузнецкий Алатау*: с. Ефремкино – с. Малая Сья – пос. Коммунар – дер. Трошкино), истоки р. Правая Сарала; *Ширинская степь*: оз. Рейнголь, оз. Круглое. Гербарий ТК.

**1980 г.** Многие годы, преимущественно в стационарных условиях ТГУ (пос. Малая Сья, пос. Коммунар), в составе отрядов Гербария работала в Хакасии его сотрудник И.И. Гуреева. Обнаружены новые виды в степях Хакасии, выявлена и проанализирована флора островных приенисейских степей [94, 99, 142, 147].

**Пункты сбора** И.И. Гуреевой предоставлены ею, отчасти В.И. Курбатским. **1980 г.** *Кузнецкий Алатау*: пос. Коммунар. **1981 г.** *Кузнецкий Алатау*: пос. Малая Сья. **1982, 1985–1986, 1988, 1993 гг.** *Кузнецкий Алатау*: пос. Малая Сья, пос. Коммунар (гольцы Ольгинский, Подоблачный), перевал Базан. **1995 г.** *Кузнецкий Алатау*: пос. Малая Сья, пос. Коммунар (гольцы Ольгинский, Подоблачный), перевал Базан. **1998 г.** *Абаканская степь*: с. Алтай, с. Койбалы; *Ширинская степь*: оз. Шира, оз. Иткуль, с. Ефремкино; *Койбальская степь* (совместно с Н.А. Некратовой и Н.Ф. Некратовым): с. Кирба, с. Б. Уты, с. Койбалы, с. Изыхские Копи, пос. Райков, с. Смирновка, массив Улуктал. **1999 г.** *Аскизский р-н*: с. Усть-Чуль, с. Казановка, *Кузнецкого Алатау*: южная часть.

**С 1986 г. по настоящее время** исследует флору хребтов Западного Саяна, в том числе, относящихся к Хакасии, Д.Н. Шауло, сотрудник ЦСБС СО РАН. В 80–90-е гг. прошлого века им собирался материал по всей флоре Западного Саяна, в дальнейшие годы внимание обращено на критические таксоны. Найдены дополнительные местонахождения и новые виды для флоры Хакасии [100–103]. Материал по Хакасии использован при анализе эндемизма [104] и систематической структуры флоры [105] Западного Саяна, вошел в монографии [25, 106]. Д.Н. Шауло обрабатывал виды для «Красной книги...» [60, 61].

**Маршруты** предоставлены Д.Н. Шауло (совершались совместно со студентами вузов Новосибирска, Красноярска, Кызыла). **1986, 1987 гг.:** хр. Саянский – хр. Сабинский, хр. Джебашский – хр. Кирса (совместно с Р. Салчак, О. Ждановой, Н. Саая, А. Никулиным, В. Земцовым, А. Красниковым). **1988 г.:** хр. Моньш (совместно с А. Тартык-оол, В. Базыр, Г. Быковой, Е. Антоновой). **1989 г.:** хр. Кирса – хр. Хансын – хр. Кохош – хр. Саянский – хр. Джебашский – хр. Карлыган. **1990 г.:** хр. Джойский – хр. Алан (совместно с Л. Таракановской, А. Дудко, К. Момот, О. Похабовой). **2007 г.:** хр. Джебашский – хр. Саянский (совместно с Д. Шауло). **2010 г.:** хр. Джебашский – хр. Кохош – хр. Саянский (совместно с С. Шауло, А. Эрст, Т. Мякшиной, О. Жировой). **2013 г.:** хр. Джойский – хр. Алан (совместно с Т. Ань-

ковой, Т. Мякшиной, Т. Яньшиным). **2014 г.:** хр. Джойский (совместно с И. Шауло). Гербарий NS.

**1987–1992 гг.** Флору водных макрофитов восточного склона Кузнецкого Алатау исследовал П.А. Волобаев, аспирант ЦСБС СО АН СССР [107]. Выявлены новые и редкие виды не только для региона, но и для Сибири [74, 108, 109], описан новый вид рдеста [110].

**Пункты сбора** приводятся по статьям П.А. Волобаева [108, 109]. *Орджоникидзевский р-н:* верховье р. Черный Июс; *Усть-Абаканский р-н:* устье р. Кара-Таш; устье р. Улуг-Чул, долина р. Большой Хунул-Хузук, ниже устья р. Малый Хунул-Хузук. *Ширинский р-н:* оз. Иткуль, оз. Шира, солончатое озеро в окр. дер. Форпост, оз. Черное, оз. Фыркал, оз. Беле, р. Белый Июс в окр. дер. Беренжак. *Аскизский р-н:* оз. в пос. Усть-Балыксу. Гербарий NS, Кемеровского государственного университета (КЕМ).

**С 1989 г. по настоящее время** ведется работа по выявлению флоры Хакасии сотрудником Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова (ХГУ) Е.С. Анкиповичем. Изучен флористический состав флоры Абаканского хребта [11, 111, 112], составлен «Каталог флоры Республики Хакасии» [113], в котором учтены дополнения для «Флоры Сибири» [25]. Отмечены новые местонахождения редких видов во флоре Хакасии [100, 114], редкие виды флоры Абаканского хребта, изучена флора некоторых особо охраняемых природных территорий Алтае-Саянского экорегиона [62, 115–117], обработаны виды для «Красной книги...» [60, 61].

**Маршруты** предоставлены Е.С. Анкиповичем (обычно выполнялись совместно со студентами). **1989 г.:** хр. Карлыган, горный массив Восточный Маный – Абаканский хребет – верховье р. Албас (совместно с Д.Н. Шауло, Н.Б. Ермаковым). **1990 г.:** с. Кызлас; оз. Баланкуль; долина р. Верх. Таштып, г. Большая Куль-Тайга; верховья р. Иксу. **1991 г.:** окр. с. Большая Сея; верховье р. Аскиз, г. Карлыган, окр. ст. Бискамжа; долина реки Шора; окр. пос. Центральный (заброшенный); верх. р. Беже, г. Большой и Малый Аталык. **1992 г.:** долина р. Немир. **1996 г.:** г. Абакан – с. Аскиз – г. Абаза – с. Большой Он – пос. Ак-Довурак – пос. Хайрыкхан – г. Кызыл – с. Ермаковское – г. Абакан (совместно с Д.Н. Шауло, А.И. Шмаковым). **1997–1999 гг.:** территория Хакасского республиканского музея-заповедника под открытым небом «Казановка». **С 2001 по 2009 г.** работа на степных участках заповедника «Хакасский»: «Подзаплоты» – «Озеро Белё» – «Озеро Иткуль» – «Озеро Шира» – «Камызякская степь» – «Оглахты» – «Хол-Богаз» и на горно-таёжном участке «Малый Абакан». Совместно с научными сотрудниками заповедников «Хакасский» и «Алтайский» обследована самая южная часть Хакасии, на границе с республиками Алтай и Тыва – участок заповедника «Заимка Лыковых», **2007 г.:** р-н горы Коз-Бажи – верховье р. Еринат. **2008 г.:** верховье р. Оэнсу – верховье р. Б. Абакан – р-н горы Тудой. **2009 г.:** район горы Садонкая – р. Кокожом – р. Б. Абакан. Гербарий NS, Южно-Сибирского ботанического сада (SSBG), заповедника «Хакас-

ский», кафедры ботаники и общей биологии Хакасского государственного университета (ХГУ, HGU).

**С 1990 г. по настоящее время** исследует флору Хакасии сотрудник ТГУ А.Л. Эбель. Опубликован конспект флоры высших сосудистых растений Кузнецкого Алатау [89]; материалы по локальной флоре окр. с. Ефремкино [118], по флористическим находкам в Хакасии [98, 119, 120], по распространению некоторых видов и обзору семейств Brassicaceae Burnett [121–124] и Polygonaceae Juss. [125], по составу семейства Сурегaceae Juss. [126], по хакасским видам в монографии [20].

**Маршруты** предоставлены А.Л. Эбелем. **1990–1992 гг.** *Ширинский р-н:* с. Ефремкино, среднегорья и высокогорья Кузнецкого Алатау, Северо-Минусинская котловина (совместно с Н.А. Некратовой, Н.Ф. Некратовым, С.И. Михайловой и др.). **2002 г.** *По пути в Туву:* пос. Шира – Батеневский кряж – г. Абакан; *обратно через Саянский перевал:* – г. Абакан – пос. Шира (совместно с А.И. Пяком, М.О. Моренко и др.). **2008 г.:** с. Малый Сюттик – пос. Шира – с. Усть-Камышта – хр. Саксары – хр. Косинский (совместно с А.И. Пяком, М.О. Моренко и др.), с. Ефремкино (совместно с Т.В. Эбель). **2012–2013 гг.** с. Ефремкино (совместно с Т.В. Эбель). Гербарий ТК.

**В 1993–1997 гг.** флору восточного макросклона Кузнецкого Алатау изучала И.А. Анкипович [12], аспирантка ЦСБС СО АН СССР. Составлены конспект флоры [127] и очерки охраняемых видов [62], выявлены новинки флоры Кузнецкого Алатау [128], реликтовые виды на территории Июсского национального природного парка, виды для «Красной книги...» [60, 61].

**Маршруты** предоставлены Е.С. Анкиповичем (выполнялись совместно с Е.С. Анкиповичем и студентами). **1993 г.:** пос. Шира, урочище Сохочул. **1994 г.:** с. Малая Сья, рудник Коммунар. **1995 г.:** с. Подкамень – дер. Сарала – Ивановские озёра. Гербарий NS, HGU.

**1993–2000 гг.** В процессе сбора исходного материала для коллекции травянистых растений ботанического сада Научно-исследовательского института аграрных проблем Хакасии проводилось обследование природных фитоценозов Республики Хакасии (30 пунктов) М.К. Ворониной при участии Е. Анкиповича, Т. Дускобилова, М. Мартыновой, Л. Кравцовой, О. Липаткиной, Н. Лиховид, Г. Мироновой, Л. Утемовой, К. Шин. Найдены новые местонахождения редких, эндемичных, реликтовых видов и видов на границе ареала [129, 130], составлены очерки по охраняемым видам [60–62].

**Пункты сбора** приводятся по работе М.К. Ворониной [130]. *Орджоникидзевский р-н:* пос. Приисковый, оз. Верхнее Ивановское; *Таштыпский р-н:* хр. Сайлыгхем-Тайга, с. Таштып; *Боградский р-н:* с. Советская Хакасия, горы Оглахты; *Аскизский р-н:* ст. Аскиз, с. Усть-Камышта, д. Камышта, с. Катанов, с. Пуланколь, дер. Нижний Узунчул, ст. Скальная, гора Уйтаг; *Алтайский р-н:* с. Очуры, дер. Летник, дер. Сартыков, с. Краснополье; *Усть-Абаканский р-н:* пос. Ильича, горы Саксары, ст. Капчалы, с. Весеннее, дер. Мохов, с. Усть-Бюрь, хр. Кизентаг, гора Колергит, с. Сапогов; *Ширин-*

ский р-н: пос. Шира, с. Соленоозерное; Бейский р-н: с. Табат, дер. Колодезный, дер. Гальджа. Гербарий НИИ аграрных проблем Хакасии.

**1994–2004 гг.** Изучением флоры заповедника «Хакасский» [131, 132], редких и исчезающих видов Хакасии [133] занималась сотрудник ХГУ Л.Д. Утемова, ей же принадлежат исследования по весеннецветущим [134, 135] и ядовитым растениям этого региона [136]. Гербарий НГУ, НИИ аграрных проблем Хакасии.

**1995 г.** Были возобновлены работы сотрудников ТГУ по изучению флоры Хакасии под руководством А.В. Положий. В течение ряда лет С.Н. Выдрина, М.В. Олонова, Е.Г. Наумова, В.И. Курбатский вместе со студентами в составе ботанических отрядов Гербария проводили специальные исследования на территории островных приенисейских степей, в том числе Абаканской и Июсо-Ширинской, для получения данных о разнообразии флоры, ее генезисе и тенденциях современного преобразования, собирали материал. Результатом коллективной работы за этот и более ранний период явился ряд публикаций [137–147], а также монография «Флора островных приенисейских степей» [99], полученные данные вошли в издания «Флора Сибири» [25], «Красная книга...» [60, 61]. Гербарий ТК.

**1995–2002 гг.** О.О. Липаткина, аспирантка ЦСБС СО РАН, изучала состав и структуру флоры степной группы участков заповедника «Хакасский» [13, 148], редкие и исчезающие растения заповедника «Чазы» и «Малый Абакан», участвовала в создании «Красной книги...» [60, 61] и «Ключевые ботанические...» [62].

**Пункты сбора** приводятся по диссертации О.О. Липаткиной. **1995 г.** «Оглахты», «Хол-Богаз», «Камызякская степь». **1996–1998 гг.** «Оглахты», «Подзаплоты», «Озеро Беле», «Озеро Шира», «Озеро Иткуль». **1999 г.** «Оглахты», «Подзаплоты», «Озеро Беле», «Озеро Шира», «Озеро Иткуль», «Хол-Богаз», «Камызякская степь». **2000 г.** «Подзаплоты», «Озеро Беле», «Камызякская степь». **2001 г.** «Подзаплоты». Гербарий NS, заповедника «Хакасский».

**1999–2002, 2004 гг.** Коллекционировал в Республике Хакасия, преимущественно на Абаканском хребте, сотрудник Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова В.Э. Скворцов при участии О.В. Григорьевой, С.В. Горюновой, А.М. Ермольчика, Т.Б. Ермак, С.В. Лавриненко, Н.Н. Лацинского (мл.), Н.С. Ликсаковой, С.Ю. Сорокиной. Были обнаружены новые виды для Хакасии и Кузнецкого Алатау, виды, новые для Абаканского хребта, а также новые местонахождения редких видов для Абаканского хребта и Хакасии [149–153].

**Пункты сбора** приводятся по работам В.Э. Скворцова и О.В. Григорьевой [149–153]. С. Казановка, правобережье р. Тея, гора Сохчах, перевал Саянский, с. Усть-Чуль, г. Абакан, г. Абаза, р. Юю, бассейн р. Аскиз, р. База, с. Верхняя База, дер. Болганов, оз. Баланкуль, с. Биричкуль, р. Мал. Биричкуль, улус Полтаков, дер. Югачи, пос. Бискамажа, скальный массив Паук,



гора Аар-таг, ст. Историческая, пос. Вершина Теи, дер. Верхняя Тея, между с. Кызлас и дер. Верхний Аскиз. Гербарий NW.

**1999–2001 и 2003–2007 гг.** Эндемичные и субэндемичные виды растений Хакасии исследовала аспирантка ТГУ С.В. Бытотова [154–159]. Выявлены новые местонахождения и виды во флоре Республики [95, 160, 161], сделан вклад в создание «Красной книги...» [61] и «Ключевых ботанических...» [62].

**Пункты сбора** приводятся по диссертации С.В. Бытотовой: *Абаканская степь*, включая *Уйбатскую* и *Койбальскую*. *Июсо-Ширинская степь*: оз. Фыркал, оз. Черное, долина р. Белый Июс, Батеневский кряж в окр. оз. Дикое; *Кузнецкий Алатау*: долины р. Тея, р. Аскиз и в междуречье Белого и Черного Июса. *Западный Саян*: хр. Джойский со стороны с. Табат, хр. Аланский, хр. Кохош, перевал Саянский в долинах р. Курукуль, р. Большой Он и его притоки р. Сабалкиас. Гербарий ТК.

**1999–2007 гг.** Выявляла видовой состав и структуру флоры сосудистых растений лугов долин рек Абакан и Белый Июс аспирантка ЦСБС СО РАН Е.Г. Лагунова [15, 162, 163], составляла очерки для «Красной книги...» [61], изучала вместе с Е.В. Сазанакловой семейство Rosaceae Juss. во флоре заповедника «Хакасский».

**Пункты сбора** приводятся по диссертации Е.Г. Лагуновой. **1999–2001 гг.** *Орджоникидзевский р-н*: ст. Июс. **2001–2003 гг.** *Усть-Абаканский р-н*: г. Абакан, с. Доможаков; *Аскизский р-н*: с. Катанов, с. Усть-Есь; *Таштыпский р-н*: г. Абаза, база Ада; *Ширинский р-н*: с. Ефремкино, с. Малая Сяя, с. Беренжак. Гербарий NS, HGU.

**2000–2004 гг.** Л.С. Галенковская, аспирантка ЦСБС СО РАН, изучала состав, структуру флоры и основные вопросы флорогенеза участка «Малый Абакан» заповедника «Хакасский» [14, 116, 164, 166].

**Пункты сбора** приводятся по диссертации Л.С. Галенковской [14]: бассейны р. Малый Абакан, р. Таргаш, реки Средняя и Правая Кайла, р. Карасума, р. Кызылкузунсу, правобережье р. Откыл, р. Кабансуг, юго-западный макросклон хр. Шаман, западный, северный и восточный макросклоны хр. Чукчут, горы Тырдан и Черас-Постых. Гербарий NS, заповедника «Хакасский».

**2000–2005 гг.** А.Н. Некратова, аспирантка ТГУ, исследовала лесную флору Кузнецкого Алатау [16], редкие виды и виды, нуждающиеся в охране [166], семейства астровые, бобовые, подкласс ламииды.

**Пункты сбора** приводятся по диссертации А.Н. Некратовой [16]. *Кузнецкий Алатау*: р. Пихтерек (средн. теч.), р. Тюхтюрек (средн. теч.), долина р. Бол. Сяя, долина р. Собаки (окр. рудника Коммунар), окр. с. Ефремкино, р. Изекиюла, р. Урюп (р. Базыр, г. Белая, р. Кургусуялка), бассейн р. Кии (р. Бол. Кундат, р. Бол. Тулуял), верховье р. Уса (р. Бол. Тумуяс). В работе были использованы материалы сотрудников лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИ ББ при ТГУ, собранные на ключевых участках: верховье р. Томь, верхнее течение р. Ассуг, р. Юзик, р. Сарала, р. Ср. Терсь (среднее течение), р. Ср. Терсь (окр. пос. Мутный), р. Верх. Терсь (нижнее

течение), бассейн р. Уса (р. Чексу). Гербарий Лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИББ.

**2002–2008 гг.** М.А. Мяделец, аспирантка ЦСБС СО РАН, оценила биоразнообразие губоцветных во флоре Хакасии и перспективы их использования. Выявлены состав, особенности распространения и фитоценогическая приуроченность представителей семейства *Lamiaceae* L., новинки флоры Республики Хакасия [17, 167, 168].

**Пункты сбора** приводятся по диссертации М.А. Мяделец: *Алтайский р-н*: с. Белый Яр; *Аскизский р-н*: с. Бельтырский, с. Бискамба, с. Бирикчуль, с. Пуланколь, с. Усть-Камышта, с. Аххол, с. Казановка, улус Полтаков, горный массив Уйтаг, оз. Баланкуль, улус Айов; *Бейский р-н*: с. Бея, с. Кирба, с. Бондарево; *Богградский р-н*: с. Советская Хакасия; *Орджоникидзевский р-н*: с. Сарала; *Таштыпский р-н*: с. Таштып, г. Абаза, урочище Большие Мурты, *Западный Саян*: хр. Моньш; *Усть-Абаканский р-н*: с. Салбык, с. Капчалы, с. Верхняя Биджа, с. Красный Камень, пос. Усть-Абакан, пос. Зеленое, г. Абакан, ст. Уйбат, улус Чарков, горный массив Оглахты; *Ширинский р-н*: с. Малая Сая, с. Ефремкино, с. Топанов, пос. Коммунар, оз. Власьево, оз. Беле (северо-восточная окраина), пос. Жемчужный, оз. Иткуль. Гербарий NS.

**2002–2004, 2012–2015 гг.** Е.В. Сазанаква, ныне аспирантка КГПУ им. В.П. Астафьева, со студенческих лет проводит целенаправленное изучение семейства *Rosaceae*. Выявлены состав семейства в заповеднике «Хакасский», экологическая и географическая структуры видового состава семейства, выполнен сравнительный анализ участков заповедника «Хакасский» по видовому составу представителей семейства, изучены эндемичные и реликтовые элементы этого семейства заповедника.

**Пункты сбора** предоставлены Е.В. Сазанаквой. **2002 г.** *Таштыпский р-н*: г. Абаза. **2003–2004 гг.** *Ширинский р-н*: оз. Беле, оз. Иткуль, оз. Шира. **2004 г.** *Усть-Абаканский р-н*: оз. Улук-Коль, г. Азыр-Тал; *Западный Саян*: гора Шаман; *Орджоникидзевский р-н*: пойма р. Кизилки, г. Вулкан; *Богградский р-н*: Большой Абрашкин и Малый Абрашкин лог. **2014 г.** *Аскизский р-н*: оз. Баланкуль; р. Уйбат от истоков до устья. **2015 г.** *Алтайский р-н*: окр. урочища Сорокаозерки, окр. аала Сартыков; *Бейский р-н*: окр. оз. Подгорного; *Богградский р-н*: Большой Абрашкин и Малый Абрашкин лог, окр. с. Богград; *Таштыпский р-н*: пойма р. Таштып, пойма р. Средняя Ада, с. Верхняя Сея, перевал Саянский, д. Кубайка; *Усть-Абаканский р-н*: оз. Улук-Коль, г. Азыр-Тал, г. Куня; *Ширинский р-н*: оз. Беле, оз. Иткуль, оз. Шира. Гербарий KRAS, HGU.

**2005, 2010 гг.** Коллекционировал в Хакасии П.А. Косачев, сотрудник Алтайского государственного университета. Обнаружен новый гибрид рода *Veronica*, данные о части хакасских видов вошли в конспект сем. *Scrophulariaceae* Juss. и *Pediculariaceae* Juss. Алтайской горной страны [37, 43, 169].

**Пункты сбора** предоставлены П.А. Косачевым. **2005 г.** (Совместно с А.И. Шмаковым). *Койбальская степь*: Изыхские Копи; *Бейский р-н*: р. Бея; *Западный Саян*: г. Саяногорск. **2010 г.** (Совместно с Р.В. Яковлевым) *Ширинская степь*: окр. с. Соленоозерное, с. Фыркал, с. Шира. *Алтайский р-н*: с. Аршанов, *Абаканская степь*. Гербарий Алтайского государственного университета (АЛТВ).

С **2007 г.** в связи с увлечением остролодочниками и астрагалами целенаправленно и достаточно регулярно собирал материал, в основном в степной и лесостепной частях Хакасии, сотрудник ТГУ А.И. Пяк. Гербарий ТК.

### Заключение

В познании флоры Хакасии велики заслуги В.В. Ревердатто, Л.М. Черепнина, А.В. Положий, А.В. Куминовой, И.М. Красноборова, трудившихся здесь в течение многих десятков лет на протяжении прошлого века и создавших ботанические школы в Томском государственном университете, Красноярском государственном педагогическом институте им. В.П. Астафьева, Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, занимались исследованием и московские ученые.

В настоящее время активное изучение флоры Хакасии осуществляют воспитанники научных школ Томского государственного университета, Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН, сотрудники Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова, заповедника «Хакасский».

*Выражаем благодарность коллегам Е.С. Анкиповичу, И.И. Гуреевой, П.А. Косачеву, В.И. Курбатскому, А.И. Пяку, Е.Е. Тимошок, Д.Н. Шауло, А.Л. Эбелю за предоставленные материалы по исследованию флоры Хакасии, без которых данная работа была бы не полной.*

### Литература

1. Черепнин Л.М. История исследования растительного покрова южной части Красноярского края // Ученые записки Красноярского государственного педагогического института. Красноярск : Красноярский рабочий, 1954. Т. 3, вып. 1. С. 3–80.
2. Сергиевская Л.П. Флористические исследования Сибири за 50 лет // Известия СО АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. 1967. Вып. 2, № 10. С. 3–7.
3. Крылов Г.В., Салатова Н.Г. История ботанических и лесных исследований в Сибири и на Дальнем Востоке / под ред. К.В. Волковой. Новосибирск : Наука, 1969. 276 с.
4. Куминова А.В. Растительный покров Сибири, его рациональное использование, охрана и изучение // Известия СО АН СССР. Серия биологических наук. 1980. Вып. 3, № 15. С. 16–22.
5. Кашина Л.И., Ким Т.А. К истории ботанических и зоологических исследований в Красноярском крае // Биологические исследования в красноярских вузах. Красноярск, 1977. С. 1–6.

6. Белова И.А. Обзор литературы по истории исследований флоры и растительности Средней Сибири // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : тезисы докладов Второй Российской конференции / под ред. С.П. Ефремова. Красноярск : КГПУ, 1996. Ч. 1. С. 41–42.
7. Тупицына Н.Н., Зверева О.А. Обзор флористических исследований южной части Красноярского края // Ботанические исследования в Сибири / отв. ред. В.Л. Черепнин. Красноярск, 2007. Вып. 15. С. 67–74.
8. Анкипович И.А. История исследования флоры восточного макросклона Кузнецкого Алатау // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : тезисы докладов Второй Российской конференции / под ред. С.П. Ефремова. Красноярск : КГПУ, 1996. Ч. 1. С. 40–41.
9. Липаткина О.О. К истории ботанических исследований на территории заповедника «Чазы» // Экология Южной Сибири. 2000 : материалы II Южно-Сибирской региональной научной конференции студентов и молодых ученых. Красноярск : Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 1998. С. 108.
10. Мальцева А.Т. Флора Абаканской степи : дис. ... канд. биол. наук. Томск : Томский государственный университет, 1974. 163 с.
11. Анкипович Е.С. Флора Абаканского хребта : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад, 1993. 16 с.
12. Анкипович И.А. Флора восточного макросклона Кузнецкого Алатау : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад, 1997. 16 с.
13. Липаткина О.О. Флора степной части заповедника «Хакасский» : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад, 2002. 193 с.
14. Галенковская Л.С. Флора участка «Малый Абакан» заповедника «Хакасский» : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад, 2005. 159 с.
15. Лагунова Е.Г. Флора лугов долин рек Абакан и Белый Июс (Республика Хакасия) : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад, 2005. 201 с.
16. Некратова А.Н. Лесная флора Кузнецкого Алатау : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад, 2005. 254 с.
17. Мяделец М.А. Губоцветные Хакасии : видовой состав, экология и перспективы использования : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад, 2008. 182 с.
18. Растительный покров Хакасии / отв. ред. А.В. Куминова. Новосибирск : Наука, 1976. 423 с.
19. Седельников В.П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау / отв. ред. А.И. Куминова. Новосибирск : Наука, 1979. 167 с.
20. Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции / отв. ред. А.С. Ревушкин. Кемерово : Ирбис, 2012. 566 с.
21. Черепнин Л.М. Флора южной части Красноярского края. Красноярск : Красноярский рабочий, 1957. Вып. 1. 96 с.; 1959. Вып. 2. 240 с.; 1961. Вып. 3. 251 с.; 1963. Вып. 4. 324 с.; 1965. Вып. 5. 175 с.; 1967. Вып. 6. 237 с.
22. Определитель растений юга Красноярского края / отв. ред. И.М. Красноборов, Л.И. Кашина. Новосибирск : Наука, 1979. 669 с.
23. Флора Красноярского края / под ред. С.К. Черепанова, А.В. Положий, В.В. Ревердатто, Л.П. Сергиевской. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1960. Вып. VI. 93 с.; 1964. Вып. II. 146 с.; 1971. Вып. V, ч. 2. 58 с.; 1975. Вып. V, ч. 4. 148 с.; 1976. Вып. V, ч. 3. 120 с.; 1977. Вып. VII, VIII. 131 с.; 1979. Вып. IX, ч. 2. 72 с.; 1980. Вып. X. 124 с.; 1983. Вып. I. 82 с.; Новосибирск : Наука, 1965. Вып. III, IX, ч. 1. 174 с.; 1967. Вып. IV, V, ч. 1. 124 с.
24. Малышев Л.И. Определитель высокогорных растений Южной Сибири / отв. ред. А.И. Толмачев. Л. : Наука, 1968. 282 с.
25. Флора Сибири / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой, И.М. Красноборова, А.В. Положий, К.С. Байкова. Новосибирск : Наука, 1987. Т. 4. 246 с.; 1988. Т. 1. 197 с.;

1988. Т. 8. 198 с.; 1990. Т. 2. 359 с.; 1990. Т. 3. 276 с.; 1992. Т. 5. 309 с.; 1993. Т. 6. 308 с.; 1994. Т. 7. 310 с.; 1994. Т. 9. 277 с.; 1996. Т. 10. 252 с.; 1996. Т. 12. 206 с.; 1997. Т. 11. 294 с.; 1997. Т. 13. 470 с.; 2003. Т. 14. 186 с.
26. *Коропачинский И.Ю.* Дендрофлора Алтае-Саянской горной области / отв. ред. К.А. Соболевская. Новосибирск : Наука, 1975. 291 с.
27. *Коропачинский И.Ю.* Древесные растения Сибири / отв. ред. И.М. Красноборов. Новосибирск : Наука, 1983. 384 с.
28. *Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.* Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2002. 707 с.
29. *Куприянов А.Н., Шереметова С.А., Байков С.К.* Список высших растений Алтае-Саянского экорегиона // Биологическое разнообразие Алтае-Саянского экорегиона. Кемерово, 2003. С. 30–126.
30. *Амельченко В.П.* О полынях в степях Хакасии // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 1974. № 85. С. 17–18.
31. *Амельченко В.П.* Род *Artemisia* L. (Asteraceae) в Хакасии // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2005. № 95. С. 37–41.
32. *Фризен Н.В.* Луковые Сибири / отв. ред. Л.И. Малышев. Новосибирск : Наука, 1988. 185 с.
33. *Никифорова О.Д.* Дикорастущие вики Сибири / отв. ред. Г.А. Пешкова. Новосибирск : Наука, 1988. 135 с.
34. *Вибе Е.И.* Крестовники Сибири / отв. ред. И.М. Красноборов, Г.И. Высочина. Новосибирск : Наука, 2003. 150 с.
35. *Тулицына Н.Н.* Ястребинки Сибири / отв. ред. И.М. Красноборов. Новосибирск : Наука, 2004. 208 с.
36. *Байков С.К.* Молочай Северной Азии / отв. ред. Л.И. Малышев. Новосибирск : Наука, 2007. 362 с.
37. *Косачев П.А.* Конспект сем. Scrophulariaceae Juss. и Pediculariaceae Juss. Алтайской Горной страны // Turczaninowia. 2010. Т. 13, вып. 1. С. 19–102.
38. *Самойлова А.П.* К характеристике флоры и растительности засоленных почв Хакасии // Известия Томского отделения Всесоюзного ботанического общества. 1959. Т. 4. С. 27–39.
39. *Гиршович Г.А., Нейфельд Э.Я.* Новые и редкие виды Хакасии // Новости систематики высших растений. 1974. Т. 11. С. 302–307.
40. *Тулицына Н.Н.* Род *Hieracium* L. в Хакасии // Вестник Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова. Сер. 4. Биология, медицина, химия. 1997. Вып. 4. С. 20–22.
41. *Колганов А.К.* Систематическая структура флоры долины реки Малая Сья // Вестник Хакасского гос. ун-та им. Н.Ф. Катанова. Сер. 4. Биология, медицина, химия. 1997. Вып. 4. С. 6–8.
42. *Максимова Т.А., Зоркина Т.М.* Особенности флоры Таштыпского хозяйства // Вестник Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова. Сер. 4. Биология, медицина, химия. 1997. Вып. 4. С. 12–14.
43. *Косачев П.А.* Дополнение к флоре Сибири (Scrophulariaceae) // Turczaninowia. 2003. Т. 6, вып. 2. С. 88–91.
44. *Кирьянова Л.М.* Флористические находки в Новосибирской области, Алтайском крае и Хакасии // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 9. С. 1389–1392.
45. *Лебедева С.А., Лебедев Е.А.* Флора засоленных местообитаний Минусинской котловины // Вестник Новосибирского государственного университета. Сер. Биология, клиническая медицина. 2010. Т. 8, вып. 3. С. 183–189.

46. Мальшев Л.И. Генетические связи высокогорных флор Южной Сибири и Монголии // Известия СО АН СССР. Серия биологических наук. 1968. Вып. 3, № 15. С. 23–31.
47. Мальшев Л.И. Генезис высокогорных флор Сибири // Известия СО АН СССР. Сер. биологических наук. 1976. Вып. 2, № 10. С. 47–55.
48. Седельников В.П. Структура и генетические связи высокогорной флоры Кузнецкого Алатау // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 5. С. 644–653.
49. Положий А.В. Флорогенетический анализ астрагалов Средней Сибири // Труды Томского университета. 1957. Т. 141. С. 107–110.
50. Положий А.В. Анализ флоры астрагалов и остролодочников степей Средней Сибири // Известия Томского отделения Всесоюзного ботанического общества. 1959. Т. 4. С. 63–75.
51. Положий А.В. Флорогенетический анализ среднесибирских астрагалов // Известия Томского отделения Всесоюзного ботанического общества. 1964. Т. 5. С. 61–75.
52. Положий А.В. Флорогенетический анализ остролодочников Средней Сибири // Ученые записки Томского университета. Биология и почвоведение. 1965. Вып. 1. С. 18–25.
53. Положий А.В. К познанию генезиса флоры островных Приенисейских степей. Флора степей Хакасии // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : тезисы докладов Второй Российской конференции / под ред. С.П. Ефремова. Красноярск, 1996. Ч. 1. С. 88–90.
54. Положий А.В. Географические и генетические связи среднесибирских бобовых и некоторые особенности формирования приенисейских флор // Биология. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1972. С. 140–148.
55. Положий А.В. К познанию истории и развития современных флор Приенисейской Сибири // История флоры и растительности Евразии. Л. : Наука, 1972. С. 136–144.
56. Положий А.В. К познанию генезиса степной флоры на юге Приенисейской Сибири // Krylovia. 2001. Т. 3, № 2. С. 58–62.
57. Пешикова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири / отв. ред. Л.И. Мальшев. Новосибирск : Наука, 2001. 192 с.
58. Редкие и исчезающие растения Сибири / под ред. Л.М. Мальшева, К.А. Соболевской. Новосибирск : Наука, 1981. 224 с.
59. Редкие и исчезающие виды растений Хакасии / отв. ред. И.М. Красноборов. Новосибирск : СО РАСХН, 1999. 140 с.
60. Красная книга Республики Хакасия : Редкие и исчезающие виды растений и грибов / отв. ред. И.М. Красноборов. Новосибирск : Наука, 2002. 264 с.
61. Красная книга Республики Хакасия : Редкие и исчезающие виды растений и грибов / отв. ред. Е.С. Анкипович. Новосибирск : Наука, 2012. 288 с.
62. Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона. Опыт выделения / под общ. ред. И.Э. Смелянского, Г.А. Пронькиной. Новосибирск : Гео, 2009. 260 с.
63. Литература о Республике Хакасия. Библиографический указатель. Т. 1: Природа и природные ресурсы Хакасии, их охрана и рациональное использование (2-я половина XIX–XX в.) / сост. А.Г. Вычужанина. Абакан, 2009. 380 с.
64. Положий А.В. Новые виды *Astragalus* L. из Средней Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 1954. № 77–78. С. 1–5.
65. Положий А.В. Новые виды и разновидности рода *Oxytropis* DC. из Средней Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 1956. № 79–80. С. 1–4.
66. Положий А.В. Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре Средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории // Известия СО АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. 1964. Вып. 1, № 4. С. 3–11.
67. Кашина Л.И., Красноборов И.М., Тупицына Н.Н. Леонид Михайлович Черепнин и его ботаническая школа. Красноярск, 2006. 44 с.

68. Черепнин Л.М. Заметки о древних реликтах Приенисейских степей // Ученые записки Красноярского государственного педагогического института. 1956. Т. 5. С. 45–50.
69. Черепнин Л.М. Особенности флоры юга Красноярского края // Ученые записки Красноярского государственного педагогического института. 1957. Т. 10. С. 3–11.
70. Куминова А.В. На просторах Хакасии. Новосибирск, 1995. 148 с.
71. Красноборов И.М. Новый вид рода *Veronica* L. из Красноярского края // Новости географии и систематики растений Сибири. Новосибирск : Наука, 1973. С. 4–7.
72. Красноборов И.М., Королева А.С. Новые и редкие виды во флоре южной части Красноярского края // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск : Наука, 1971. С. 121–124.
73. Кашина Л.И., Красноборов И.М. Новые местонахождения новых и редких для Красноярского края растений // Вопросы ботаники и физиологии растений. Красноярск, 1973. Вып. 4. С. 81–87.
74. Красноборов И.М., Волобаев П.А., Степанов Н.В. Дополнение к выпуску Lycopodiaceae–Hydrocharitaceae // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. С. 119–120.
75. Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна / отв. ред. А.И. Толмачев. Новосибирск : Наука, 1976. 377 с.
76. Артемов И.А., Байкова Е.В., Зыкова Е.Ю., Жирова О.С., Ломоносова М.Н., Павлова Т.А., Смирнов С.В., Шауло Д.Н., Шмаков А.И. Иван Моисеевич Красноборов (к 70-летию со дня рождения). Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2001. 58 с.
77. Положий А.В., Мальцева А.Т. К познанию флоры и растительности массива Саксары (Хакасия) // Известия Томского отделения Всесоюзного ботанического общества. 1973. Т. 6. С. 45–58.
78. Мальцева А.Т., Положий А.В. Новые виды из флоры Хакасии // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 1974. № 85. С. 15–17.
79. Положий А.В., Мальцева А.Т. Флора степей Хакасии и задачи ее охраны // Рациональное использование и охрана живой природы Сибири : материалы науч. конф. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1971. С. 79–80.
80. Положий А.В., Мальцева А.Т. Флора Абаканской степи и некоторые черты ее генезиса // Вопросы биологии. Томск, 1977. С. 69–72.
81. Положий А.В., Мальцева А.Т. Еще один рефугиум ледниковых реликтов на юге Приенисейской Сибири // Известия СО АН СССР. Серия биологических наук. 1970. Вып. 1, № 5. С. 24–29.
82. Положий А.В., Мальцева А.Т. Эндемичные виды во флоре Приенисейских степей // Ареалы растений флоры СССР / отв. ред. А.И. Толмачев. Л. : Изд-во ЛГУ, 1976. Вып. 3. С. 162–170.
83. Седельников В.П. Новые и редкие виды высокогорий Кузнецкого Алатау // Новости систематики высших растений. 1975. Т. 12. С. 284–286.
84. Гуреева И.И., Резушкин А.С. Антонина Васильевна Положий. К 95-летию со дня рождения (1917–2003). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2012. 52 с.
85. Реввердатто В.В., Сергиевская Л.П. Конспект приенисейской флоры. Томск, 1937. 46 с.
86. Некратова Н.А., Выдрина С.Н., Михайлова С.И., Сигарева Л.Б., Некратов Н.Ф. Новые и редкие виды растений для Кузнецкого Алатау // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 9. С. 1341–1347.
87. Некратова Н.А., Выдрина С.Н., Михайлова С.И., Некратов Н.Ф., Сигарева Л.Б. Растения новые и редкие для Кузнецкого Алатау. Двудольные первичнопокровные свободноплепестные и вторичнопокровные // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 5. С. 754–761.

88. Некратова Н.А., Некратов Н.Ф., Некратова А.Н. Новые и редкие для флоры Кузнецкого Алатау виды сосудистых растений // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 6. С. 126–131.
89. Некратова Н.А., Некратов Н.Ф., Эбель А.Л. Конспект флоры высших сосудистых растений Кузнецкого Алатау. Onocleaceae – Orchidaceae // Ботанический журнал. 1996. Т. 81, № 4. С. 66–77.
90. Курбатский В.И. К распространению *Betula pseudomiddendorffii* V. Vassil. на территории Республики Хакасия // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2003. № 93. С. 4–6.
91. Курбатский В.И. Дополнение к флоре Республики Хакасия // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2005. № 95. С. 34–36.
92. Курбатский В.И. Реликтовые элементы во флоре Республики Хакасия // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2007. № 98. С. 25–32.
93. Курбатский В.И. Новые и редкие растения для флоры Средней Сибири // Turczaninowia. 2013. Т. 16, вып. 4. С. 23–25.
94. Курбатский В.И., Гуреева И.И. О некоторых флористических находках в степях Хакасии // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2000. № 91. С. 1–2.
95. Курбатский В.И., Бытотова С.В. Флористические находки с территории Республики Хакасия // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Кемерово : КРЭОО «Ирбис», 2007. Вып. 13. С. 68–69.
96. Курбатский В.И., Выдрина С.Н. Новые и редкие растения для флоры Республики Хакасия // Turczaninowia. 2004. Т. 7, вып. 3. С. 71–75.
97. Курбатский В.И., Масленникова А.В. Новые и редкие растения для флоры Республики Хакасия с территории Западного Саяна // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2007. № 98. С. 9–13.
98. Курбатский В.И., Эбель Т.В., Кузнецов А.А. К изучению флоры Республики Хакасия // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2009. № 101. С. 23–30.
99. Положий А.В., Гуреева И.И., Курбатский В.И., Выдрина С.Н., Олонова М.В., Наумова Е.Г. Флора островных Приенисейских степей. Сосудистые растения. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2002. 156 с.
100. Шауло Д.Н., Анкипович Е.С. Флористические находки в южной части Красноярского края // Сибирский биологический журнал. 1993. № 3. С. 74–78.
101. Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю., Драчев Н.С., Кузьмин И.В., Доронькин В.М. Флористические находки в Западной и Средней Сибири // Turczaninowia. 2010. Т. 13, вып. 3. С. 77–91.
102. Шауло Д.Н., Мякишина Т.А., Шауло С.П. Флористические находки в бассейне Верхнего Енисея // Turczaninowia. 2011. Т. 14, вып. 3. С. 100–105.
103. Шауло Д.Н., Шанмак Р.Б., Эрст А.С., Анькова Т.В., Шмаков А.И., Молокова Н.И., Анкипович Е.С. Флористические находки в бассейне Верхнего Енисея (2) // Turczaninowia. 2014. Т. 17, вып. 4. С. 59–63.
104. Шауло Д.Н. Эндемизм флоры Западного Саяна // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : тезисы докладов Второй Российской конференции / под ред. С.П. Ефремова. Красноярск : КГПУ, 1996. Ч. 1. С. 101.
105. Шауло Д.Н. Систематическая структура флоры Западного Саяна // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : материалы Четвертой Российской конференции (г. Красноярск, 18–20 апреля) / под ред. Е.М. Антиповой. Красноярск, 2006. Т. 1. С. 289–294.



106. Шауло Д.Н. Флора Западного Саяна // *Turczaninowia*. 2006. Т. 9, вып. 1–2. 336 с.
107. Волобаев П.А. Флора и экологические закономерности распространения водных макрофитов Кузнецкого Алатау : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад, 1991. 160 с.
108. Волобаев П.А. Новые и редкие для флоры Сибири виды высших водных растений // Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 4. С. 616–618.
109. Волобаев П.А. Дополнение к флоре гидрофильных растений Сибири // Ботанический журнал. 1992. Т. 77, № 5. С. 62–70.
110. Волобаев П.А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири // Сибирский биологический журнал. 1991. Вып. 5. С. 75–76.
111. Анкипович Е.С. Конспект флоры Абаканского хребта. Новосибирск, 1991. Деп. в ВИНТИИ08.04.93 № 888-В 93. 97 с.
112. Анкипович Е.С. Флора высокогорных тундр Абаканского хребта // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : тезисы докладов Второй Российской конференции / под ред. С.П. Ефремова. Красноярск, 1996. Ч. 1. С. 51–52.
113. Анкипович Е.С. Каталог флоры Республики Хакасия. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 1999. 93 с.
114. Анкипович Е.С., Игай Н.В. Новые местонахождения редких видов во флоре Хакасии // Вестник Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова. 2013. № 6. С. 8–12.
115. Анкипович Е.С. Редкие и исчезающие виды во флоре заповедника «Хакасский» // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы Третьей Международной конференции (г. Барнаул, 25–27 октября 2004 г.). Барнаул : Азбука, 2004. С. 3–4.
116. Анкипович Е.С., Галенковская Л.С. К характеристике флоры участка «Малый Абакан» государственного природного заповедника «Хакасский» // Научные труды заповедника «Хакасский». Абакан : Стрежень, 2003. Вып. 2. С. 12–29.
117. Система особо охраняемых природных территорий Алтае-Саянского экорегиона / под ред. А.Н. Куприянова. Кемерово : Азия, 2001. 173 с.
118. Эбель А.Л., Некратова Н.А. Флора окрестностей с. Ефремкино (Кузнецкий Алатау, Хакасия) // Ботанический журнал. 1996. Т. 81, № 12. С. 97–111.
119. Эбель А.Л. Флористические находки в Республике Хакасия // *Turczaninowia*. 2002. Т. 5, вып. 4. С. 43–47.
120. Эбель А.Л. О некоторых редких видах растений во флоре юга Средней Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2006. № 97. С. 1–9.
121. Эбель А.Л. Новые данные о распространении крестоцветных (Brassicaceae) на юге Сибири // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 12. С. 101–104.
122. Эбель А.Л. Дополнение к распространению некоторых редких видов крестоцветных в Хакасии // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2003. № 93. С. 14–19.
123. Эбель А.Л. Обзор семейства крестоцветные (Brassicaceae) во флоре Республики Хакасия // *Turczaninowia*. 2005. Т. 8, вып. 1. С. 11–38.
124. Герман Д.А., Эбель А.Л. Некоторые интересные находки крестоцветных (Cruciferae) в Азии // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2009. № 101. С. 5–11.
125. Эбель А.Л. О распространении видов Polygonaceae Juss. в Хакасии // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2004. № 94. С. 12–16.
126. Эбель Т.В., Эбель А.Л. Заметки по осоковым (Surregaceae) юга Западной и Средней Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2008. № 99. С. 25–32.
127. Анкипович И.А. Конспект флоры восточного макросклона Кузнецкого Алатау. Новосибирск, 1996. Деп. в ВИНТИИ 21.06.96 № 197. В. 96. 77 с.

128. Анкипович И.А. Новые и редкие виды для флоры Кузнецкого Алатау // Turczaninowia. 2000. Т. 3, вып. 3. С. 44–49.
129. Воронина М.К., Мартынова М.А., Липаткина О.О. О второй находке *Erodium tataricum* (Geraniaceae) в окрестностях села Усть-Бюрь // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : тезисы докладов Второй Российской конференции / под ред. С.П. Ефремова. Красноярск : КГПУ, 1996. Ч. 1. С. 117–119.
130. Воронина М.К. Новые местонахождения редких и эндемичных видов на территории Хакасии // Turczaninowia. 2003. Т. 6, вып. 2. С. 79–84.
131. Утемова Л.Д. Семейство Fabaceae в степной части заповедника «Хакасский» // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : материалы III Российской конференции / под ред. Е.М. Антиповой. Красноярск : КГПУ, 2001. С. 106–108.
132. Утемова Л.Д., Утемов С.В. Флора и растительность участка «Оглахты» заповедника «Хакасский» // Научные труды заповедника «Хакасский». Абакан : Стрежень, 2003. Вып. 2. С. 158–168.
133. Утемова Л.Д., Анкипович Е.С., Воронина М.К. Изучение и охрана редких и исчезающих видов флоры Хакасии // Вестник Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова. Сер. 4. Биология, медицина, химия. 1997. Вып. 4. С. 16–20.
134. Утемова Л.Д. Весеннецветущие растения и их изучение. Абакан : Изд-во Хакасского гос. ун-та, 1998. 48 с.
135. Утемова Л.Д. К вопросу изучения первоцветов в условиях степного и лесостепного растительных поясов Хакасии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : тезисы докладов Первой Международной конференции (г. Барнаул, 26–28 ноября 2002 г.). Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2002. С. 26–27.
136. Утемова Л.Д. Ядовитые растения Хакасии. Абакан : Изд-во Хакасского гос. ун-та, 2004. 130 с.
137. Положий А.В., Мальцева А.Т., Смирнова В.А. Анализ флоры островных Приенисейских степей // Ботанический журнал. 1976. Т. 61, № 7. С. 910–925.
138. Положий А.В. Новый вид остролодочника в Хакасии // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 1990. № 88. С. 12–13.
139. Положий А.В. Эндемичные виды *Oxytropis* в Южной Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 1992. № 89. С. 13–14.
140. Положий А.В. Виды *Oxytropis* (Fabaceae) в горных флорах Южной Сибири // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 10. С. 58–66.
141. Положий А.В. Род *Oxytropis* DC. во флоре островных Приенисейских степей // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2000. № 92. С. 13–15.
142. Положий А.В., Гуреева И.И., Курбатский В.И., Выдрин С.Н., Олонова М.В., Наумова Е.Г. Анализ флоры островных Приенисейских степей // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : материалы III Российской конференции / под ред. Е.М. Антиповой. Красноярск : КГПУ, 2001. С. 100–102.
143. Положий А.В. Гляциальные реликты во флоре Приенисейских степей // Turczaninowia. 1999. Т. 2, вып. 2. С. 46–49.
144. Положий А.В. Эндемичные виды *Oxytropis* во флоре островных Приенисейских степей // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2000. № 91. С. 11–12.
145. Положий А.В., Выдрин С.Н., Курбатский В.И., Наумова Е.Г., Олонова М.В. К изучению флоры и растительности Юсо-Ширинской степи // Вестник Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова. Сер. 4. Биология, медицина, химия. 1997. Вып. 4. С. 14–16.

146. Положий А.В., Выдрин С.Н., Курбатский В.И. Эндемики островных Приенисейских степей // *Kylovia*. 1999. Т. 1, № 1. С. 37–40.
147. Гуреева И.И., Курбатский В.И., Выдрин С.Н., Олонова М.В., Бытотова С.В. К изучению флоры Республики Хакасия // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы III Международной конференции, посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова (г. Томск, 16–18 ноября 2005 г.). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2005. С. 65.
148. Липаткина О.О. Аннотированный список видов высших сосудистых растений степного комплекса участков заповедника «Хакасский» // Труды государственного природного заповедника «Хакасский». Абакан : Журналист, 2001. Вып. 1. С. 62–100.
149. Скворцов В.Э. Дополнение к флоре Хакасии и южной части Красноярского края // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2002. Т. 107, вып. 6. С. 71–74.
150. Скворцов В.Э., Григорьева О.В. Новые и редкие для Абаканского хребта виды сосудистых растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2002. Т. 107, вып. 6. С. 74–80.
151. Скворцов В.Э., Григорьева О.В. Новые и редкие для Абаканского хребта виды сосудистых растений. II // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2003. Т. 108, вып. 6. С. 71–72.
152. Скворцов В.Э. Новые флористические находки в Республике Хакасия // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2005. Т. 110, вып. 3. С. 89–92.
153. Скворцов В.Э. Новые и редкие для Абаканского хребта виды сосудистых растений III // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2005. Т. 110, вып. 3. С. 92–95.
154. Бытотова С.В. Эндемики-реликты флоры левобережной части Назаровско-Минусинской межгорной впадины // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : материалы Четвертой Российской конференции / под ред. Е.М. Антиповой. Красноярск, 2006. Т. 1. С. 312–316.
155. Бытотова С.В. Эндемики флоры Республики Хакасия (систематика, происхождение, биология) : дис. ... канд. биол. наук. Томск : Томский государственный университет, 2007. 244 с.
156. Бытотова С.В. Новые местонахождения эндемичного вида *Ptilagrostis minutiflora* (Titiv ex Roshev.) Czer. (Poaceae) // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2007. № 98. С. 22–25.
157. Бытотова С.В. О распространении эндемика Хакасии *Oxytropis reverdattoi* Jurtz. (Fabaceae) // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2007. № 98. С. 33–35.
158. Бытотова С.В. Аннотированный список эндемиков и субэндемиков флоры Республики Хакасия // *Turczaninowia*. 2008. Т. 11, вып. 4. С. 13–25.
159. Бытотова С.В., Курбатский В.И. К распространению эндемичных и субэндемичных видов флоры Республики Хакасия // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2009. № 101. С. 11–15.
160. Бытотова С.В. Новые местонахождения редких видов Fabaceae во флоре Абаканской степи // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2006. № 96. С. 21–22.
161. Бытотова С.В., Курбатский В.И. Флористические находки на юге Республики Хакасия // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2011. № 104. С. 26–27.

162. Лагунова Е.Г. Конспект флоры лугов долин рек Абакан и Белый Июс // Флора и растительность Алтая : Труды Южно-Сибирского ботанического сада. Барнаул : АзБука, 2004. Т. 9. С. 115–147.
163. Лагунова Е.Г. Реликтовые и эндемичные элементы во флоре лугов долин рек Абакан и Белый Июс // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы Шестой научно-практической конференции (г. Барнаул, 25–28 октября 2007 г.). Барнаул : АзБука, 2007. С. 36–38.
164. Галенковская Л.С. Конспект флоры участка «Малый Абакан» заповедника «Хакасский» // Научные труды заповедника «Хакасский». Абакан : Стрежень, 2004. Вып. 3. С. 39–80.
165. Галенковская Л.С. Флорогенетические особенности участка «Малый Абакан» заповедника «Хакасский» // Научные труды заповедника «Хакасский». Абакан : Стрежень, 2004. Вып. 3. С. 92–101.
166. Некратова А.Н., Некратова Н.А. Редкие растения лесной флоры Кузнецкого Алатау, нуждающиеся в охране // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 377. С. 196–201.
167. Мяделец М.А., Красноборов И.М. Особенности распространения представителей семейства Lamiaceae L. на территории Республики Хакасия и их фитоценологическая приуроченность // Вестник Тюменского государственного университета. 2007. № 6. С. 209–214.
168. Мяделец М.А., Красноборов И.М. Дополнение к флоре Республики Хакасия // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Т. 113, вып. 3. С. 84–85.
169. Косачев П.А., Эбель А.Л. Заметки о верониках Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2010. № 102. С. 9–16.

*Поступила в редакцию 15.01.2015 г.; повторно 11.05.2015 г.; принята 17.09.2015 г.*

**Авторский коллектив:**

**Тупицына Наталья Николаевна** – д-р биол. наук, профессор; профессор кафедры биологии и экологии факультета Биологии, географии и химии ФГБОУ ВО «Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева» (г. Красноярск).

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

**Сазанакова Елена Викторовна** – аспирант кафедры биологии и экологии, факультета биологии, географии и химии, ФГБОУ ВО «Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева» (г. Красноярск).

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

Tupitsyna NN, Sazanakova EV. Review of floristic studies in Khakassia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):6-41. doi: 10.17223/19988591/32/1. In Russian, English summary

**Natalia N. Tupitsyna, Elena V. Sazanakova**

*VP Astafyev Krasnoyarsk State Pedagogical University, Krasnoyarsk, Russian Federation*

**Review of floristic studies in Khakassia**

The history of vegetation studies in the southern part of Krasnoyarsk Kray (including Khakassia) from 1627 until 1954 was covered by LM Cherepnin. An exhaustive presentation of the material in this work, that has not lost its fundamental importance to this day, conditions the continuation of floristic studies in Khakassia from the second

half of the XX century. Literature analysis proved that in the period following the release of the aforementioned LM Cherepnin's work, such detailed papers that include collectors' instructions, terms, expedition routes, collection sites and herbarium storage sites were not published. It is practically impossible to obtain information on this issue from summarizing articles, because in such articles Khakassia is poorly described or not described at all. There are a few special works on this topic. The results of Khakassian flora studies were recorded in reports for large territories (Krasnoyarsk kray with its previous borders, Altai-Sayan Region, Siberia), in monographic works on plant genus and in particular articles on floristic findings.

The aim of this work is to present the process of floristic studies on the territory of Khakassia starting from the second half of the XX century when a new stage of detailed vegetation studies performed by botanists, postgraduates and students of several Siberian scientific and academic institutions began. The article contains information on terms of studies, routes and material collection sites provided by researchers and elaborated according to herbarium card index and publications, herbarium material storage places and scientific papers published as a result of floristic studies in Khakassia. Significant contribution was made by VV Reverdatto, LM Cherepnin, AV Polozhy, AV Kunimova and IM Krasnoborov who worked in Khakassia for many years in the previous century and established botanical schools in which worked and are still working: AT Maltseva, VI Kurbatsky, NA Nekratova, AL Ebel, II Gureeva, EE Timoshok and etc. in Tomsk State University; VP Sedelnikov, AS Koroleva, DN Shaulo, MA Myadelets, etc. in Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; MI Beglyanova, LI Kashina, VL Cherepnin in Krasnoyarsk State Pedagogical University. Moscow scientists (VE Skorvtsov, OV Grigoryeva, etc.) also participated in the research. At present, a new generation of scientists, graduates of these schools, is taking an active part in floristic studies in Khakassia, namely, SV Bytotova, AN Nekratova, AA Kuznetsov (Tomsk State University), and Khakassian scientists ES Ankipovich, IA Ankipovich, EG Lagunova, LG Galenkovskaya, OO Lipatkina, EV Sazanakova, etc.

*The article contains: 169 References.*

**Acknowledgments:** We would like to thank our colleagues ES Ankipovich, II Gureeva, PA Kosachev, VI Kurbatsky, AI Pyak, EE Timoshok, DN Shaulo and AL Ebel for the provided materials on floristic studies in Khakassia.

**Key words:** history of studies; flora; collectors; routes; herbarium; Khakassia.

## References

1. Cherepnin LM. Istoriya issledovaniya rastitel'nogo pokrova yuzhnoy chasti Krasnoyarskogo kraya [History of vegetation cover studies in the southern part of Krasnoyarsk kray]. *Uchenye zapiski Krasnoyarskogo pedagogicheskogo instituta – Proceedings of Krasnoyarsk Pedagogical Institute*. 1954;3(1):3-80. In Russian
2. Sergievskaya LP. Floristicheskie issledovaniya Sibiri za 50 let [Floristic studies in Siberia for 50 years]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologo-medicinskikh nauk – Proceedings of the SB AS of the USSR. Series of Biological and Medical Sciences*. 1967;2(10):3-7. In Russian
3. Krylov GV, Salatova NG. Istoriya botanicheskikh i lesnykh issledovaniy v Sibiri i na Dal'nem Vostoke [History of botanical and forest studies in Siberia and the Far East]. Volkova KV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1969. 276 p. In Russian
4. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Sibiri, ego ratsional'noe ispol'zovanie, okhrana i izuchenie [Vegetation cover in Siberia, its rational use, protection and research]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk – Proceedings of the SB AS of the USSR. Series of Biological Sciences*. 1980;3(15):16-22. In Russian

5. Kashina LI, Kim TA. K istorii botanicheskikh i zoologicheskikh issledovaniy v Krasnoyarskom krae [On the history of botanical and zoological studies in Krasnoyarsk kray]. In: *Biologicheskie issledovaniya v Krasnoyarskikh vuzakh* [Biological studies at Krasnoyarsk universities]. Krasnoyarsk. 1977. pp. 1-6. In Russian
6. Belova IA. Obzor literatury po istorii issledovaniy flory i rastitel'nosti Sredney Sibiri [Literature review of the history of flora and vegetation studies in Central Siberia]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka. Tezisy докладов Vtoroy Rossiyskoy konferentsii* [Flora and vegetation in Siberia and the Far East. Proc. of the II Russian conference]. Pt. 1. Efremov SP, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 1996. pp. 41-42. In Russian
7. Tupitsyna NN, Zvereva OA. Obzor floristicheskikh issledovaniy yuzhnoy chasti Krasnoyarskogo kraya [Review of floristic studies in the southern part of Krasnoyarsk kray]. In: *Botanicheskie issledovaniya v Sibiri* [Botanical studies in Siberia]. Vol. 15. Cherepnin VL, editor. Krasnoyarsk: Russian Botanical Society of the RAN, Krasnoyarsk Branch; 2007. pp. 67-74. In Russian
8. Ankipovich IA. Istoriya issledovaniya flory vostochnogo makrosklona Kuznetskogo Alatau [History of the eastern macroslope flora studies in the Kuznetsk Alatau]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka. Tezisy докладов Vtoroy Rossiyskoy konferentsii* [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the II Russian conference]. Vol. 1. Efremov SP, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 1996. pp. 40-41. In Russian
9. Lipatkina OO. K istorii botanicheskikh issledovaniy na territorii zapovednika «Chazy» [On the history of biological studies on the territory of the Chazy Nature Reserve]. In: *Ekologiya Yuzhnoy Sibiri. Materialy II Yuzhno-sibirskoy regional'noy nauchnoy konferentsii studentov i molodykh uchenykh* [Ecology of Southern Siberia. Proc. of the II South-Siberian regional scientific conference of students and young scientists]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State University Publ.; 1998. p. 108. In Russian
10. Mal'tseva AT. Flora Abakanskoy stepi [Flora of the Abakan steppe. CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 1974. 163 p. In Russian
11. Ankipovich ES. Flora Abakanskogo khrebtta [Flora of the Abakan ridge. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 1993. 152 p. In Russian
12. Ankipovich IA. Flora vostochnogo makrosklona Kuznetskogo Alatau [The eastern macroslope flora of the Kuznetsk Alatau. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 1997. 288 p. In Russian
13. Lipatkina OO. Flora stepnoy chasti zapovednika «Khakasskiy» [Flora of the steppe part of the Khakassky Nature Reserve. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 2002. 193 p. In Russian
14. Galenkovskaya LS. Flora uchastka «Malyy Abakan» zapovednika «Khakasskiy» [Flora of the Maly Abakan area of the Khakassky Nature Reserve. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 2005. 159 p. In Russian
15. Lagunova EG. Flora lugov dolin rek Abakan i Belyy Iyus (Respublika Khakasiya) [Meadow flora of the Abakan and the Bely Iyus river valleys. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 2005. 201 p. In Russian
16. Nekratova AN. Lesnaya flora Kuznetskogo Alatau [Forest flora of the Kuznetsk Alatau. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 2005. 254 p. In Russian
17. Myadelets MA. Gubotsvetnye Khakasii: vidovoy sostav, ekologiya i perspektivy ispol'zovaniya [*Labiatae* of Khakassia: species composition, ecology and prospects of usage. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 2008. 182 p. In Russian
18. Rastitel'nyy pokrov Khakasii [Vegetation cover of Khakassia]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 423 p. In Russian

19. Sedel'nikov VP. Flora i rastitel'nost' vysokogoriy Kuznetskogo Alatau [High-mountain flora and vegetation of the Kuznetsk Alatau]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. 167 p. In Russian
20. Ebel' AL. Konspekt flory severo-zapadnoy chasti Altae-Sayanskoy provintsii [Synopsis of the flora in the north-western part of the Altay-Sayan region]. Revushkin AS, editor. Kemerovo: KREOO «Irbis» Publ.; 2012. 566 p. In Russian
21. Cherepnin LM. Flora yuzhnoy chasti Krasnoyarskogo kraya [Flora in the eastern part of Krasnoyarsk kray]. Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskiy rabochiy Publ.; 1957. Vol. 1. 96 p.; 1959. Vol. 2. 240 p.; 1961. Vol. 3. 251 p.; 1963. Vol. 4. 324 p.; 1965. Vol. 5. 175 p.; 1967. Vol. 6. 237 p. In Russian
22. Opredelitel' rasteniy yuga Krasnoyarskogo kraya [Plant indicator of the south of Krasnoyarsk kray]. Krasnoborov IM, Kashina LI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. 669 p. In Russian
23. *Flora Krasnoyarskogo kraya*. In 10 vyp. [Flora of Krasnoyarsk kray. In 10 volumes]. Cherepanov CK, Polozhiy AV, Reverdatto VV, Sergievskaya LP, editors. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1960. Vol. VI. 93 p.; 1964. Vol. II. 146 p.; 1971. Vol. V. Pt. 2. 58 p.; 1975. Vol. V. Pt. 4. 148 p.; 1976. Vol. V. Pt. 3. 120 p.; 1977. Vol. VII, VIII. 131 p.; 1979. Vol. IX. Pt. 2. 72 p.; 1980. Vol. X. 124 p.; 1983. Vol. I. 82 p.; Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1965. Vol. III, IX. Pt. 1. 174 p.; 1967. Vol. IV, V. Pt. 1. 124 p. In Russian
24. Malyshev LI. Opredelitel' vysokogornyykh rasteniy Yuzhnoy Sibiri [High-mountain plant indicator of Southern Siberia]. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1968. 282 p. In Russian
25. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia. In 14 volumes]. Malyshev LI, Peshkova GA, Krasnoborov IM, Polozhiy AV, Baikov KS, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. Vol. 4. 246 p.; 1988. Vol. 1. 197 p.; 1988. Vol. 8. 198 p.; 1990. Vol. 2. 359 p.; 1990. Vol. 3. 276 p.; 1992. Vol. 5. 309 p.; 1993. Vol. 6. 308 p.; 1994. Vol. 7. 310 p.; 1994. Vol. 9. 277 p.; 1996. Vol. 10. 252 p.; 1996. Vol. 12. 206 p.; 1997. Vol. 11. 294 c.; 1997. Vol. 13. 470 p.; 2003. Vol. 14. 186 p. In Russian
26. Koropachinskiy IYu. Dendroflora Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [Dendroflora of the Altay-Sayan mountain region]. Sobolevskaya KA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1975. 291 p. In Russian
27. Koropachinskiy IYu. Drevesnye rasteniya Sibiri [Woody plants of Siberia]. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 384 p. In Russian
28. Koropachinskiy IYu, Vstovskaya TN. Woody plants of the Asian part of Russia. Novosibirsk: Publishing House of SB RAS Branch «Geo»; 2002. 707 p. In Russian
29. Kupriyanov AN, Sheremetova SA, Baykov SK. Spisok vysshikh rasteniy Altae-Sayanskogo ekoregiona [List of higher plants of the Altay-Sayan ecological region]. In: *Biologicheskoe raznoobrazie Altae-Sayanskogo ekoregiona* [Biological diversity of the Altay-Sayan ecological region]. Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: KREOO «Irbis» Publ.; 2003. pp. 30-126. In Russian
30. Amel'chenko VP. O polynyakh v stepyakh Khakasii [On polynyas in the steppes of Khakassia]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 1974;85:17-18. In Russian
31. Amel'chenko VP. The genus *Artemisia* L. (Asteraceae) in the Khakassia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2005;95:37-41. In Russian
32. Frizen NV. Lukovye Sibiri [Alliaceae of Siberia]. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 185 p. In Russian
33. Nikiforova OD. Dikorastushchie viki Sibiri [Wild vicia of Siberia]. Peshkova GA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 135 p. In Russian

34. Vibe EI. Krestovniki Sibiri [*Senecio* of Siberia]. Krasnoborov IM, Vysochina GI, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2003. 150 p. In Russian
35. Tupitsyna NN. Yastrebiniki Sibiri [*Hieracium* of Siberia]. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2004. 208 p. In Russian
36. Baykov SK. Molochai Severnoy Azii [*Euphorbia* of Northern Asia]. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2007. 362 p. In Russian
37. Kosachev PA. Synopsis of the families Scrophulariaceae Juss. and Pediculariaceae Juss. of Altai Mountain Country. *Turczaninowia*. 2010;13(1):19-102. In Russian
38. Samoylova AP. K kharakteristike flory i rastitel'nosti zasolennykh pochv Khakasii [On the characteristic of the flora and vegetation of saline soils in Khakassia]. *Izvestiya Tomskogo otdeleniya Vsesoyuznogo botanicheskogo obshchestva – Proceedings of the Tomsk Branch of the All-Union Botanical Society*. 1959;4:27-39. In Russian
39. Girshovich GA, Neyfel'd EYa. Novye i redkie vidy Khakasii [New and rare species in Khakassia]. In: *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy* [News on systematics of higher plants]. Vol. 11. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. pp. 302-307. In Russian
40. Tupitsyna NN. Rod *Hieracium* L. v Khakasii [*Hieracium* L. in Khakassia]. *Vestnik Khakasskogo gosudarstvennogo universiteta imeni NF Katanova. Seriya 4. Biologiya, meditsina, khimiya*. 1997;4:20-22. In Russian
41. Kolganov AK. Sistematicheskaya struktura flory doliny reki Malaya Syya [Systematic structure of the flora of the Malaya Syya river valley]. *Vestnik Khakasskogo gosudarstvennogo universiteta imeni NF Katanova. Seriya 4. Biologiya, meditsina, khimiya*. 1997;4:6-8. In Russian
42. Maksimova TA, Zorkina TM. Osobennosti flory Tashtypskogo khozyaystva [Flora peculiarities of Tashtypsky district]. *Vestnik Khakasskogo gosudarstvennogo universiteta imeni NF Katanova. Seriya 4. Biologiya, meditsina, khimiya*. 1997;4:12-14. In Russian
43. Kosachev PA. Addition to the flora of Siberia (*Scrophulariaceae*). *Turczaninowia*. 2003;6(2):88-91. In Russian
44. Kipriyanova LM. Floristic records in Novosibirsk region, Altai territory and Khakassia. *Botanicheskij zhurnal – Botanical journal*. 2009;94(9):1389-1392. In Russian
45. Lebedeva SA, Lebedev EA. Flora of saline habitats of the Minussinsk basin flora. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya, klinicheskaya meditsina*. 2010;8(3):183-189. In Russian
46. Malyshev LI. Geneticheskie svyazi vysokogornnykh flor Yuzhnoy Sibiri i Mongolii [Genetic links of high-mountain floras in Siberia and Mongolia]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk – Proceedings of the SB AS of the USSR. Series of Biological Sciences*. 1968;3(15):23-31. In Russian
47. Malyshev LI. Genezis vysokogornnykh flor Sibiri [Genesis of mountain floras in Siberia]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk – Proceedings of the SB AS of the USSR. Series of Biological Sciences*. 1976;2(10):47-55. In Russian
48. Sedel'nikov VP. Struktura i geneticheskie svyazi vysokogornnoy flory Kuznetskogo Alatau [Structure and genetic links of high-mountain flora of the Kuznetsk Alatau]. *Botanicheskij zhurnal – Botanical journal*. 1977;62(5):644-653. In Russian
49. Polozhiy AV. Florogeneticheskij analiz astragalov Sredney Sibiri [Florogenetic analysis of *Astragalus* in Central Siberia]. *Trudy Tomskogo universiteta*. 1957;141:107-110. In Russian
50. Polozhiy AV. Analiz flory astragalov i ostrolodochnikov stepey Sredney Sibiri [Analysis of *Astragalus* and *Oxytropis* flora in the steppes of Central Siberia]. *Izvestiya Tomskogo otdeleniya Vsesoyuznogo botanicheskogo obshchestva – Proceedings of the Tomsk Branch of the All-Union Botanical Society*. 1959;4:63-75. In Russian
51. Polozhiy AV. Florogeneticheskij analiz srednesibirskikh astragalov [Florogenetic *Astragalus* analysis in Central Siberia]. *Izvestiya Tomskogo otdeleniya Vsesoyuznogo botanicheskogo obshchestva – Proceedings of the Tomsk Branch of the All-Union Botanical Society*. 1964;5:61-75. In Russian



52. Polozhiy AV. Florogeneticheskiy analiz ostrolodochnikov Sredney Sibiri [Florogenetic *Oxytropis* analysis in Central Siberia]. *Uchenye zapiski Tomskogo universiteta. Biologiya i pochvedenie – Proceedings of Tomsk University. Biology and Soil Science*. 1965;1:18-25. In Russian
53. Polozhiy AV. K poznaniyu genezisa flory ostrovnykh prieniseyskikh stepey. Flora stepey Khakasii [On cognition of the flora genesis of insular Yenisei steppes. Flora of Khakassian steppes]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka. Tezisy докладov Vtoroy Rossiyskoy konferentsii* [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the II Russian conference]. Efremov SP, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 1996. Pt. 1. pp. 88-90. In Russian
54. Polozhiy AV. Geograficheskie i geneticheskie svyazi srednesibirskikh bobovykh i nekotorye osobennosti formirovaniya Prieniseyskikh flor [Geographic and genetic links of *Leguminosae* in Central Siberia and some peculiarities of Yenisei flora formation]. In: *Trydi. II: Biologiya* [Proceedings. Vol. 2: Biology]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1972. pp. 140-148. In Russian
55. Polozhiy AV. K poznaniyu istorii i razvitiya sovremennykh flor Prieniseyskoy Sibiri [On cognition of the history and development of modern floras in Yenisei Siberia]. In: *Istoriya flory i rastitel'nosti Evrazii* [History of flora and vegetation of Eurasia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972. pp. 136-144. In Russian
56. Polozhiy AV. For the learning of steppe flora in the south of Siberia. *Krylovia*. 2001;3(2):58-62. In Russian
57. Peshkova GA. Florogeneticheskiy analiz stepnoy flory gor Yuzhnoy Sibiri [Florogenetic analysis of steppe flora in the mountains of Southern Siberia]. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2001. 192 p. In Russian
58. Redkie i ischezayushchie rasteniya Sibiri [Rare and endangered plants in Siberia]. Malyshev LI, Sobolevskaya KA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1981. 224 p. In Russian
59. Redkie i ischezayushchie vidy rasteniy Khakasii [Rare and endangered plant species in Khakassia]. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Siberian Branch RASKHN Publ.; 1999. 140 p. In Russian
60. Krasnaya kniga Respubliki Khakasiya: Redkie i ischezayushchie vidy rasteniy i gribov [The Red List of the Republic of Khakassia: Rare and endangered species of plants and fungi]. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2002. 264 p. In Russian
61. Krasnaya kniga Respubliki Khakasiya: Redkie i ischezayushchie vidy rasteniy i gribov [The Red List of the Republic of Khakassia: Rare and endangered species of plants and fungi]. Ankipovich ES, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2012. 288 p. In Russian
62. Important plant areas of Altai-Sayan ecoregion: Attempt of identification. Smelyanskiy IE, Pron'kina GA, editors. Novosibirsk: Geo Publ.; 2009. 260 p. In Russian
63. Literatura o respublike Khakasiya. Bibliograficheskiy ukazatel'. 1. Priroda i prirodnye resursy Khakasii, ikh okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie (2-ya polovina XIX–XX v.) [Literature on the Republic of Khakassia. Vol. 1. Nature and natural resources of Khakassia, their protection and rational use (the 2<sup>nd</sup> half of the XIX-XX centuries)]. Vychuzhanina AG, editor. Abakan: GUK RKh "Natsional'naya biblioteka im. NG Domozhakova"; 2009. 380 p. In Russian
64. Polozhiy AV. Novye vidy *Astragalus* L. iz Sredney Sibiri [New *Astragalus* L. species from Central Siberia]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 1954;77-78:1-5. In Russian
65. Polozhiy AV. Novye vidy i raznovidnosti roda *Oxytropis* DC. iz Sredney Sibiri [New *Oxytropis* DC. species from Central Siberia]. *Sistematicheskie zametki po materialam*

- Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University.* 1956;79-80:1-4. In Russian
66. Polozhiy AV. Reliktovye i endemichnye vidy bobovykh vo flore Sredney Sibiri v aspekte ee posletretichnoy istorii [Relic and endemic *Leguminosae* species in the flora of Central Siberia in terms of its post-Tertiary history]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologo-medicinskikh nauk – Proceedings of the SB AS of the USSR. Series of Biological and medical Sciences.* 1964;1(4):3-11. In Russian
  67. Kashina LI, Krasnoborov IM, Tupitsyna NN. Leonid Michaylovich Cherepnin i ego botanicheskaya shkola [Leonid Michaylovich Cherepnin and his botanical school]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State University Publ.; 2006. 44 p. In Russian
  68. Cherepnin LM. Zametki o drevnikh relikhtakh Prieniseyskikh stepey [Notes on ancient relics of Yenisei steppes]. *Uchenye zapiski Krasnoyarskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo institute – Proceedings of Krasnoyarsk State Pedagogical Institute.* 1956. Vol. 5. pp. 45-50. In Russian
  69. Cherepnin LM. Osobennosti flory yuga Krasnoyarskogo kraya [Flora peculiarities of the south of Krasnoyarsk kray]. *Uchenye zapiski Krasnoyarskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo institute – Proceedings of Krasnoyarsk State Pedagogical Institute.* 1957. Vol. 10. pp. 3-11. In Russian
  70. Kuminova AV. Na prostorakh Khakasii [On the wide stretches of Khakassia]. Novosibirsk: Ros. akad. s.-kh. nauk. Sib. otd.-nie. NII agrar. probl. Khakasii; 1995. 148 p. In Russian
  71. Krasnoborov IM. Novyy vid roda Veronica L. iz Krasnoyarskogo kraya [New *Veronica* L. species from Krasnoyarsk kray]. In: *Novosti geografii i sistematiki rasteniy Sibiria* [News on geography and systematics of plants in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973. pp. 4-7. In Russian
  72. Krasnoborov IM, Koroleva AS. Novye i redkie vidy vo flore yuzhnoy chasti Krasnoyarskogo kraya [New and rare species in the flora of the southern part of Krasnoyarsk kray]. In: *Geobotanicheskie issledovaniya v Zapadnoy i Sredney Sibiri* [Geobotanical studies in Western and Central Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1971. pp. 121-124. In Russian
  73. Kashina LI, Krasnoborov IM. Novye mestonakhozhdeniya novykh i redkikh dlya Krasnoyarskogo kraya rasteniy [New localities of new and rare plants in Krasnoyarsk kray]. In: *Voprosy botaniki i fiziologii rasteniy* [Questions of botany and plant physiology]. Vol. 4. Gorbynova TV, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical Institute Publ.; 1973. pp. 81-87. In Russian
  74. Krasnoborov IM, Volobaev PA, Stepanov NV. Dopolnenie k vypusku Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae [Addition to the issue Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae]. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 1. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. pp. 119-120. In Russian
  75. Krasnoborov IM. Vysokogornaya flora Zapadnogo Sayana [High-mountain flora of the Western Sayan]. Tolmachev AI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 377 p. In Russian
  76. Artemov IA, Baykova EV, Zykova EYu, Zhirova OS, Lomonosova MN, Pavlova TA, Smirnov SV, Shaulo DN, Shmakov AI. Ivan Moiseevich Krasnoborov (k 70-letiyu so dnya rozhdeniya) [Ivan Moiseevich Krasnoborov (to the 70<sup>th</sup> anniversary)]. Barnaul: Altai State University Publ.; 2001. 58 p. In Russian
  77. Polozhiy AV, Mal'tseva AT. K poznaniyu flory i rastitel'nosti massiva Saksary (Khakasiya) [On cognition of flora and vegetation of the Saksary (Khakassia)]. *Izvestiya Tomskogo otdeleniya Vsesoyuznogo botanicheskogo obshchestva – Proceedings of the Tomsk Branch of the All-Union Botanical Society.* 1973;6:45-58. In Russian
  78. Mal'tseva AT, Polozhiy A. Novye vidy iz flory Khakasii [New species from the flora of Khakassia]. *Sistematische zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University.* 1974;85:15-17. In Russian

79. Polozhiy AV, Mal'tseva AT. Flora stepey Khakasii i zadachi ee okhrany [Steppe flora of Khakassia and objectives of its protection]. *Ratsional'noe ispol'zovanie i okhrana zhivoy prirody Sibiri*. Materialy nauchnoy konferentsii [Rational use and protection of live nature in Siberia. Proc. of the Scientific Conference]. Tomsk: Tomsk State University Publ; 1971. pp. 79-80. In Russian
80. Polozhiy AV, Mal'tseva AT. Flora Abakanskoy stepi i nekotorye cherty ee genezisa [Flora of the Abakan steppe and some peculiarities of its genesis]. In: *Voprosy biologii* [Questions of biology]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1977. pp. 69-72. In Russian
81. Polozhiy AV, Mal'tseva AT. Eshche odin refugium lednikovyx reliktov na yuge Prieniseyskoy Sibiri [Another refugium of glacial relics in the south of Yenisei Siberia]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk – Proceedings of the SB AS of the USSR. Series of Biological Sciences* 1970;1(5):24-29. In Russian
82. Polozhiy AV, Mal'tseva AT. Endemichnye vidy vo flore Prieniseyskikh stepey [Endemic species in the flora of Yenisei Siberia]. In: *Arealy rasteniy flory SSSR* [Plant distribution areas of the flora of the USSR]. Vol. 3. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1976. pp. 162-170. In Russian
83. Sedel'nikov VP. Novye i redkie vidy vysokogoriy Kuznetskogo Alatau [New and rare species of high mountains of the Kuznetsk Alatau]. In: *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy* [News on systematics of higher plants]. Vol. 12. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. pp. 284-286. In Russian
84. Gureeva II, Revushkin AS. Antonina Vasil'evna Polozhiy. K 95-letiyu so dnya rozhdeniya (1917-2003) [Antonina Vasil'evna Polozhiy. To the 95<sup>th</sup> anniversary (1917-2003)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2012. 52 p. In Russian
85. Reverdatto VV, Sergievskaya LP. Konspekt Prieniseyskoy flory [Synopsis of Yenisei flora]. Tomsk. 1937. 46 p. In Russian
86. Nekratova NA, Vydrina SN, Mihaylova CH, Sigareva LB, Nekratov NF. The new and rare species for the Kuznetsk Alatau. *Botanicheskij zhurnal – Botanical journal*. 1988;73(9):1341-1347. In Russian
87. Nekratova NA, Vydrina SN, Mihaylova SI, Nekratov NF, Sigareva LB. New and rare plants for the Kuznetsky Alatau. Dicotyledonous primary-chlamydous free-petaleous and secondary-chlamydous plants. *Botanicheskij zhurnal – Botanical journal*. 1989;74(5):754-761. In Russian
88. Nekratova NA, Nekratov NF, Nekratova AN. Vascular plants new and rare to the Kuznetsky Alatau flora. *Botanicheskij zhurnal – Botanical journal*. 2003;88(6):126-131. In Russian
89. Nekratova NA, Nekratov NF, Ebel' AL. Synopsis of flora of the Kuznetsk Alatau. Onocleaceae – Orchidaceae. *Botanicheskij zhurnal – Botanical journal*. 1996;81(4):66-77. In Russian
90. Kurbatskiy VI. K rasprostraneniyu *Betula pseudomiddendorffii* V. Vassil. na territorii respubliki Khakasiya [On *Betula pseudomiddendorffii* V. Vassil. distribution on the territory of the Republic of Khakassia]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2003;93:4-6. In Russian
91. Kurbatskiy VI. Addition to the flora of the Republic Khakassia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2005;95:34-36. In Russian
92. Kurbatskiy VI. Relict elements in the flora of the Republic Khakassia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2007;98:25-32. In Russian
93. Kurbatskiy VI. New and rare plants for the flora of central Siberia. *Turczaninowia*. 2013;16(4):23-25. In Russian

94. Kurbatskiy VI, Gureeva II. O nekotorykh floristicheskikh nakhodkakh v stepyakh Khakasii [On some floristic findings in the steppes of Khakassia]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2000;91:1-2. In Russian
95. Kurbatskiy VI, Bytotova SV. Floristicheskie nakhodki s territorii Respubliki Khakasiya [Floristic findings from the territory of the Republic of Khakassia]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical studies of Siberia and Kazakhstan] Kemerovo: KREOO «Irbis», 2007. Vol. 13. pp. 68-69. In Russian
96. Kurbatskiy VI, Vydrina SN. New and rare species for the flora of Khakassia Republic. *Turczaninowia*. 2004;7(3):71-75. In Russian
97. Kurbatskiy VI, Maslennikova AV. New and rare species for the flora of the Republic Khakassia from the West Sajan territory. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2007;98:9-13. In Russian
98. Kurbatskiy VI, Ebel' TV, Kuznetsov AA. To the study of the flora of the Khakassian Republic. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2009;101:23-30. In Russian
99. Polozhiy AV, Gureeva II, Kurbatskiy VI, Vydrina SN, Olonova MV, Naumova EG. Flora ostrovnykh prieniseyskikh stepey. Sosudistye rasteniya [Flora of insular Yenisei steppes. Vascular plants]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2002. 156 p. In Russian
100. Shaulo DN, Ankipovich ES. Floristicheskie nakhodki v yuzhnoy chasti Krasnoyarskogo kraya [Floristic findings in the southern part of Krasnoyarsk kray]. *Sibirskiy biologicheskiy zhurnal*. 1993;3:74-78. In Russian
101. Shaulo DN, Zykova EYu, Drachev NS, Kuz'min IV, Doron'kin VM. Floristic findings in West and Middle Siberia. *Turczaninowia*. 2010;13(3):77-91. In Russian
102. Shaulo DN, Myakshina TA, Shaulo SP. Floristic findings in the Upper Yenisei Basin. *Turczaninowia*. 2011;14(3):100-105. In Russian
103. Shaulo DN, Shanmak RB, Erst AS, An'kova TV, Shmakov AI, Molokova NI, Ankipovich ES. Floristic findings in the Upper Yenisei Basin (2). *Turczaninowia*. 2014;17(4):59-63. In Russian
104. Shaulo DN. Endemizm flory Zapadnogo Sayana [Endemism of the flora in the Western Sayan]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka*. Tezisy dokladov Vtoroy Rossiyskoy konferentsii [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the II Russian conference]. Pt. 1. Efremov SP, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 1996. p. 101. In Russian
105. Shaulo DN. Sistematicheskaya struktura flory Zapadnogo Sayana [Systematic structure of the Western Sayan flora]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka*. Materialy Chetvertoy Rossiyskoy konferentsii [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the IV Russian conference (Krasnoyarsk, April 18-20)]. Antipova EM, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 2006. Vol. 1. pp. 289-294. In Russian
106. Shaulo DN. Flora Zapadnogo Sayana [Flora of the Western Sayan]. *Turczaninowia*. 2006;9(1-2):5-336. In Russian
107. Volobaev PA. Flora i ekologicheskie zakonomernosti rasprostraneniya vodnykh makrofitov Kuznetskogo Alatau [Flora and ecological patterns of water macrophytes distribution in the Kuznetsk Alatau. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 1991. 160 p. In Russian
108. Volobaev PA. The new and rare for the Siberian flora species of aquatic higher plants. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1991;76(4):616-618. In Russian

109. Volobaev PA. An addition to the flora of hydrophilous plants of Siberia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1992;77(5):62-70. In Russian
110. Volobaev PA. O dvukh taksonakh roda *Potamogeton* L. iz Sibiri [On two *Potamogeton* L. taxa from Siberia]. *Sibirskiy biologicheskiy zhurnal*. 1991;5:75-76. In Russian
111. Ankipovich ES. Konspekt flory Abakanskogo khrebtta [Synopsis of the Abakan ridge flora]. Novosibirsk, 1991. Dep. v VINITI08.04.93 № 888-V 93. 97 p. In Russian
112. Ankipovich ES. Flora vysokogornyykh tundr Abakanskogo khrebtta [Flora of high-mountain tundras of the Abakan ridge]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka*. Tezisy dokladov Vtoroy Rossiyskoy konferentsii [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the II Russian conference]. Efremov SP, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 1996. Pt. 1. pp. 51-52. In Russian
113. Ankipovich ES. Katalog flory Respubliki Khakasiya [Catalogue of the flora of the Republic of Khakassia]. Barnaul: Altai State University Publ.; 1999. 93 p. In Russian
114. Ankipovich ES, Igay NV. Novye mestonakhozhdeniya redkikh vidov vo flore Khakasii [New localities of rare species in the flora of Khakassia]. *Vestnik Khakasskogo gosudarstvennogo universiteta imeni N.F.Katanova – Bulletin of N.F.Katanov Khakass State University*. 2013;6:8-12. In Russian
115. Ankipovich ES. Rare and endangered species in the flora of «Khakassky» Reserve. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii*. Materialy tret'ey mezhdunarodnoy konferentsii [Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia. Proc. of the III international conference (Barnaul, October, 25-27 2004)]. Barnaul: Azbuka Publ.; 2004. pp. 3-4. In Russian
116. Ankipovich ES, Galenkovskaya LS. K kharakteristike flory uchastka «Malyy Abakan» gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Khakasskiy» [On the characteristic of the flora of the Maly Abakan area of the Khakassky State Nature Reserve]. In: *Nauchnye trudy zapovednika «Khakasskiy»* [Proc. of the Khakassky Nature Reserve]. Abakan: Strezhen' Publ.; 2003. Vol. 2. pp. 12-29. In Russian
117. Sistema osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy Altay-Sayanskogo ekoregiona [The system of especially protected natural territories of the Altay-Sayan ecological region]. Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: Aziya Publ.; 2001. 173 p. In Russian
118. Ebel' AL, Nekratova NA. The flora of the neighboring territories of village Efremkino (Kuznetsk Alatau, Khakassia). *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1996;81(12):97-111. In Russian
119. Ebel' AL. Floristic findings in Khakassia Republic. *Turczaninowia*. 2002;5(4):43-47. In Russian
120. Ebel' AL. On some rare species in flora of southern part of Middle Siberia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2006;97:1-9. In Russian
121. Ebel' AL. The new data on the distribution of the (Brassicaceae) in the South of Siberia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1997;82(12):101-104. In Russian
122. Ebel' AL. Dopolnenie k rasprostraneniyu nekotorykh redkikh vidov krestotsvetnykh v Khakasii [Addition to some rare Cruciferaceae species distribution in Khakassia]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2003;93:14-19. In Russian
123. Ebel' AL. Review of Brassicaceae family in the flora of Khakassia. *Turczaninowia*. 2005;8(1):11-38. In Russian
124. German DA, Ebel' AL. Some interesting findings of the Cruciferae in Asia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2009;101:5-11. In Russian

125. Ebel AL. About distribution of the Polygonaceae Juss. species in Khakassia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2004;94:12-16. In Russian
126. Ebel' TV, Ebel' AL. Notes on Cyperaceae of southern regions of Western and Middle Siberia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2008;99:25-32. In Russian
127. Ankipovich IA. Konspekt flory vostochnogo makrosklona Kuznetskogo Alatau [Synopsis of the eastern macroslope flora of the Kuznetsk Alatau]. Novosibirsk. 1996. Dep. v VINITI 21.06.96 № 197. V. 96. 77 p. In Russian
128. Ankipovich IA. The new and the rare species for the Kuznetskiy Alatau. *Turczaninowia*, 2000;3(3):44-49. In Russian
129. Voronina MK, Martynova MA, Lipatkina OO. O vtoroy nakhodke *Erodium tataricum* (Geraniaceae) v okrestnostyakh sela Ust'-Byur' [On the second finding of *Erodium tataricum* (Geraniaceae) near Ust'-Byur' village]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka. Tezisy dokladov Vtoroy Rossiyskoy konferentsii* [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the II Russian conference]. Efremov SP, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 1996. Pt. 1. pp. 117-119. In Russian
130. Voronina MK. New localities of rare and endemic species in Khakassia. *Turczaninowia*. 2003;6(2):79-84. In Russian
131. Utemova LD. Semeystvo Fabaceae v stepnoy chasti zapovednika «Khakasskiy» [Fabaceae family in the steppe part of the Khassky Nature Reserve]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka. Materialy III Rossiyskoy konferentsii* [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the III Russian conference]. Antipova EM, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 2001. pp. 106-108. In Russian
132. Utemova LD, Utemov SV. Flora i rastitel'nost' uchastka «Oglakhty» zapovednika «Khakasskiy» [Flora and vegetation of the Oglakhty area of the Khakassky Nature Reserve] In: *Nauchnye trudy zapovednika «Khakasskiy»* [Proceedings of the Khakassky Nature Reserve]. Abakan: Strezhen' Publ.; 2003. Vol. 2. pp. 158-168. In Russian
133. Utemova LD, Ankipovich ES, Voronina MK. Izuchenie i okhrana redkikh i ischezayushchikh vidov flory Khakasii [Study and protection of rare and endangered species of Khakassian flora]. *Vestnik Khakasskogo gosudarstvennogo universiteta imeni NF Katanova. Seriya 4. Biologiya, meditsina, khimiya – Bulletin of N.F. Katanov Khakass State University. Series 4. Biology, Medicine, Chemistry*. 1997;4:16-20. In Russian
134. Utemova LD. Vesennetsvetushchie rasteniya i ikh izuchenie [Spring-blooming plants and their study]. Abakan: Khakassk State University Publ.; 1998. 48 p. In Russian
135. Utemova LD. K voprosu izucheniya pervotsvetov v usloviyakh stepnogo i lesostepnogo rastitel'nykh pojasov Khakasii [On studying Primulae in the steppe and forest-steppe belts of Khakassia]. In: *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii. Tezisy dokladov pervoy mezhdunarodnoy konferentsii* [Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia. Proc. of the First International Conference (Barnaul, November, 26-28 2002)]. Barnaul: Altai State University Publ.; 2002. pp. 26-27. In Russian
136. Utemova LD. Yadovitye rasteniya Khakasii [Poisonous plants in Khakassia]. Abakan: Khakassk State University Publ.; 2004. 130 p. In Russian
137. Polozhiy AV, Mal'tseva AT, Smirnova VA. Analiz flory ostrovnnykh Prieniseyskikh stepey [Flora analysis of insular Yenisei steppes]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1976;61(7):910-925. In Russian
138. Polozhiy AV. Novyy vid ostrolodochnika v Khakasii [New *Oxytropis* species in Khakassia]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova*

- Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 1990;88:12-13. In Russian
139. Polozhiy AV. Endemichnye vidy *Oxytropis* v Yuzhnoy Sibiri [Endemic *Oxytropis* species in Southern Siberia] *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 1992;89:13-14. In Russian
140. Polozhiy AV. The species of the genus *Oxytropis* (Fabaceae) in mountain floras of southern Siberia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1995;80(10):58-66. In Russian
141. Polozhiy AV. Rod *Oxytropis* DC. vo flore ostrovnykh prieniseyskikh stepey [*Oxytropis* DC. in the flora of insular Yenisei steppes]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2000;92:13-15. In Russian
142. Polozhiy AV, Gureeva II, Kurbatskiy VI, Vydrina SN, Olonova MV, Naumova EG. Analiz flory ostrovnykh prieniseyskikh stepey [Flora analysis of insular Yenisei steppes]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka*. Materialy III Rossiyskoy konferentsii konferentsii [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the III Russian Conference]. Antipova EM, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 2001. pp. 100-102. In Russian
143. Polozhiy AV. Glacial relicts in the flora of Near-Yenisei steppes. *Turczaninowia*. 1999;2(2):46-49. In Russian
144. Polozhiy AV. Endemichnye vidy *Oxytropis* vo flore ostrovnykh Prieniseyskikh stepey [Endemic *Oxytropis* species in the flora of insular Yenisei steppes]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2000;91:11-12. In Russian
145. Polozhiy AV, Vydrina SN, Kurbatskiy VI, Naumova EG, Olonova MV. K izucheniyu flory i rastitel'nosti Iyuso-Shirinskoy stepi [On studying the Iyuso-Shirinsk steppe flora and vegetation]. *Vestnik Khakasskogo gosudarstvennogo universiteta imeni NF Katanova. Seriya 4. Biologiya, meditsina, khimiya – Bulletin of N.F. Katanov Khakass State University, series 4. Biology, Medicine, Chemistry*. 1997;4:14-16. In Russian
146. Polozhiy AV, Vydrina SN, Kurbatskiy VI. The endemics of the Jenisei island steppes. *Krylovia*. 1999;1(1):37-40. In Russian
147. Gureeva II, Kurbatskiy VI, Vydrina SN, Olonova MV, Bytotova SV. K izucheniyu flory Respubliki Khakasiya [On studying the flora of Khakassia]. In: *Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri*. Materialy III Mezhdunarodnoy konferentsii, posvyashchennoy 120-letiyu Gerbariya imeni PN Krylova [Problems of studying vegetation cover in Siberia. Proc. of the III International conference dedicated to the 120<sup>th</sup> Anniversary of P.N. Krylov Herbarium (Tomsk, November, 16-18 2005)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2005. pp. 65. In Russian
148. Lipatkina OO. Annotirovannyi spisok vidov vysshikh sosudistykh rasteniy stepnogo kompleksa uchastkov zapovednika «Khakasskiy» [Annotated list of vascular plants species of the steppe complex of the Khakassky Nature Reserve areas]. In: *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Khakasskiy»* [Proceedings of the Khakassky State Nature Reserve]. Abakan: Zhurnalists Publ.; 2001. Vol. 1. pp. 62-100. In Russian
149. Skvortsov VE. Addition to the flora of the Republic of Khakasia and the southern part of the Krasnoyarsk region. *Byulleten Moskovskogo Obshhestva Ispytatelej Prirody. Otdel Biologicheskiiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2002;107(6):71-74. In Russian
150. Skvortsov VE, Grigor'eva OV. New and rare vascular plant species for the flora of the Abakan Range. *Byulleten Moskovskogo Obshhestva Ispytatelej Prirody. Otdel biologicheskiiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2002;107(6):74-80. In Russian

151. Skvortsov VE, Grigor'eva OV. New and rare vascular plant species for the flora of the Abakan Range. II. *Byulleten Moskovskogo Obshhestva Ispytatelej Prirody. Otdel Biologicheskij – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series.* 2003;108(6):71-72. In Russian
152. Skvortsov VE. New floristic records from Khakas Republic. *Byulleten Moskovskogo Obshhestva Ispytatelej Prirody. Otdel biologicheskij – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series.* 2005;110(3):89-92. In Russian
153. Skvortsov VE. New and rare vascular plant species for the flora of the Abakan Range. III. *Byulleten Moskovskogo Obshhestva Ispytatelej Prirody. Otdel biologicheskij – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series.* 2005;110(3):92-95. In Russian
154. Bytotova SV. Endemiki-relikty flory levoberezhnoy chasti Nazarovsko-Minusinskoy mezhgornoy vpadiny [Endemics and relics of the left bank flora of Nazarovo-Minusinsk intermountain basin]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka. Materialy Chetvertoy Rossiyskoy konferentsii [Flora and vegetation of Siberia and the Far East. Proc. of the IV Russian conference].* Antipova EM, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 2006. Vol. 1. pp. 312-316. In Russian
155. Bytotova SV. Endemiki flory Respubliki Khakasiya (sistematika, proiskhozhdenie, biologiya) [Flora endemics of the Republic of Khakassia. CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 2007. 244 p. In Russian
156. Bytotova SV. New localities of the rare endemic species *Ptilagrostis minutiflora* (Titov ex Roshev.) Czer. (Poaceae). *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University.* 2007;98:22-25. In Russian
157. Bytotova SV. About distribution of the endemic species of Khakassia *Oxytropis reverdattoi* Jurtz. (Fabaceae). *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni PN Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University.* 2007;98:33-35. In Russian
158. Bytotova SV. Annotated check-list of endemics and subendemics of the flora of Khakassia Republic. *Turczaninowia.* 2008;11(4):13-25. In Russian
159. Bytotova SV, Kurbatskiy VI. To distribution of endemic and subendemic species of the flora of the Khakasian Republic. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University.* 2009;101:11-15. In Russian
160. Bytotova SV. New locations of the rare species of the Fabaceae for the flora of the Abakan steppe. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University.* 2006;96:21-22. In Russian
161. Bytotova SV, Kurbatskiy VI. Floristic findings of the south of the Khakassian Republic. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University.* 2011;104:26-27. In Russian
162. Lagunova EG. Konspekt flory lugov dolin rek Abakan i Belyy Iyus [Synopsis of the meadow flora of the Abakan and the Bely Iyus river valleys]. In: *Flora i rastitel'nost' Altaya. Trudy Yuzhno-Sibirskogo botanicheskogo sada [Flora and vegetation of the Altay. Proceedings of the South-Siberian Botanical Garden].* Vol. 9. Barnaul: Izd-vo AzBuka Publ.; 2004. pp. 115-147. In Russian
163. Lagunova EG. Relict and endemic species of meadows flora of the valleys of the rivers Abakan and Belyy Iyus. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii.* Materialy shestoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia. Proc. of the VI Scientific Conference (Barnaul, October, 25-28 2007)]. Barnaul: Izd-vo «AzBuka» Publ.; 2007. pp. 36-38. In Russian



164. Nekratova AN, Nekratova NA. Rare plants of the forest flora of Kuznetsk Alatau in need of protection. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2013;377:196-201. In Russian
165. Galenkovskaya LS. Konspekt flory uchastka «Malyy Abakan» zapovednika «Khakasskiy» [Synopsis of the Maly Abakan flora of the Khakassky Nature Reserve]. In: *Nauchnye trudy zapovednika «Khakasskiy»* [Proceedings of the Khakassky Nature Reserve]. Abakan: "Strezhen", 2004. Vol. 3. pp. 39-80. In Russian
166. Galenkovskaya LS. Florogeneticheskie osobennosti uchastka «Malyy Abakan» zapovednika «Khakasskiy» [Florogenetic peculiarities of the Maly Abakan of the Khakassky Nature Reserve] In: *Nauchnye trudy zapovednika «Khakasskiy»* [Proceedings of the Khakassky Nature Reserve]. Abakan: "Strezhen", 2004. Vol. 3. pp. 92-101. In Russian
167. Myadelets MA, Krasnoborov IM. Osobennosti rasprostraneniya predstaviteley semeystva Lamiaceae L. na territorii Respubliki Khakasiya i ikh fitotsenoticheskaya priurochennost' [Peculiarities of Lamiaceae L. species distribution on the territory of the Republic of Khakassia and their phytocenotic confinedness]. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2007;6:209-214. In Russian
168. Myadelets MA, Krasnoborov IM. Additions to the flora of Republic Khakassia from Lamiaceae family. *Byulleten Moskovskogo Obshhestva Ispytatelej Prirody. Otdel Biologicheskiiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2008;113(3):84-85. In Russian
169. Kosachev PA, Ebel' AL. Notes on *Veronica L.* in Siberia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2010;102:9-16. In Russian

Received 15 January 2015;

Revised 11 May 2015;

Accepted 17 September 2015

**Author info:**

**Tupitsyna Natalia N**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biology and Ecology, Faculty of Biology, Geography and Chemistry, VP Astafyev Krasnoyarsk State Pedagogical University, 89 A. Lebedeva Str., Krasnoyarsk 660017, Russian Federation

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

**Sazanakova Elena V**, Postgraduate Student, Department of Biology and Ecology, Faculty of Biology, Geography and Chemistry, VP Astafyev Krasnoyarsk State Pedagogical University, 89 A. Lebedeva Str., Krasnoyarsk 660017, Russian Federation

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

УДК 581.162:581.93

doi: 10.17223/19988591/32/2

**Н.Е. Шевченко, В.Н. Годин**

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия*

## **Спектр половых форм во флоре лесов Центрального Предкавказья**

*Определён половой статус каждого из 683 видов, входящих в состав флоры семенных растений лесов Центрального Предкавказья. У 252 видов (36,9% флоры) выявлено восемь половых форм: гинодизия (79 видов, 11,6%), моноэция (55 видов, 8,1%), андромоноэция (45 видов, 6,6%), гиномоноэция (33 вида, 4,8%), дизия (29 видов, 4,2%), тримonoэция (5 видов, 0,7%), андродизия (5 видов, 0,7%) и триэция (1 вид, 0,1%). Двудольные характеризуются более высокой степенью половой дифференциации и большим разнообразием половых форм, чем однодольные. Из 89 семейств цветковых растений исследованной флоры 40 включают только виды с гермафродитными цветками, в 24 семействах встречаются кроме гермафродитизма и другие половые формы, 25 семейств состоят исключительно из видов с однополыми цветками. Широкое распространение гинодизии (11,6%) скорее всего отражает общую высокую долю участия данной половой формы у покрытосеменных растений умеренного пояса Земли. Разные типы лесов (буковые, дубовые, ясеневые, тополевые, ивовые и ольховые) характеризуются близкими значениями доли негермафродитных видов, которая варьирует от 36,9 до 41,3%.*

**Ключевые слова:** *половые формы; флора; леса; Центральное Предкавказье.*

### **Введение**

Начиная с Ч. Дарвина [1], адаптивное значение разделения полов у цветковых растений рассматривается в качестве важнейшего приспособления для обеспечения ксеногамии. Однако мнения исследователей расходятся в эволюционной оценке той или иной половой формы, и прежде всего дизии, рассматриваемой в качестве надёжного и эффективного средства для достижения кроссбридинга. По мнению Е.И. Демьяновой [2], разные половые формы цветковых растений следует рассматривать не как переходные от одной к другой, а равноценные адаптивные формы, являющиеся показателями широких возможностей идиоадаптаций растений в генеративной сфере. Одним из прямых доказательств прогрессивной роли как раздельнополых растений в целом, так и разных половых форм служит их неравномерное распространение в различных флористических районах земного шара [3, 4].

Участие разных половых форм покрытосеменных растений в рамках мировой флоры в целом представлено в работе С. и Н. Yampolsky [5], ко-

торые показали, что доля гермафродитных растений составляет около 72% от общей численности цветковых, а на все остальные половые формы приходится 28%. Анализ литературы показывает разное соотношение половых форм в пределах изученных флористических районов, хотя обоеполые виды везде доминируют. Из анализа зарубежной литературы следует, что в целом уровень половой дифференциации выше в тропических флорах, чем во внетропических регионах. Так, во флоре Гавайских островов доля моно- и диэции составляет 7,6 и 14,7% соответственно [4], в то время как во флоре Британских островов и Ирландии двудомностью обладают 4,3% покрытосеменных растений [6]. Однако исследования Е.И. Демьяновой [2] двух локальных флор Предуралья и Зауралья ярко продемонстрировали, что и в условиях умеренного пояса Северного полушария представленность разных половых форм может быть сопоставима с флорами тропических регионов, а по ряду показателей и опережать их. Например, уровень половой дифференциации флоры Троицкого лесостепного заказника составляет 41,9% (доля раздельнополых видов), что значительно выше, чем во многих тропических флорах [2]. Однако чтобы более определённо судить об уровне половой дифференциации флор умеренного пояса, необходимы дальнейшие наблюдения в разных ботанико-географических районах.

Цель нашего исследования – выявление и анализ половых форм у растений флоры лесов Центрального Предкавказья (ЦПр).

### Материалы и методики исследования

Аннотированный конспект флоры лесов составлен Н.Е. Шевченко [7] в ходе экспедиционных исследований территории ЦПр в 2005–2012 гг. Изучение лесов проведено маршрутно-рекогносцировочным методом с детальным обследованием флоры отдельных участков. Геоботанические исследования, сбор и обработка полевых материалов проведены по общепринятым методикам [8, 9]. Определение типов леса проводили в соответствии с классификацией Е.В. Алексеева – П.С. Погребняка [10]. Для каждого типа леса выполнено от 10 до 15 геоботанических описаний. Всего сделано 525 описаний и собрано около 3 000 гербарных образцов, которые хранятся в Гербарии Московского педагогического государственного университета (МОРС).

Леса распространены на территории ЦПр весьма неравномерно, их локализация зависит от орографических и эдафических условий местности. Более 75% площади всех лесов сосредоточено на Ставропольской возвышенности и в предгорьях северного склона Большого Кавказского хребта. Общая площадь лесов ЦПр составляет около 160 тыс. га. В соответствии с классификацией Алексеева – Погребняка описано 43 типа леса: дубовые (22 типа), буковые (9 типов), ясеневые (5 типов), тополевые (3 типа), ивовые (2 типа) и ольховые (2 типа) [7]. В зависимости от типов условий произрастания выделено четыре группы лесов [7]:

1) низкогорные буковые, дубовые и ясеневые леса лесостепных ландшафтов Ставропольских и Прикалаусских высот ЦПр распространены в западной, наиболее приподнятой части Ставропольской возвышенности;

2) предгорные буковые и дубовые леса лесостепных ландшафтов широко встречаются на юге ЦПр, занимают склоны Терско-Сунженской возвышенности и магматических гор Кавказских Минеральных Вод;

3) байрачные леса представляют собой разновеликие массивы дубовых и ясеневых лесов в условиях степных ландшафтов, распространены в верховьях балок степных рек, характеризуются отсутствием выходов лесных массивов на плоские водоразделы и формированием в условиях с ослабленной инсоляцией на северных склонах;

4) пойменные дубовые, тополевые, ивовые и ольховые леса приурочены к предгорной и равнинной части региона, занимают регулярно заливаемые паводковыми водами части пойм и днища долин рек в пределах зоны смещения меандр.

Половые формы определены у 683 семенных растений с использованием собранных гербарных образцов, литературных источников и полевых исследований. Морфология цветков изучена на гербарных образцах, хранящихся в МПГУ (MOPS), для проверки половых форм, описанных в литературе, и их определении для таксонов с неоднозначными или неизвестными данными. Используются три типа литературных источников: а) «Флора европейской части СССР» [11–18] и «Флора Восточной Европы» [19–21]; б) сводка Р. Knuth [22–26]; в) основные систематические обработки для таксонов, подробно не рассмотренные в «а» и «б». В итоге для каждого вида указаны его жизненная и половая формы, основной способ опыления. Отнесение растений к половым формам проведено с учётом современных методологических подходов и рекомендаций [27, 28]. Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова [29]. Объем семейств даётся по сводке С.К. Черепанова [30], объем подклассов – по системе А.Л. Тахтаджяна [31].

### Результаты исследования и обсуждение

**Обоеполые и раздельнополые виды.** У 252 видов из 683 семенных растений флоры лесов ЦПр образуются однополые цветки или стробилы, т.е. 36,9% видов обладают половой дифференциацией (таблица). Половая дифференциация семенных растений в исследуемой флоре оказывается более глубокой, чем это можно ожидать, учитывая данные С. и Н. Yampolsky [5] для мировой флоры в целом (см. таблицу).

Два класса покрытосеменных растений отличаются как степенью половой дифференциации, так и разнообразием спектра половых форм. Среди двудольных доля раздельнополых растений значительно выше, чем среди однодольных: 39,8 и 25,7% соответственно. У двудольных растений лесов ЦПр встречаются восемь половых форм, в то время как у однодольных рас-

тений выявлено только четыре варианта половых форм (моноэция, андромоноэция, дизэция, гинодизэция).

Подклассы цветковых растений различаются степенью половой дифференциации входящих в их состав растений. Подкласс Hamamelididae во флоре лесов ЦПр полностью состоит из негермафродитных видов (моноэция). Из остальных наиболее богаты видами с половой дифференциацией четыре подкласса – Caryophyllidae (81,4% видов), Asteridae (57,0%), Magnoliidae (50,0%) и Alismatidae (50,0%). Наименьшее число видов с негермафродитными цветками встречается в подклассах Ranunculidae (14,3%) и Liliidae (10,0%). Подклассы покрытосеменных растений также различаются разнообразием спектра половых форм. У видов четырёх подклассов двудольных растений (Asteridae, Caryophyllidae, Dilleniidae и Rosidae) выявлено от пяти до семи вариантов половых форм, в то время как другие подклассы характеризуются наличием небольшого числа различных сексуальных типов (от одного до трёх).

Из 89 семейств покрытосеменных растений, свойственных флоре лесов ЦПр, 40 включают только виды с гермафродитными цветками. Большинство этих семейств представлены малым числом видов, исключение составляют: Alliaceae, Caprifoliaceae, Fumariaceae, Juncaceae, Orchidaceae, Orobanchaceae, Potamogetonaceae, Primulaceae, Rubiaceae, Solanaceae и Violaceae. В 24 семействах из 89 кроме гермафродитизма распространены и другие половые формы. К этой группе относятся 10 наиболее богатых видами семейств (рис. 1), которые по доле видов с половым полиморфизмом можно разделить на две части. В пяти семействах преобладают виды с однополыми цветками: Asteraceae (58,5% видов), Cyperaceae (65,2%), Lamiaceae (69,6%), Apiaceae (73,2%) и Caryophyllaceae (85,0% видов). У остальных пяти семейств, относящихся к категории наиболее богатых видами, преобладает гермафродитизм: Fabaceae (2,7% видов), Scrophulariaceae (7,4%), Brassicaceae (9,6%), Poaceae (12,5%) и Rosaceae (23,8%). Оставшиеся 25 семейств включают только виды с однополыми цветками. Наиболее крупные семейства этой группы (даны в алфавитном порядке): Aceraceae, Betulaceae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Sparganiaceae и Typhaceae. Остальные семейства этой группы представлены 1–2 видами.

Из 334 родов цветковых растений флоры лесов ЦПр (рис. 2) 195 включают только гермафродитные виды. Наиболее крупные роды этой группы: *Allium*, *Epilobium*, *Festuca*, *Juncus*, *Lathyrus*, *Orobanche*, *Potamogeton*, *Rosa*, *Rubus*, *Scrophularia*, *Trifolium*, *Veronica*, *Vicia* и *Viola*. Виды, входящие в состав 39 родов, кроме гермафродитизма обладают и другими половыми формами. Наиболее многовидовые роды этой группы: *Campanula*, *Cerastium*, *Geranium*, *Potentilla*, *Polygonatum*, *Ranunculus*, *Silene* и *Verbascum*. 100 родов состоят из видов только с однополыми цветками. Наиболее крупные роды этой группы (даны в алфавитном порядке): *Acer*, *Betula*, *Carex*, *Chenopodium*, *Euphorbia*, *Populus*, *Rumex*, *Salix*, *Stellaria*, *Typha* и др.

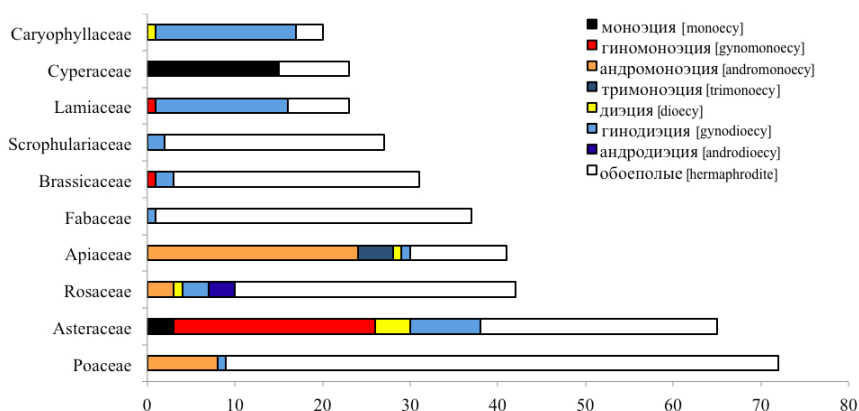
В группу гермафродитных видов включены также 9 гетеростильных видов из 3 семейств: Primulaceae (5 видов), Lythraceae (2 вида) и Boraginaceae (2 вида). Гетеростилия представлена тристилией (2 вида *Lythrum*) и дистилией (остальные 7 видов). Хотя гетеростильные цветки являются структурно обоепопыми, при легитимном опылении они фактически выступают как однополые по отношению друг к другу. Таким образом, доля гермафродитных растений, обладающих не только структурной, но и функциональной обоеполовостью, ещё меньше.

**Распространение половых форм в разных флорах земного шара**  
**[Percentage occurrence of sexual forms in different floras]**

Расположение [Geographical location]	Половые формы*, % [Sexual forms*]							Источник [Source]
	H	M	AM	GM	D	GD	AD	
Троицкий лесостепной заказник [Troitsky forest-steppe reserve]	59,1	9,5	7,0	7,6	4,3	11,9	0,3	[2]
Кунгурский лесостепной заказник [Kungurskiy forest-steppe reserve]	66,8	7,1	4,6	6,4	3,8	10,8	0,6	[2]
Финбош (Капская область) [Fynbos (Cape region)]	79,6	2,6	4,0	7,1	6,6	–	–	[3]
Тропические леса (Гавайи) [Tropical forests (Hawaii)]	62,4	7,6	4,5	3,9	14,7	3,8	–	[4]
Среднее по земному шару [The average over the Globe]	71,8	5,2	1,7	2,8	3,9	0,1	0,01	[5]
Вторичные листопадные леса (Венесуэла) [Secondary deciduous forests (Venezuela)]	82,4	2,0	11,7	–	3,9	–	–	[32]
Тропические листопадные леса (Мексика) [Tropical deciduous forests (Mexico)]	70,2	17,6	–	–	12,3	–	–	[33]
Листопадные леса (Мексика) [Deciduous forests (Mexico)]	70,2	13,0	2,0	1,6	12,3	0,6	0,1	[34]
Вторичные листопадные леса (Венесуэла) [Secondary deciduous forests (Venezuela)]	63,7	–	13,6	–	22,7	–	–	[35]
Каатинга (Бразилия) [Caatinga (Brazil)]	83,0	9,5	4,8	–	2,7	–	–	[36]
Леса Центрального Предкавказья [Forests of the Central Ciscaucasia]	63,1	8,1	6,6	4,8	4,2	11,6	0,7	Данная работа [This work]

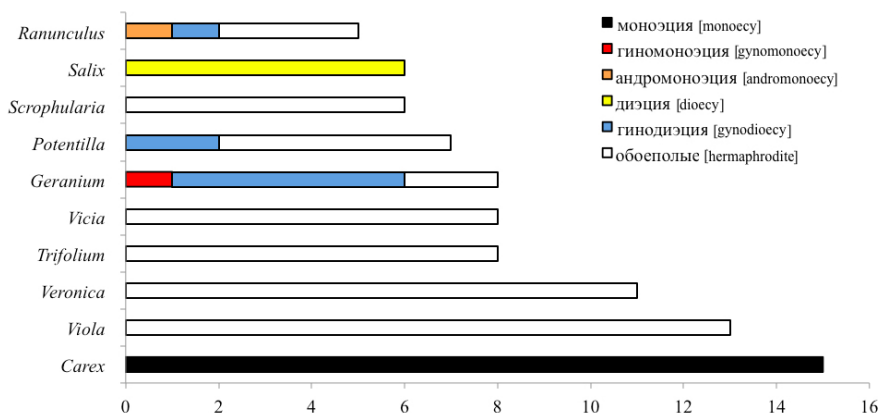
*Примечание.* Условные обозначения: H – гермафродитные; M – моноэцичные; AM – андромоноэцичные; GM – гиномоноэцичные; D – диэцичные; GD – гинодиэцичные; AD – андродиэцичные растения. Прочерк означает отсутствие данной половой формы или объединение её в сборную группу «моноэцичных» или «диэцичных» растений в широком понимании.

[Note. Sexual forms: H - hermaphrodite; M - monoecious; AM - andromonoecy; GM - gynomonoeocious; D - dioecious; GD - gynodioecious; AD - androdioecious; – not available].



**Рис. 1.** Ведущие семейства флоры лесов Центрального Предкавказья и их половые формы (381 вид, 55,8% флоры).

По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – семейства  
 [Fig. 1. Ten most abundant families of plants in the forests of the Central Ciscaucasia and their breeding systems (381 species; 55.8% of the flora). On the abscissa axis - Number of species, on the ordinate axis - Families]



**Рис. 2.** Ведущие роды флоры лесов Центрального Предкавказья и их половые формы (87 видов, 12,7% флоры). По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – роды

[Fig. 2. Ten most abundant genera of plants in the forests of the Central Ciscaucasia and their breeding systems (87 species; 12.7% of the flora). On the abscissa axis - Number of species, on the ordinate axis - Genera]

**Половые формы.** У 252 видов флоры лесов ЦПр выявлено восемь половых форм, кроме гермафродитизма: моноэция, гиномоноэция, андромоноэция, тримоноэция, дизэция, гинодизэция, андродизэция и триэция (см. таблицу).

**Моноэция.** Согласно сводке С. и Н. Yampolsky [5], моноэцичные растения составляют примерно 5,2% мировой флоры (см. таблицу). В разных

флорах доля моноэзии варьирует от 5,4–8,7% (британская флора [6]) до 10,5–12,0% (листопадные леса Мексики [34]; Пуэрто-Рико и Виргинские острова [37]). Моноэзия в большей степени свойственна однодольным по сравнению с двудольными [5, 38, 39].

Во флоре лесов ЦПр группа моноэичных растений насчитывает 55 видов, что составляет 8,1% по отношению ко всем видам флоры, и включает представителей 14 семейств. Подавляющее большинство моноэичных видов относится к семействам *Syringaceae* (15 видов), *Betulaceae* (6), *Euphorbiaceae* (4), *Turphaceae* (4). К моноэичным растениям относится почти половина (10 из 21) основных лесообразующих древесных видов рассматриваемой флоры. Среди моноэичных видов в ЦПр нет явно превалирующих типов жизненных форм: древесные и монокарпические травы представлены 11 видами, водные травы – 15 видами, поликарпические травы – 18 видами. Среди полудревесных растений данной флоры моноэзия не выявлена.

По способу опыления моноэичные виды преимущественно анемофилы (38 видов, 69,1%). У всех анемофильных видов флоры ЦПр отмечена чётко выраженная диогогамия в форме протогинии, что обеспечивает ксеногамию. Этому же способствует взаимное расположение цветков разного пола: чаще всего пестичные цветки находятся в нижней части соцветия. Энтомофилия свойственна только 9 видам. Для трёх видов рода *Lemma* характерно сочетание анемо- и энтомофилии. Гидрофилия наблюдается у трёх видов рода *Zannichellia* и двух видов рода *Ceratophyllum*. Цветение и образование плодов у трёх последних родов отмечаются чрезвычайно редко, так как основной способ размножения этих растений вегетативный.

**Гиномоноэзия.** Доля гиномоноэичных растений в мировой флоре составляет около 2,8%. В разных флорах частота встречаемости данной половой формы сильно варьирует – от 1,6% (полулистопадные леса [34]) до 7,1% (Капская область Африки [3]) (см. таблицу).

В лесах ЦПр данная половая форма встречается у 33 видов из 5 семейств, что составляет 4,8% от всего видового состава флоры. Абсолютное большинство гиномоноэичных видов относится к сем. *Asteraceae* (23 вида), второе место занимает сем. *Chenopodiaceae* (6 видов). На долю остальных трёх семейств приходится 5 видов. Большая часть гиномоноэичных растений принадлежит к травянистым поликарпическим растениям (21 вид). К монокарпическим растениям относятся 12 видов. Среди древесных, полудревесных форм и водных трав в изучаемой флоре гиномоноэзия как половая форма не выявлена.

В сем. *Asteraceae* гиномоноэзия широко распространена и является вполне устойчивым систематическим признаком. Во флоре лесов ЦПр она отмечена у 17 из 39 родов. Наибольшее число гиномоноэичных видов среди астровых зарегистрировано в двух трибах – *Inuleae* (7 видов из 4 родов) и *Anthemideae* (6 видов из 5 родов), остальные из триб – *Astereae* (3 вида из 3 родов), *Heliantheae* (3 вида из 2 родов), *Senecioneae* (3 вида из 2 родов) и



*Cardueae* (1 вид). Числовые соотношения между обоеполыми и пестичными цветками вполне стабильны в пределах корзинки, генетически закреплены и мало подвержены влиянию условий произрастания. Как правило, пестичные цветки располагаются по периферии соцветий, центр которых занимают обоеполые. В сем. *Chenopodiaceae* гиномоноэция выявлена у всех представителей рода *Chenopodium* и одного вида рода *Hablitzia*.

Энтомофильное опыление, свойственное 25 гиномоноэтическим видам (73,5%), у астровых осуществляется неспециализированными насекомыми-опылителями – мухами, короткохоботковыми пчёлами и трипсами. Благодаря широкому распространению у *Asteraceae* систем спорофитной самонесовместимости [40] ограничивается гейтоногамия и преобладает ксеногамия. Ветроопыление встречается у 9 видов – всех представителей сем. *Chenopodiaceae* и *Polygonaceae* и одного вида *Artemisia*. Анемофилии у этих видов способствует чётко выраженная протогиния и довольно длительное сохранение жизнеспособности рылец (от 3 до 8 дней) обоеполых и пестичных цветков.

**Андромоноэция.** В рамках мировой флоры андромоноэция встречается достаточно редко – 1,7% [5]. В разных регионах доля андромоноэции сильно варьирует от 2,0% (полулистопадные леса Мексики [34]) до 13,6% (листопадные леса Венесуэлы [35]) (см. таблицу).

К андромоноэтическим растениям во флоре лесов ЦПр относится 45 видов (6,6% от общего числа видов) цветковых изучаемого района, принадлежащих к 8 семействам. Наибольшее число видов с андромоноэцией отмечено у представителей сем. *Ariaceae* (24 вида из 19 родов). Андромоноэция распространена у зонтичных более широко, чем отражено в исследованиях систематического и флористического характера. Второе место по числу андромоноэтических видов занимает сем. *Roaceae* (9 видов). Андромоноэтические растения представлены преимущественно травянистыми поликарпиками (28 видов), доля монокарпических растений – 27,9% (13 видов). Среди древесных форм андромоноэция зарегистрирована у четырёх видов.

Соотношение обоеполых и тычиночных цветков у изученных нами видов сем. *Ariaceae* в зонтиках подчиняется определённым закономерностям, описанным и другими исследователями [22–26]: число тычиночных цветков увеличивается с высотой порядка зонтика. Расположение тычиночных цветков в пределах зонтичков также неодинаково у разных видов: они могут быть краевыми, срединными, срединными и краевыми. Наиболее важной особенностью цветения растений сем. *Ariaceae* является чётко выраженная протандрия. У изученных видов выделено три типа цветения в зависимости от степени выраженности протандрии: «*Libanotis intermedia*» (у большинства видов), «*Peucedanum lubimenkoanum*» (у *Xanthoselinum alsaticum* (L.) Schur), «*Chaerophyllum prescottii*» (у *Angelica archangelica* L.). Названия двух первых типов цветения зонтичных принадлежат А.Н. Пономареву [41], последнего – Е.И. Демьяновой [2].

Андромоноэция в большей степени свойственна видам с энтомофильным опылением (35 видов), чем анемофилам (9 видов и все из сем. Роасеае). Основные опылители у выявленных андромоноэцичных видов с их легко доступным нектаром и пылью – различные двукрылые. У большинства анемофильных видов Роасеае обнаружена очерёдность в цветении обоеполых и тычиночных цветков – вторые раскрываются позднее, что способствует ксеногамии. Возможно, что образующиеся «лишние» тычиночные цветки у андромоноэцичных видов играют роль доноров пыльцы, увеличивая вероятность ксеногамии.

**Тримоноэция** как половая форма довольно редко встречается у цветковых растений. К сожалению, в настоящее время не представляется возможным оценить хотя бы приблизительно число тримоноэцичных растений в рамках мировой флоры в связи с отсутствием количественных данных у С. и Н. Yampolsky [5].

Во флоре лесов ЦПр тримоноэция отмечена у 5 видов из двух семейств (4 вида из сем. Ариасеае и 1 вид из сем. Ламиасеае). Подавляющее большинство тримоноэцичных видов (4) относится к роду *Heracleum* (Ариасеае), у которых зонтики состоят из обоеполых, функционально женских (тычинки в 2,5 раза короче, чем в обоеполых цветках, не развёртываются и не вскрываются) и функционально мужских цветков (столбики недоразвиты или отсутствуют). У всех тримоноэцичных *Heracleum* в центральных и боковых зонтиках встречаются все три типа цветков, но их соотношение меняется в зависимости от положения зонтика: число функционально мужских цветков увеличивается с высотой порядка зонтика. Аналогичная ситуация характерна и для андромоноэцичных видов этого семейства. Ксеногамия у *Heracleum* с тримоноэцией обеспечивается ещё благодаря наличию чётко выраженной протандрии.

У *Lamium maculatum* L. впервые выявлена тримоноэция: на одной особи встречаются обоеполые, функционально мужские (отсутствуют рыльца или их лопасти не раздваиваются) и функционально женские цветки (тычинки стерильны и не содержат пыльцы).

По жизненным формам среди тримоноэцичных видов преобладают травянистые поликарпики – 4 вида, 1 вид относится к монокарпикам. По способу опыления все тримоноэцичные виды – энтомофилы.

**Диэция.** Диэция, по всей видимости, – одна из самых распространённых половых форм после гермафродитизма у цветковых растений. В настоящее время она выявлена по крайней мере у 14 620 видов из 157 семейств и 959 родов [42].

Число диэцичных видов среди семенных растений рассматриваемой флоры составляет 29 (4,2%) и в процентном отношении близко к цифрам, указанным С. и Н. Yampolsky [5] для мировой флоры (см. таблицу). Для исследуемой территории диэция отмечена в 17 семействах. Большая часть диэцичных видов относится к сем. Салисасеае (9 видов), все из которых относятся к ос-

новным лесообразующим древесным растениям рассматриваемой флоры. Диэция также свойственна сем. Asteraceae (4 вида) и Cannabaceae (2 вида). Остальные семейства (Ariaceae, Asparagaceae, Cannabaceae, Caryophyllaceae, Cornaceae, Cupressaceae и др.) включают по одному диэцичному виду.

На долю диэцичных древесных видов (деревьев и кустарников) приходится 55,2% (16 видов), поликарпических травянистых растений – 41,1% (12 видов) и монокарпических трав – 3,7% (1 вид).

По способу опыления среди диэцичных видов преобладают энтомофилы (19 видов) над анемофилами (10 видов).

**Гинодиэция.** Доля гинодиэцичных видов довольно редко указывается исследователями для разных флор, что связано с включением данной половой формы в состав широко понимаемой группы диэцичных растений (собственно диэцичные, гино- и андродиэцичные виды). В двух флорах Урала доля видов с гинодиэцией варьирует от 10,8 до 11,9% [2]. Согласно последним данным в рамках мировой флоры насчитывается 1 126 гинодиэцичных видов из 89 семейств и 303 родов [43].

Во флоре лесов ЦПр гинодиэция обнаружена у 79 видов (11,6%) из 24 семейств. Наибольшее число гинодиэцичных видов сосредоточено в двух семействах: Caryophyllaceae (16 видов из 8 родов) и Lamiaceae (15 видов из 10 родов). Гинодиэция широко распространена в сем. Asteraceae (8 видов), Geraniaceae (6 видов), Boraginaceae (3 вида).

Гинодиэцичные виды встречаются во всех отделах жизненных форм изучаемой флоры, но их распространение неравномерное: подавляющее большинство относится к травянистым поликарпикам – 64,6% (51 вид), второе место занимают монокарпические травы (23 вида, или 29,1%). Среди древесных, полудревесных растений и водных трав число видов с такой половой формой невелико – 3, 1 и 1 вид соответственно.

По способу опыления гинодиэцичные виды за исключением 5 видов относятся к насекомопыляемым (93,7%). У гермафродитных особей возможно сочетание автогамии, гейтоногамии и ксеногамии, которой благоприятствует достаточно чётко выраженная протандрия. У трёх видов из сем. Plantaginaceae, Poaceae и Polygonaceae отмечена анемофилия, а два вида из сем. Plantaginaceae сочетают анемо- и энтомофилию.

**Андродиэция** встречается крайне редко у цветковых растений. Так, согласно данным С. и Н. Yampolsky [5], в рамках мировой флоры насчитывается примерно 0,01% андродиэцичных растений. В немногих флористических районах доля андродиэции выше. Например, в составе флор Предуралья и Зауралья насчитывается от 0,3 до 0,6% видов с мужской двудомностью [2]. Андродиэция зарегистрирована в изучаемой флоре только у 5 видов: сем. Oleaceae (*Fraxinus excelsior* L.), Rosaceae (*Geum allepicum* Jacq., *G. rivale* L., *G. urbanum* L.) и Ulmaceae (*Ulmus minor* Mill.).

По жизненным формам два вида относятся к древесным формам, три – к поликарпическим травянистым растениям. При этом древесные виды харак-

теризуются анемофилией, а травянистые поликарпики обладают энтомофилией.

**Триэция**, скорее всего, является наиболее редкой половой формой среди покрытосеменных растений [5] и в районе исследований выявлена только у одного вида: *Rumex confertus* (сем. Polygonaceae). Популяции этого вида состоят из трёх форм особей: с гермафродитными, пестичными и тычиночными цветками. Основным способом опыления этого травянистого поликарпика – анемофилия.

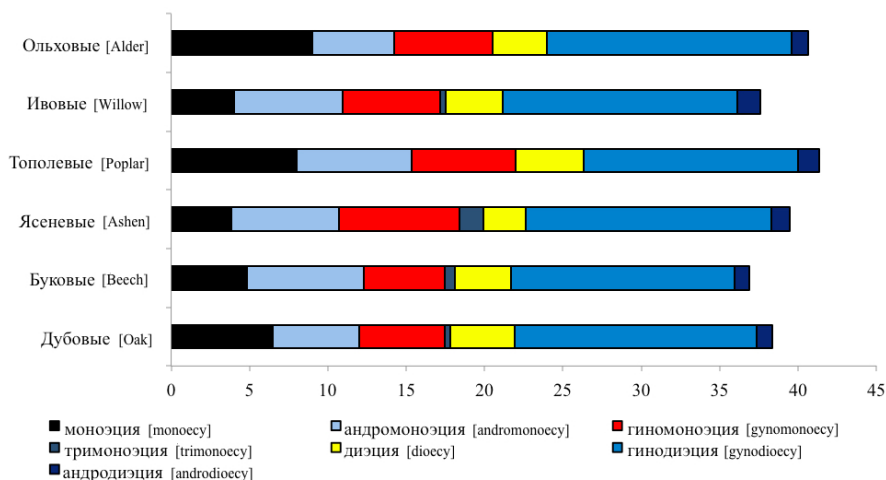
**Половой полиморфизм.** У многих видов с половой дифференциацией флоры лесов ЦПр сочетаются несколько половых форм. Так, у гинодиэичных видов из сем. Caryophyllaceae (*Dianthus armeria* L., *Stellaria nemorum* L. и др.) и Lamiaceae (*Nepeta cataria* L., *Salvia verticillata* L. и др.) отмечаются единичные пестичные цветки на гермафродитных особях. Популяции этих растений представлены тремя формами особей: женские, гермафродитные и гиномоноэичные. У видов сем. Apiaceae гинодиэция иногда сочетается с андромоноэичией (*Heracleum sibiricum* L., *Carum carvi* L. и др.): в популяциях встречаются два типа особей – андромоноэичные и женские. У выявленных андродиэичных видов в популяциях встречаются единичные андромоноэичные особи.

**Разные типы лесов.** Уровень половой дифференциации растений во всех 43 типах лесов довольно близкий: процент негермафродитных видов варьирует от 36,9 до 41,3% (рис. 3). Нам не удалось выявить каких-либо закономерностей в соотношении гермафродитных и негермафродитных видов в зависимости от типа леса или условий их произрастания. Сравнение частот встречаемости разных половых форм в дубовых, буковых, ясеневых, тополевых, ивовых и ольховых лесах показало следующее. Только доля моноэичных видов сильно варьирует в разных типах лесов от 3,8 до 9,0% (см. рис. 3). Выявлено, что частота моноэции в ясеневых и ивовых лесах статистически значимо ниже (3,8–4,0%), чем в тополёвых и ольховых лесах (8,0–9,0%) (критерий Фишера  $F = 4,2-6,4$ ,  $p = 0,011-0,040$ ). Дело в том, что в тополёвых и ольховых лесах значительно чаще, чем в ясеневых и ивовых, встречаются виды таких семейств, как Euphorbiaceae, Sparganiaceae, Turphaceae и Zannichelliaceae, все представители которых моноэичны.

Обращает на себя внимание сходство полового спектра всех исследованных типов лесов ( $F = 1,23$ ,  $p = 0,267$ ). Сравнение состава флор разных типов лесов с использованием коэффициента Жаккара [44] показало, что он довольно невелик и колеблется от 0,39 до 0,62. По нашему мнению, наблюдающееся сходство в соотношении между гермафродитными и негермафродитными растениями и спектра половых форм, обнаруженного в разных типах лесов, отображает общее состояние уровня половой дифференциации ботанико-географической зоны. Подтверждением служит близкий к выявленному нами уровень половой дифференциации и спектр половых форм двух локальных флор Предуралья и Зауралья (см. таблицу).

Анализ уровня половой дифференциации флоры лесов ЦПр показал следующее.

Доля раздельнополых растений оказалась более глубокой, чем это можно ожидать, исходя из данных С. и Н. Yampolsky [5], для мировой флоры в целом. Такое положение, на наш взгляд, связано со слабой изученностью отдельных негермафродитных форм: тримоноеции, гинодиеции, андромоноеции и андродиэции.



**Рис. 3.** Уровень половой дифференциации различных типов лесов Центрального Предкавказья. По оси абсцисс – участие (в %) половых форм, по оси ординат – типы лесов

[Fig. 3. The level of sexual differentiation of various types of forests in the Central Ciscaucasia. On the abscissa axis - Proportion of sexual forms (%), on the ordinate axis - Types of forests]

Интересно отметить довольно близкую относительную численность половых форм в исследованной нами флоре и данными, полученными Е.И. Демьяновой [2] для локальных флор Предуралья и Зауралья: доля негермафродитных видов варьировала от 33,2 до 40,9%. Для немногих флор тропических регионов характерна такая высокая степень половой дифференциации (см. таблицу). Возможно, обнаруженное сходство связано с близостью систематического состава данных флор. К большому сожалению, провести сравнительный анализ флор не представляется возможным из-за отсутствия данных о систематическом составе локальных флор Предуралья и Зауралья в открытой печати. Однако нам представляется, что коэффициент Жаккара при таком сравнении будет невелик. Об этом косвенно свидетельствует довольно низкий уровень сходства флор различных типов лесов даже в пределах рассматриваемой территории ЦПр.

Процентное участие выявленных половых форм во флоре лесов ЦПр оказалось значительно выше, чем это указано для мировой флоры в целом С.

и Н. Yampolsky [5] (см. таблицу). Так, доля моноэции в исследованной флоре составила 8,1%, а в рамках мировой флоры – 5,2%. Исключение, пожалуй, составляет доля диэции, которая встречается немного чаще, чем в мировой флоре в целом: 4,2 против 3,9%. В то же время все без исключения тропические флоры значительно богаче двудомными видами (см. таблицу). Многими исследователями отмечается снижение доли диэции по направлению от влажных тропических лесов к флорам умеренного и холодного поясов [3, 4 и др.]. Объясняется данная закономерность связью между древесной формой роста и половой дифференциацией в форме диэции. Дело в том, что в направлении от экватора к полюсам наблюдается уменьшение процентного участия древесных форм, входящих в состав различных флор, и соответственно параллельно снижается доля двудомных видов [45].

Обращает на себя внимание широкое распространение гинодиэцичных видов в составе исследованной флоры. Женская двудомность занимает второе место после самой многочисленной половой формы – гермафродитов. Доля гинодиэции во флоре лесов ЦПр и локальных флор Предуралья и Зауралья практически совпадает и составляет около 11% (см. таблицу). К сожалению, в литературе имеется ограниченное число сведений о процентном участии гинодиэцичных видов в составе флор тех или иных регионов. Так, в отдельных флористических районах Сибири доля гинодиэции достигает 8,5% [46, 47]. Согласно данным Х. Delannay [48], флора Бельгии и Люксембурга насчитывает около 7,5% гинодиэцичных растений. Учитывая все, хотя и немногочисленные, приведённые данные, можно сделать следующее предположение. Среди негермафродитных половых форм умеренного пояса, по крайней мере Северного полушария, гинодиэция является наиболее широко распространённой, а гинодиэцичные виды играют заметную роль в составе различных фитоценозов внетропических районов.

Анализ спектра половых форм флоры лесов ЦПр, по нашему мнению, в целом отражает общее состояние уровня половой дифференциации семенных растений умеренного пояса Северного полушария. Высокая степень половой дифференциации исследованной флоры лесов ЦПр связана с выявленными нами негермафродитными формами, существование и распространение которых слабо изучено: гинодиэция, андромоно- и андродиэция.

Половые формы растений обладают неодинаковыми наборами приспособлений для обеспечения ксеногамии, разной стратегией и тактикой цветения: диэция (полное исключение идиогамии), гиномоноэция (наличие систем спорофитной самонесовместимости), андромоноэция (увеличение числа тычиночных цветков и строгая протандрия цветков и целых соцветий), гинодиэция (ксеногамия у женских особей), моноэция (чётко выраженная протогиния). По нашему мнению, экологический анализ флоры может быть расширен за счёт выявления спектра половых форм – ещё одного важного параметра, адаптивное значение которого явно недооценивается и,

несомненно, связано с взаимной сопряжённой эволюцией флор и фаун определённой ботанико-географической зоны.

### Заключение

Таким образом, из 683 видов семенных растений флоры лесов Центрального Предкавказья у 252 (36,9%) выявлено восемь половых форм: гинодиэция (79 видов, 11,6%), моноэция (55 видов, 8,1%), андромоноэция (45 видов, 6,4%), гиномоноэция (33 вида, 4,8%), диэция (29 видов, 4,2%), тримоноэция (5 видов, 0,7%), андродиэция (5 видов, 0,7%) и триэция (1 вид, 0,1%). Гинодиэция занимает второе место вслед за самой многочисленной группой гермафродитных растений. Широкое распространение гинодиэции (11,6%), по нашему мнению, отражает общую высокую долю участия данной формы половой дифференциации у покрытосеменных умеренного пояса Земли.

В исследованной флоре лесов Центрального Предкавказья у двудольных доля раздельнополых растений значительно выше, чем среди однодольных: 39,8 и 25,7% соответственно. Подклассы покрытосеменных растений отличаются как степенью половой дифференциации, так и разнообразием спектра половых форм. Из 89 семейств покрытосеменных растений исследованной флоры 40 включают только виды с гермафродитными цветками, наиболее крупные из которых – *Alliaceae*, *Caprifoliaceae*, *Fumariaceae*, *Junaceae*, *Orchidaceae*, *Orobanchaceae*, *Potamogetonaceae*, *Primulaceae*, *Rubiaceae*, *Solanaceae* и *Violaceae* (даны в алфавитном порядке). В 24 семействах гермафродитизм сочетается с негермафродитными половыми формами. Сюда относятся 10 наиболее богатых видами семейств, которые по мере уменьшения числа видов образуют следующий ряд: *Poaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Ariaceae*, *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, *Cyperaceae*, *Caucophyllaceae*. 25 семейств включают только виды с однополыми цветками, наиболее крупные из них (даны в алфавитном порядке): *Aceraceae*, *Betulaceae*, *Chenopodiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae*, *Sparganiaceae* и *Typhaceae*. Из 334 родов цветковых растений исследованной флоры 195 включают только гермафродитные виды, в 39 родах кроме гермафродитизма выявлены и другие половые формы, 100 родов состоят из видов только с однополыми цветками. Наиболее крупные роды этой группы (даны в алфавитном порядке): *Acer*, *Betula*, *Carex*, *Chenopodium*, *Euphorbia*, *Populus*, *Rumex*, *Salix*, *Stellaria*, *Typha* и др.

Выявлено довольно близкое соотношение раздельнополых и гермафродитных видов в разных типах лесов Центрального Предкавказья: доля негермафродитных видов варьирует от 36,9 до 41,3%. Наблюдаемое сходство отображает общее состояние уровня половой дифференциации семенных растений умеренного пояса Северного полушария.

*Литература*

1. Darwin C. The different forms of flowers on the plants of the same species. L. : Murray, 1877. 307 p.
2. Демьянова Е.И. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 10. С. 1297–1315.
3. Steiner K.E. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75, № 11. P. 1742–1754.
4. Sakai A.K., Wagner W.L., Ferguson D.M., Herbst D.R. Origins of dioecy in the Hawaiian flora // Ecology. 1995. Vol. 76, № 8. P. 2517–2529.
5. Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // Bibl. Genet. 1922. Vol. 3. P. 1–62.
6. Kay Q.O., Stevens D.P. The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland // Bot. J. Linn. Soc. 1986. Vol. 92, № 1. P. 39–64.
7. Шевченко Н.Е., Белоус В.Н. Конспект флоры лесов Центрального Предкавказья. Ставрополь : Параграф, 2014. 136 с.
8. Юнатов А.А. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // Полевая геоботаника / под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. С. 9–36.
9. Методологические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / под ред. Л.Б. Заугольной, Т.Ю. Браславской. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
10. Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев : Изд-во АН УССР, 1955. 439 с.
11. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1974. Т. 1. 404 с.
12. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1976. Т. 2. 236 с.
13. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1978. Т. 3. 259 с.
14. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1979. Т. 4. 355 с.
15. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1981. Т. 5. 380 с.
16. Флора европейской части СССР / отв. ред. Ан.А. Федоров. Л. : Наука, 1987. Т. 6. 254 с.
17. Флора европейской части СССР / отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. : Наука, 1994. Т. 7. 317 с.
18. Флора европейской части СССР / отв. ред. Н.Н. Цвелев. Л. : Наука, 1989. Т. 8. 412 с.
19. Флора Восточной Европы / отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. : Мир и семья-95, 1996. Т. 9. 456 с.
20. Флора Восточной Европы / отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. : Мир и семья, 2001. Т. 10. 670 с.
21. Флора Восточной Европы / Отв. ред. Н.Н. Цвелев. М.; СПб. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. Т. 11. 536 с.
22. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd. I. 400 s.
23. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd. II, T. I. 696 s.
24. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd. II, T. II. 705 s.
25. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1904. Bd. III, T. I. 570 s.
26. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1905. Bd. III, T. II. 598 s.
27. Sakai A.K., Weller S.G. Gender and sexual dimorphism in flowering plants // Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer, 1999. P. 1–31.
28. Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.



29. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
30. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.
31. *Takhtajan A.* Flowering plants. Springer, 2009. 871 p.
32. *Jaimes I., Ramirez N.* Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity // *Plant Syst. Evol.* 1999. Vol. 215, № 1–4. P. 23–36.
33. *Tabla V.P., Bullock S.* La polinizacion en la selva tropical de Chamela // *Historia natural de Chamela.* Mexico : Instituto de Biologia, UNAM, 2002. P. 499–515.
34. *Bullock S.H.* Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico // *Biotropica.* 1985. Vol. 17, № 4. P. 287–301.
35. *Ruiz-Zapata T., Arroyo M.T.K.* Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela // *Biotropica.* 1978. Vol. 10, № 3. P. 221–230.
36. *Machado I.C., Lopes A.V., Sazima M.* Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest // *Ann. Bot.* 2006. Vol. 97, № 2. P. 277–287.
37. *Flores S., Schemske D.W.* Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: ecological correlates // *Biotropica.* 1984. Vol. 16, № 2. P. 132–139.
38. *Daumann E.* Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend // *Preslia.* 1972. Vol. 44, № 1. P. 28–36.
39. *Daumann E., Synek F.* Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. I. Monocotyledonen // *Osterr. Bot. Zeit.* 1968. Vol. 115, № 4/5. P. 427–433.
40. *Nettancourt D.* Incompatibility in Angiosperms. N. Y. : Springer, 1977. 230 p.
41. *Пономарёв А.Н.* О протерандрии у зонтичных // *Доклады академии наук СССР.* 1960. Т. 135, № 3. С. 750–752.
42. *Renner S.S., Ricklefs R.E.* Dioecy and its correlates in the flowering plants // *Amer. J. Bot.* 1995. Vol. 82, № 5. P. 596–606.
43. *Годин В.Н., Демьянова Е.И.* О распространении гинодиции у цветковых растений // *Ботанический журнал.* 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
44. *Шмидт В.М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л. : Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с.
45. *Годин В.Н.* Половые формы и их экологические корреляции у древесных голосеменных и покрытосеменных растений Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология.* 2014. № 4(28). С. 17–36.
46. *Годин В.Н.* Половой полиморфизм двудольных растений в Сибири // *Сибирский экологический журнал.* 2014. № 5. С. 679–688.
47. *Годин В.Н.* Половые формы и их экологические корреляции у растений класса Liliopsida в Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология.* 2015. № 2(30). С. 46–69.
48. *Delannay X.* La gynodioecie chez les angiospermes // *Natur. belges.* 1978. Vol. 59, № 8/9. P. 223–237.

Поступила в редакцию 19.05.2015 г.; принята 17.09.2015 г.

**Авторский коллектив:**

**Шевченко Николай Евгеньевич** – канд. биол. наук, ст. преподаватель кафедры ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (Москва, Россия).  
E-mail: [ne\\_shevchenko@mail.ru](mailto:ne_shevchenko@mail.ru)

**Годин Владимир Николаевич** – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (Москва, Россия).  
E-mail: [godinvn@yandex.ru](mailto:godinvn@yandex.ru)

Shevchenko NE, Godin VN. The spectrum of sexual forms in the forest flora of the Central Ciscaucasia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):42-61. doi: 10.17223/19988591/32/2. In Russian, English summary

**Nikolay E. Shevchenko, Vladimir N. Godin**

*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russian Federation*

## The spectrum of sexual forms in the forest flora of the Central Ciscaucasia

We examined the sexual status of each of 683 species in the forest flora of the Central Ciscaucasia. In 36.9% (252 species) of seed plants in this flora we found eight forms of sexual differentiation: gynodioecy (79 species, 11.6%), monoecy (55 species, 8.1%), andromonoecy (45 species, 6.6%), gynomonoecy (33 species, 4.8%), dioecy (29 species, 4.2%), polygamomonoecy (5 species, 0.7%), androdioecy (5 species, 0.7%) and trioecy (1 species, 0.1%). Widespread occurrence of gynodioecy (11.6%) most likely reflects an overall high proportion of this sexual form in angiosperms in the temperate zone of the Earth.

In the forest flora of the Central Ciscaucasia a high proportion of diclinous species is found in dicotyledonous plants and a low proportion of non-hermaphroditic species - in monocotyledonous plants (39.8 and 25.7%, respectively). Subclasses of angiosperms differ both in degrees of sexual differentiation and in diversity of the spectrum of sexual forms. In our study, at the family level, 40 of 89 families in the forest flora only contain hermaphroditic taxa (Alliaceae, Caprifoliaceae, Fumariaceae, Juncaceae, Orchidaceae, Orobanchaceae, Potamogetonaceae, Primulaceae, Rubiaceae, Solanaceae, Violaceae, etc.). 24 of 89 families have mixed sex expression types (hermaphroditic and non-hermaphroditic) within a family (Poaceae, Asteraceae, Rosaceae, Apiaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Cyperaceae, Caryophyllaceae, etc.). Of 89 families of angiosperms, 25 families include species with only unisexual flowers: Aceraceae, Betulaceae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Sparganiaceae, Typhaceae, etc. At the genus level, 195 of 334 genera only contain hermaphroditic taxa (*Allium*, *Epilobium*, *Festuca*, *Juncus*, *Lathyrus*, *Orobanche*, *Potamogeton*, *Rosa*, *Rubus*, *Scrophularia*, *Trifolium*, *Veronica*, *Vicia*, *Viola*, etc.); 39 of them include hermaphroditic and non-hermaphroditic taxa (*Campanula*, *Cerastium*, *Geranium*, *Potentilla*, *Polygonatum*, *Ranunculus*, *Silene*, *Verbascum*, etc.), 100 of them are exclusively non-hermaphroditic taxa (*Acer*, *Betula*, *Carex*, *Chenopodium*, *Euphorbia*, *Populus*, *Rumex*, *Salix*, *Stellaria*, *Typha*, etc.). Sexual forms of plants have different sets of tools for xenogamy, as well as different flowering strategies and tactics: dioecy (complete idiogamy exclusion), gynomonoecy (presence of sporophytic self-incompatibility systems), andromonoecy (increasing the number of staminate flowers and strict protandry of flowers and whole inflorescences), gynodioecy (xenogamy in female plants) and monoecy (clearly expressed protogyny). Different types of forests (beech, oak, ash, poplar, willow and alder) are characterized by similar values of proportion of non-hermaphroditic species, which ranges from 36.9 to 41.3%.

*The article contains 3 Figures, 1 Table, 48 References.*

**Key words:** sexual forms; flora; forests; Central Ciscaucasia.

### References

1. Darwin C. The different forms of flowers on the plants of the same species. London: John Murray Publ.; 1877. 307 p.

2. Dem'yanova EI. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2011;96(10):1297-1315. In Russian
3. Steiner KE. Dioecism and its correlates in the Cape flora of South Africa. *American Journal of Botany*. 1988;75(11):1742-1754. doi: [10.2307/2444689](https://doi.org/10.2307/2444689)
4. Sakai AK, Wagner WL, Ferguson DM, Herbst DR. Origins of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology*. 1995;76(8):2517-2529. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/2265825>
5. Yampolsky C, Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*. 1922;3:1-62.
6. Kay QO, Stevens DP. The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1986;92(1):39-64. doi: [10.1111/j.1095-8339.1986.tb01426.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1986.tb01426.x)
7. Shevchenko NE, Belous V.N. Konspekt flory lesov Tsentral'nogo Predkavkaz'ya [A synopsis of the forest flora in the Central Ciscaucasia]. Stavropol: Paragraf Publ.; 2014. 136 p. In Russian
8. Yunatov AA. Tipy i sodержanie geobotanicheskikh issledovaniy. Vybór probnykh ploshchadey i zalozenie ekologiche-skikh profily [The types and the scope of geobotanical investigations. The selection of sample areas and the construction of ecological profiles]. In: *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Lavrenko EM, Korchagin AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. p. 9-36. In Russian
9. Metodologicheskie podkhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v bassejne maloy reki [Methodological approaches to the environmental assessment of the forest cover in the basin of a small river]. Zaugol'nova LB, Braslavskaya TYu, editors. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2010. 383 p. In Russian
10. Pogrebnyak PS. Osnovy lesnoy tipologii [Fundamentals of forest typology]. Kiev: AN USSR Publ.; 1955. 439 p. In Russian
11. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 1. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. 404 p. In Russian
12. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 2. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 236 p. In Russian
13. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 3. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 259 p. In Russian
14. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 4. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1979. 355 p. In Russian
15. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 5. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1981. 380 p. In Russian
16. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 6. Fedorov AnA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. 254 p. In Russian
17. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 7. Tsvelev NN, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1994. 317 p. In Russian
18. Flora Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 8. Tsvelev NN, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1989. 412 p. In Russian
19. Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. 9. Tsvelev NN, editor. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1996. 456 p. In Russian
20. Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. 10. Tsvelev NN, editor. St. Petersburg: Mir & Sem'ya Publ.; 2001. 670 p. In Russian
21. Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. 11. Tsvelev NN, editor. Moscow, St. Petersburg: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2004. 536 p. In Russian
22. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 400 s. In German
23. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II. T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 696 s. In German

24. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II. T. II. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1899. 705 s. In German
25. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd III. T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1904. 570 s. In German
26. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd III. T. II. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1905. 598 s. In German
27. Sakai AK, Weller SG. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. In: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Geber MA, Dawson TE, Delph LF, editors. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 1999. pp. 1-31. doi: [10.1007/978-3-662-03908-3](https://doi.org/10.1007/978-3-662-03908-3)
28. Godin VN. Polovaya differentsiatsiya u rasteniy. Terminy i ponyatiya [Sex differentiation in plants. Terms and notions]. *Zhurnal obshchey biologii*. 2007;68(2):98-108. In Russian
29. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
30. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
31. Takhtajan A. Flowering plants. Netherlands: Springer; 2009. 871 p. doi: [10.1007/978-1-4020-9609-9](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9)
32. Jaimes I, Ramirez N. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Plant Systematics and Evolution*. 1999;215(1-4):23-36. doi: [10.1007/BF00984645](https://doi.org/10.1007/BF00984645)
33. Tabla VP, Bullock S. La polinizacion en la selva tropical de Chamela. In: *Historia natural de Chamela*. Mexico: Instituto de Biologia, UNAM; 2002. pp. 499-515. In Spanish
34. Bullock SH. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 1985;17(4):287-301. doi: [10.2307/2388591](https://doi.org/10.2307/2388591)
35. Ruiz-Zapata T, Arroyo MTK. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*. 1978;10(3):221-230. doi: [10.2307/2387907](https://doi.org/10.2307/2387907)
36. Machado IC, Lopes AV, Sazima M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*. 2006;97(2):277-287. doi: [10.1093/aob/mcj029](https://doi.org/10.1093/aob/mcj029)
37. Flores S, Schemske DW. Dioecy and monoecy in the flora of Puerto Rico and the Virgin Islands: ecological correlates. *Biotropica*. 1984;16(2):132-139. doi: [10.2307/2387845](https://doi.org/10.2307/2387845)
38. Daumann E. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend. *Preslia*. 1972;44(1):28-36. In German
39. Daumann E, Synek F. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. I. Monocotyledonen. *Osterreichische Botanische Zeitschrift*. 1968;115(4/5):427-433. In German. doi: [10.1007/BF01456537](https://doi.org/10.1007/BF01456537)
40. Nettancourt D. Incompatibility in Angiosperms. New York: Springer; 1977. 230 p.
41. Ponomarev AN. O proterandrii u zontichnykh [On proterandry in Umbelliferae]. *Doklady akademii nauk SSSR*. 1960;135(3):750-752. In Russian
42. Renner SS, Ricklefs RE. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*. 1995;82(5):596-606. doi: [10.2307/2445418](https://doi.org/10.2307/2445418)
43. Godin VN, Dem'yanova EI. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskii zhurnal – Botanical Journal*. 2013;98(12):1465-1487. In Russian
44. Shmidt VM. Statisticheskie metody v sravnitel'noy floristike [Statistical methods in comparative floristic]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1980. 176 p. In Russian
45. Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates of woody gymnosperms and angiosperms in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):17-36. In Russian, English summary

46. Godin VN. Sexual polymorphism in dicotyledonous plants in Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2014;7(5):512-519. doi: [10.1134/S1995425514050060](https://doi.org/10.1134/S1995425514050060)
47. Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates in Liliopsida of Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):46-69. doi: [10.17223/19988591/30/3](https://doi.org/10.17223/19988591/30/3). In Russian, English summary
48. Delannay X. La gynodioecie chez les angiospermes. *Naturalistes belges*. 1978;59(8/9):223-237. In France

Received 19 May, 2015;  
Accepted 17 September, 2015

**Author info:**

**Shevchenko Nikolay E**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Lecturer, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 88 Vernadskogo Pr., Moscow 119571, Russian Federation.

E-mail: [ne\\_shevchenko@mail.ru](mailto:ne_shevchenko@mail.ru)

**Godin Vladimir N**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 88 Vernadskogo Pr., Moscow 119571, Russian Federation.

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

## ЗООЛОГИЯ

УДК 574.34:599.323.43  
doi: 10.17223/19988591/32/3

Н.Л. Добринский

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

### **Трофический фактор и локальная хорологическая структура населения грызунов на примере лесных полевков**

*На основании длительных экспериментов в природе с использованием дополнительной подкормки определены основные закономерности и количественные параметры формирования «станций переживания» грызунов на модели рыжей лесной полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Установлена ведущая роль трофического фактора в процессах функционирования населения лесных полевков на локальном уровне в снежный период. Показано, что при достижении порогового уровня кормообеспеченности происходит облигатное образование устойчивых элементарных хорологических ячеек (хорусов) видового населения на основе генетической преемственности нескольких последовательных поколений грызунов. Одновременное применение как регрессионного, так и стохастического математических методов впервые позволило обнаружить явление возвратной ротации населения полевков с образованием центральных и периферических переходных зон, что обеспечивает виду в снежный период наиболее эффективное использование трофических ресурсов среды с сохранением максимально возможной численности. При этом автономные поселения грызунов размером от одного до нескольких гектаров функционируют как локальные градиентные континуумы видового населения.*

**Ключевые слова:** *трофический фактор; грызуны; население; динамика численности; эксперименты; подкормка.*

#### **Введение**

Проблемы популяционной организации и динамики видового населения наземных позвоночных животных длительное время находятся в центре внимания широкого круга исследователей и до настоящего времени остаются дискуссионными [1–15]. Особую актуальность вопросы популяционной экологии грызунов, в частности лесных полевков как традиционных и наиболее удобных модельных объектов, приобретают в результате оформления метапопуляционной экологии [16–17]. В связи с этим нами предпринята попытка на основе широкого научного синтеза с использованием оригинальных результатов длительных стационарных исследований разработать объе-

динительную концепцию элементарной хорологической структуры видового населения животных [18]. Центральным понятием концепции для локального масштаба от одного до нескольких гектаров является элементарная хорологическая ячейка видового населения, или хорус. Соответствующие этому понятию реально существующие территориально-пространственные ячейки населения определенного вида наделены функциональным единством и способностью к автономному существованию, по крайней мере, в продолжение нескольких последовательных поколений. Кроме того, элементарные (только в смысле дальнейшей неделимости без потери основополагающих свойств) хорологические единицы видового населения характеризуются целым набором специфических свойств. Учитывая весь комплекс их параметров, они не могут быть тождественны ни одному из таких общеизвестных понятий, как «биотип», «экоэлемент», «темпоральная популяция», «менделевская популяция», «дем», «парцелла», «мерус», «микрораспуляция» и «элементарная популяция». В этой связи необходимо подчеркнуть, что все вышеперечисленные понятия относятся к принципиально иным формам организации видового населения, главной особенностью которых является неспособность к самостоятельному автономному существованию в ряду последовательно сменяющихся друг друга поколений.

Поскольку одним из ведущих экологических факторов является трофический [19–26], особое значение приобретает количественная оценка его роли в функционировании так называемых «станций переживания» неблагоприятных условий в зимний период [27]. Лабильная сеть, состоящая из определенного набора таких станций, может, по всей вероятности, иметь решающее значение в формировании локальной хорологической структуры видового населения грызунов на конкретной местности. С целью точной количественной оценки динамических процессов формирования и функционирования базовых элементарных хорологических ячеек населения грызунов нами в рамках непрерывных (с 1983 по 2014 г.) исследований проведены длительные круглогодичные эксперименты в природе с использованием строго дозированных дополнительных кормовых ресурсов.

### **Материалы и методики исследования**

Работа основана на результатах длительных экспериментальных исследований динамики населения грызунов на Среднем Урале в условиях типичных южнотаежных биогеоценозов коренного типа. Первичный полевой материал включает детальные данные по мечению и повторным отловам грызунов на стационарных неогороженных площадках размером от 0,5 до 1 га.

Для получения наиболее полных и точных результатов при интенсивной работе с населением грызунов на относительно небольших территориях применяли метод пожизненного мечения [28]. Использовали деревянные ящичные ловушки с качающимся трапом, которые в течение всего периода

исследований находились в углах квадратной сетки со стороной 8 м. Отловы проводили сериями по 4–5 сут с двумя проверками – утром и вечером. Ежегодно проводили от 2 до 5 серий отловов с февраля по декабрь. В промежутках между сериями приманку не применяли, задние крышки всех живоловок оставляли открытыми, а все ловушки накрывали специально изготовленными крышками для защиты от атмосферных осадков. На контролируемых территориях в условиях типичных для южной тайги биотопов всегда доминировала рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Поэтому локальные поселения этого вида использованы в качестве модельных объектов. За весь период полевых экспериментов отловлено и помечено более 500 рыжих полевок и зарегистрировано более 1 500 заходов животных в ловушки. У всех отловленных животных определяли массу тела, пол, возраст по данным мечения и репродуктивный статус.

Полевые эксперименты с применением подкормки проводили круглогодично и непрерывно в течение трех последовательных лет. Подкормку (овес) помещали в 100 кормушек оригинальной конструкции, которые расставляли по территории опытной площадки мечения размером 1 га. Контролем служила такая же по размеру отдельная площадка мечения, расположенная на расстоянии 0,7 км в сходном биотопе. За весь период исследований израсходовано 300 кг подкормки. Необходимо отметить, что оригинальная конструкция кормушек обеспечивала как надежную защиту подкормки от атмосферных осадков, так и доступ к ней только мышевидным грызунам. По мере потребления подкормки проводили ее регулярное добавление таким образом, чтобы зерна овса всегда находились в кормушках.

Поскольку отловы животных проводили во все сезоны года, на каждой площадке в точках отлова устанавливали вертикальные цилиндры из водостойкого картона диаметром 80 см и высотой 120 см. Сверху их закрывали металлическими крышками. В зимний период для защиты от снега ловушки устанавливали внутрь цилиндров на поверхность почвы.

Для статистического анализа учетных данных одновременно применяли как регрессионный метод Лесли [29] в модификации Хейне [30], так и стохастический метод Джолли–Зебера [31–32] и стандартные статистические критерии. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Statsoft STATISTICA for Windows 6.0. Кроме того, использовали и наиболее полные первичные учетные данные тотальных отловов, которые соответствуют общей (генеральной) или ротационной численности полевок на контролируемой территории в определенные промежутки времени. На наш взгляд, это оправдано, потому что при правильном проведении отловов с соблюдением необходимых требований методики за 4–5 сут в ловушки попадают практически все оседлые и регулярно посещающие площадки грызуны. Поэтому анализ результатов охватывает всю реально существующую совокупность особей, населяющих в данный период учетную площадь.



## Результаты исследования и обсуждение

Первые серии отловов проведены летом на опытной и контрольной площадках мечения до начала использования подкормки в период предельно высокой численности рыжей полевки (124 экз./га). В этот период общая (генеральная) численность грызунов находилась на одном уровне на обеих площадках и не отличалась от численности, рассчитанной по методу Лесли (таблица). Во время внесения первой порции подкормки осенью первого года статистически значимых различий между двумя упомянутыми показателями также не зафиксировано. Эта закономерность в целом сохранялась во все годы и сезоны проведения исследований, что подтверждает возможность использования общей или генеральной (ротационной) численности наравне с численностью, рассчитанной по методу Лесли при соблюдении необходимых условий вылова. Данная закономерность свидетельствует в пользу того, что за первые 4–5 сут непрерывных отловов в живоловушки с приманкой заходит подавляющее большинство оседлых и регулярно посещающих площадки животных. Однако следует отметить закономерное увеличение статистической ошибки при расчетах численности полевков регрессионным методом в сложные для их существования осенние и весенние периоды межсезонья, когда значительно увеличивается территориальная активность грызунов. Причиной этого явления служит изменение монотонности убывания суточных уловов и, как следствие, нарушение стандартного соотношения накопленного улова и отдельных суточных уловов.

Последовательный анализ данных по сезонной и годовой динамике численности рыжей полевки, определенной по методике Лесли, в сравнении с рассчитанной по методу Джолли–Зебера, позволил выделить следующие закономерности. После внесения первой порции подкормки численность лесных полевков осенью первого года экспериментов, определенная вероятностным методом, по результатам 2-й серии отловов в 3 раза превысила полученные регрессионным методом показатели в опыте ( $t$ -критерий = 2,75;  $p < 0,01$ ) (см. таблицу).

Следует отметить, что снижение обилия грызунов в контроле продолжилось и в декабре (3-я серия отловов), а в дальнейшем показатели численности снизились здесь до минимальных значений. Глубокая депрессия численности полевков вплоть до нулевых отметок продолжалась на контрольной площадке без перерыва до окончания экспериментов. Напротив, в опыте регрессионная численность животных даже увеличилась в период 3-й серии отловов, но на фоне возросшей статистической ошибки этот рост оказался статистически не подтвержденным. Тем не менее показатели общей или генеральной (ротационной) численности однозначно свидетельствуют, по крайней мере, об их сохранении на уровне предыдущей 2-й серии отловов. На этом фоне особого внимания заслуживает рост показателей согласно вероятностной модели определения численности полевков во время 3-й серии

отловов. При этом численность грызунов, рассчитанная по методу Джолли–Зебера в опыте, статистически значимо превысила таковую по методу Лесли ( $t$ -критерий = 2,19;  $p < 0,05$ ).

Следует отметить, что данная закономерность обычно не фиксируется в осенне-зимний период, так как на большей части территории в это время после прекращения размножения происходит массовая гибель лесных полевков и, соответственно, резкое снижение уровня численности животных. Учитывая отмеченную закономерность, осенне-зимний период существования грызунов можно определить как стадию своеобразной локализации (агрегации) видового населения в так называемых «станциях переживания» неблагоприятных условий.

**Численность рыжих полевков (экз. на 0,5 га)\* на опытной и контрольной площадках мечения по результатам тотального индивидуального мечения и повторных отловов животных**  
 [Number of bank voles (animals per 0.5 hectare)\* on experimental and control plots according to the results of total individual marking and repeated catching of animals]

Годы и сезоны отдельных серий отловов [Years and seasons of separate series of captures]	Общая численность, экз. [General number]		Численность по методу Лесли, экз. [Number of animals according to Leslie method]		Численность по методу Джолли–Зебера, экз. ** [Number of animals according to Jolly-Seber method]
	Контроль [Control]	Опыт [Experiment]	Контроль [Control]	Опыт [Experiment]	Опыт [Experiment]
	<i>N</i>	<i>N</i>	– <i>X</i>	– <i>X</i>	– <i>X</i>
Первый год, август, 1-я серия [First year August 1 series]	61	62	59,1±8,0	60,77±12,65	–
Первый год, октябрь, 2-я серия *** [First year October 2 series]	10	25	11,0±9,2	27,08±0,19	80,56±19,42
Первый год, декабрь, 3-я серия [First year December 3 series]	6	23	6,1±3,0	36,56±13,07	113,36±32,52
Второй год, февраль, 4-я серия [Second year February 4 series]	1	61	–	92,16±20,68	78,01±9,27
Второй год, апрель, 5-я серия [Second year April 5 series]	–	42	–	45,47±2,24	69,3±13,93

Окончание таблицы [Table end]

Годы и сезоны отдельных серий отловов [Years and seasons of separate series of captures]	Общая численность, экз. [General number]		Численность по методу Лесли, экз. [Number of animals according to Leslie method]		Численность по методу Джолли-Зебера, экз. ** [Number of animals according to Jolly-Seber method]
	Контроль [Control]	Опыт [Experiment]	Контроль [Control]	Опыт [Experiment]	Опыт [Experiment]
	$N$	$N$	$\bar{X}$	$\bar{X}$	$\bar{X}$
Второй год, май, 6-я серия [Second year May 6 series]	0	19	—	18,01±0,63	25,45±6,41
Второй год, июль, 7-я серия [Second year July 7 series]	0	40	—	47,91±7,36	40,0±0,42
Второй год, ноябрь, 8-я серия [Second year November 8 series]	0	9	—	15,2±4,16	13,5±4,3
Третий год, февраль, 9-я серия [Third year February 9 series]	1	12	—	16,63±1,85	24±13,87
Третий год, май, 10-я серия **** [Third year May 10 series]	5	33	5,6±1,2	61,9±32,54	33±0,69

*Примечание.* \* – по регламенту опытов численность полевок рассчитывали на одной из двух идентичных половин экспериментальной и соответственно контрольной площадок мечения; общая площадь опытной площадки составляла 1 га; общая площадь контрольной площадки – 1 га; \*\* – численность животных по Джолли-Зеберу рассчитана только на экспериментальной площадке по причине слишком низкой численности грызунов в контроле; \*\*\* – внесение первой порции подкормки; \*\*\*\* – внесение последней порции подкормки;  $\bar{X}$  – средняя ± ошибка средней. Уровень значимости отличия статистик от нуля по t-критерию приведен в тексте. N – точное число животных

[Note. \* under experiment regulations the number of voles was counted on one of two identical halves of experimental and correspondingly control plots; the total area of the experimental plot - 1 hectare; the total area of the control plot - 1 hectare; \*\*the number of animals according to Jolly-Seber method was calculated only on the experimental plot because of too low number of rodents in the control; \*\*\* addition of the first portion of supplemental food; \*\*\*\* addition of the last portion of supplemental food;  $\bar{X}$  - mean value ± error of the mean. The significance of differences, estimated by Student's *t* test is found in the text. N - the exact number of animals].

Концентрация полевок в таких стациях может вызывать эффект роста локальной численности, что зафиксировано нами на опытном участке. Исходя из этого, площадку с подкормкой можно рассматривать в качестве экс-

периментально сформированного в природных условиях аналога типичных «стаций переживания» грызунов. В данном случае особо следует выделить то, что в расчетах по методу Джолли–Зебера учитываются и те меченные ранее особи, которые в текущий период отловов не фиксируются, но в следующие серии отловов вновь обнаруживаются в пробах. Ранее нами установлен факт того, что за 4–5 сут непрерывных серий отловов в ловушки попадают и получают метки все оседлые полевки. Следовательно, оценки по методу Джолли–Зебера являются несколько завышенными и на самом деле характеризуют не действительную или абсолютную численность (плотность) грызунов на участке мечения в данную конкретную серию проведения отловов, а общее число животных, длительное время так или иначе периодически использующих ресурсы территории с искусственно завышенной кормообеспеченностью.

Перечисленные факты могут служить аргументом для обоснования обнаруженного нами явления возвратной ротации населения грызунов. Данное явление позволяет ведущим подвижный образ жизни животным попеременно периодически использовать ресурсы предпочитаемой территории и при этом окончательно не терять с ней связь, так как подавляющее большинство природных биогеоценозов являются принципиально открытыми экосистемами. Открытость местообитаний грызунов при проведении наших экспериментов обеспечивалась тем, что площадки мечения не имели ограждения. Таким образом, эффект действия возвратной ротации позволяет аргументированно объяснить рост численности по Джолли–Зеберу осенью и зимой первого года исследований, когда общая (генеральная) численность сначала значительно снизилась, а затем находилась до конца года на одном уровне (см. таблицу). В эти периоды не все животные концентрировались на участке с подкормкой, что было бы невозможно, учитывая суммарную численность всех помеченных полевок и экологическую емкость среды обитания.

Как установлено ранее [33], центральную ротационную зону с подкормкой и статистически значимо более высокой плотностью населения грызунов ( $t$ -критерий = 11,2;  $p < 0,01$ ) окружала значительно более обширная «буферная» периферическая ротационная зона с меньшей концентрацией животных и фоновой кормообеспеченностью. Состав населения в этой переходной периферической зоне, как и в центральной, не был постоянным из-за периодического перемещения животных из одной зоны в другую. За счет такого обмена определенная по методу Джолли–Зебера численность потребляющих ресурсы опытной площадки полевок в 3 и 5 раз соответственно превышала общую численность животных во время 2-й и 3-й серий отловов, которые проводились в экстремально сложный для выживания грызунов период середины зимы. Именно данный способ использования ресурсов территории с повышенной кормообеспеченностью позволил находящимся под постоянным наблюдением лесным полевым на основе самоорганизации и саморегуляции сохранить предельно высокий уровень общей численности

с августа первого года экспериментальных исследований до конца февраля второго года. При этом уже во время проведения 4-й серии отловов общая численность находилась на одном уровне с численностью по Джолли–Зеберу (см. таблицу). К данному периоду за счет увеличения естественной смертности зимой суммарная ротационная численность всех потреблявших подкормку полевков из двух упомянутых выше ротационных зон снизилась и пришла в соответствие с экологической емкостью опытного участка. В результате восстановления баланса этих показателей концентрация меченых грызунов на опытной площадке увеличилась практически в 3 раза по сравнению с предыдущей серией отловов, и общая численность животных достигла начального уровня, который зафиксирован в августе первого года до начала опытов.

Наряду с этим следует отметить, что в отсутствие каких-либо ограждений население грызунов на опытном участке и непосредственно вокруг него сохраняло свойства континуума. В условиях практически полного отсутствия другого населения полевков в районе проведения исследований (доказано путем проведения отловов на специальных учетных линиях ловушек) находящуюся под наблюдением структурную единицу населения можно охарактеризовать как локальный континуум населения. Вместе с тем данный конкретный структурный континуум функционировал в режиме экспериментально заданного резкого перепада кормообеспеченности местообитаний грызунов. В естественных биотопах, напротив, чаще всего наблюдаются постепенные переходы показателей кормовой емкости среды обитания животных. Данное обстоятельство позволяет с учетом рассматриваемого нами пространственного масштаба из общего понятия градиента средовых факторов выделить локальный градиент. В случае сочетания его с локальным континуумом видового населения появляется возможность в качестве объектов изучения рассматривать в том числе и локальные градиентные континуумы населения определенных видов. В отношении рыжей полевки удобными модельными объектами для изучения локальных градиентных континуумов населения могут служить отдельные станции переживания. В данном случае в качестве примера можно предложить такую сформированную нами с использованием трофического фактора стацию переживания. Учет того, что она создавалась в условиях природных биогеоценозов при минимальных вмешательствах с модификацией только одного трофического фактора, позволяет рассматривать территорию опытной площадки в качестве адекватного аналога реально существующих в природе стаций переживания. В рамках предлагаемого нами концептуального подхода именно на основе таких локальных и дискретно расположенных стаций происходит формирование и функционирование динамичной сети, состоящей из отдельных элементарных хорологических ячеек видового населения грызунов.

Дальнейшие исследования показали, что начиная с весны второго года проведения опытов (5-я серия отловов) вплоть до окончания работы общая

(генеральная) или ротационная численность грызунов находилась на одном уровне с численностью по Лесли и Джолли–Зеберу (см. таблицу). Сначала она закономерно снизилась в апреле по причине естественно возросшей смертности грызунов в период снеготаяния. Затем это снижение продолжилось в мае (6-я серия отловов) из-за увеличения территориальной активности полевок в связи с началом сезона размножения. В конце июля (7-я серия отловов) все используемые показатели свидетельствовали о достижении высокого уровня численности лесных полевок в результате интенсивного хода процессов размножения на опытном участке. В дальнейшем на этой территории к концу осени (8-я серия отловов) произошло значительное четырехкратное снижение общей численности грызунов в условиях практически полного отсутствия лесных полевок в окрестностях площадок мечения. Однако уже к середине февраля третьего года проведения опытов (9-я серия отловов) произошло нетипичное увеличение численности грызунов за счет непосредственно зафиксированного подснежного размножения полевок на площадке с подкормкой. Следствием этого явилось практически четырехкратное (по сравнению с 8-й серией отловов) увеличение общей численности лесных полевок к заключительной 10-й серии отловов. В связи с этим необходимо отметить, что на контрольной площадке в условиях фоновой кормообеспеченности глубокая депрессия численности (вплоть до нулевых значений) всех видов грызунов продолжалась с конца первого года наблюдений до окончания экспериментальной части исследований (см. таблицу), или подряд 17 месяцев из 21.

Таким образом, результаты полевых экспериментов, на наш взгляд, достаточно обоснованно свидетельствуют о том, что ведущим экологическим фактором образования стадий переживания грызунов является трофический фактор. Воздействия только его одного при достижении порогового уровня кормообеспеченности оказывается достаточно для долговременного (два года и более) существования постоянно действующих стадий переживания на основе генетической преемственности нескольких последовательных поколений полевок. Причем размер реально действующих стадий может составлять от одного до нескольких гектаров.

### **Заключение**

Установлено, что на территории отдельных стадий переживания неблагоприятных условий формируются автономные элементарные хорологические ячейки видовой численности грызунов, которые в осенне-зимний период функционируют по принципу локального градиентного континуума численности вида. Последовательное формирование таких ячеек (хорусов) начинается осенью в период стадии локализации (агрегации) численности лесных полевок и заканчивается весной до схода снежного покрова и начала процессов размножения, когда размеры отдельных ячеек становятся минимальными.

Вслед за этим начинается ежегодная стадия расселения, или экспансии, видового населения лесных полевков, которая закономерно сменяется следующей стадией локализации с облигатным формированием преемственной сети обновленных элементарных хорологических единиц видового населения – хорусов.

### Литература

1. Elton C.S. Periodic fluctuations in numbers of animals: their causes and effects // Brit. J. Exper. Biol. 1924. Vol. 2. P. 119–163.
2. Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16, № 1. P. 97–159.
3. Наумов Н.П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26, № 6. С. 625–633.
4. Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46, № 10. С. 1456–1469.
5. Наумов Н.П. Пространственная структура вида млекопитающих // Зоол. журн. 1971. Т. 50, № 7. С. 965–980.
6. Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Иценко В.Г., Сосин В.Ф. Функциональное единство популяций // Журн. общ. биол. 1972. Т. 33, № 1. С. 3–14.
7. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М. : Наука, 1977. 182 с.
8. Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.) // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 5. С. 645–656.
9. Садыков О.Ф., Бененсон И.Е. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М. : Наука, 1992. 191 с.
10. Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.
11. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан : ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
12. Krebs C.J. Population fluctuations in rodents. Chicago : Chicago Press, 2013. 306 p.
13. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Функциональные закономерности жизнедеятельности популяций грызунов в зимний период // Экология. 2014. № 6. С. 428–438.
14. Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Выбор рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780) микроместообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 4. (28). С. 88–107.
15. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом // Доклады Академии наук. 2015. Т. 460, № 4. С. 488–493.
16. Hanski I. Metapopulation dynamics // Nature. 1998. № 396. P. 41–49.
17. Hanski I., Gaggiotti O. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. San Diego : Elsevier Academic Press, 2004. 696 p.
18. Добринский Н.Л. Элементарная хорологическая структура видового населения на примере полевков // Экология. 2010. № 3. С. 212–218.
19. Формозов А.Н. Очерк экологии мышевидных грызунов – носителей туляремии // Материалы по грызунам. М., 1947. Вып. 1. С. 1–19.
20. Штильмарк Ф.Р. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М., 1965. С. 5–52.

21. Смирин Ю.М. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // Фауна и экология грызунов. М., 1970. Вып. 9. С. 134–150.
22. Tast J., Kalela O. Comparisons between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland // Ann. Acad. sci. fenn. 1971. Ser. A. Vol. 186. P. 1–29.
23. Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценологическое значение). Новосибирск : Наука, 1980. 264 с.
24. Сафронов В.М. Зимняя экология лесных полевков в Центральной Якутии. Новосибирск : Наука, 1983. 157 с.
25. Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М. : Наука, 1983. 160 с.
26. Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 2. С. 223–234.
27. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М. ; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.
28. Наумов Н.П. Новый метод изучения экологии лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам. МОИП. 1951. Вып. 4. С. 3–21.
29. Leslie P.H., Davis D.H. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area // J. Anim. Ecol. 1939. Vol. 8. P. 94–113.
30. Hayne D.W. Two methods for estimating populations from trapping records // J. Mammal. 1949. Vol. 30. P. 399–411.
31. Jolly G.M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model // Biometrika. 1965. Vol. 52. P. 225–247.
32. Seber G.A. A note on the multiple-recapture census // Biometrika. 1965. Vol. 52. P. 249–259.
33. Добринский Н.Л. Локальная хорологическая структура населения и динамика пространственного распределения грызунов // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2013. № 6–2. С. 81–88.

*Поступила в редакцию 23.04.2015 г.; повторно 25.09.2015 г.; принята 15.10.2015 г.*

*Добринский Николай Львович* – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории популяционной экологии и моделирования Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).  
E-mail: [dobrin@ipae.uran.ru](mailto:dobrin@ipae.uran.ru)

Dobrinskii N.L. The trophic factor and local chorological structure of the population of rodents as exemplified by bank voles. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):62-75. doi: 10.17223/19988591/32/3. In Russian, English summary

**Nikolay L. Dobrinskii**

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

### **The trophic factor and local chorological structure of the population of rodents as exemplified by bank voles**

Problems of organization and dynamics of the species population of vertebrate animals remain debatable and take a special significance after origination of metapopulation ecology. The trophic factor is one of the main ecological factors. Therefore, great importance of quantitative estimation of its contribution to functioning “stations of surviving” still exists as, most probably, such stations play the main role in the formation of local chorological structure of the species population of rodents.



Thereupon, the exact quantitative estimation of the processes of formation and functioning of basic elementary chorological units of the species population by the example of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) was the purpose of our work. For this aim, under conditions of a typical southern taiga in the Middle Urals within the framework of continuous (from 1983 to 2014) monitoring studies, all-the-year-round field experiments with the use of strictly dosed additional food supply were conducted. We used a technique of lifelong marking and repeated catching of rodents on stationary unenclosed control and experimental plots with the sizes from 0.5 to 1 ha. Annually, from 2 to 5 catching series on each plot were carried out from February till December. For all the period of field experiments we caught and marked more than 500 bank voles and fixed more than 1500 animal trappings. As a result of simultaneous use of both regression and stochastic methods, the phenomenon of returnable rotation of the population of rodents with the formation of central and peripheral transitive zones was revealed for the first time. We established that the number of voles in the central zone with supplemental food was significantly above (t-student criterion = 11.2;  $p < 0.01$ ) in comparison with the neighboring peripheral zone without supplemental food. Such way of using the territory provides the species population, during the snow period, with the most effective consumption of trophic resources with maintaining the local abundance at a maximum level. Within the bounds of our conceptual approach, station environment of surviving, artificially formed with the help of using supplemental food, can be considered as adequate analogue to stations of surviving unfavorable conditions, what is real-life in nature. On the basis of such autonomic and discretely located stations there is a formation and functioning of the dynamical network consisting from elementary chorological units of the species population of rodents. The obtained results allow considering autonomous settlements of rodents in the sizes from 1 to several hectares as local gradient continuums of the species population. We found out that the leading ecological factor of forming elementary chorological units of the species population is the trophic factor. We showed that after reaching the necessary level of food supply there is obligatory formation of constantly functioning elementary chorological units of population on the basis of genetic continuity of several consecutive generations. Formation of elementary units begins in the autumn at the stage of localization of the bank vole population and comes to an end in the spring before snow cover melting and before the beginning of reproduction processes when the sizes of separate units become minimum. After this, the annual stage of dispersion or expansion of the species population of bank voles begins which is then appropriately replaced by the following stage of localization with obligatory formation of successive network of renewed elementary chorological units of the species population.

*The article contains 1 Table, 33 References.*

**Key words:** trophic factor; rodents; population; dynamics of abundance; experiments; additional food resources.

### References

1. Elton CS. Periodic fluctuations in numbers of animals: their causes and effects. *Brit. J. Exper. Biol.* 1924;2:119-163.
2. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics.* 1931;16(1):97-159.
3. Naumov NP. Prostranstvennye osobennosti i mekhanizmy dinamiki chislennosti nazemnykh pozvonochnykh [Specific spatial features and mechanisms of population dynamics in terrestrial vertebrates]. *Zhurnal obshchei biologii – Journal of General Biology.* 1965;26(6):625-633. In Russian

4. Shvarts SS. Populyatsionnaya struktura vida [Population structure of the species]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1967;46(10):1456-1469. In Russian
5. Naumov NP. Prostranstvennaya struktura vida mlekopitayushchikh [Spatial structure of the species in mammals]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1971;50(7):965-980. In Russian
6. Shvarts SS, Gurchikov ED, Ishchenko VG, Sosin VF. Funktsional'noe edinstvo populyatsiy [Functional unity of populations]. *Zhurnal obshchei biologii – Journal of General Biology*. 1972;33(1):3-14. In Russian
7. Flint VE. Prostranstvennaya struktura populyatsiy melkikh mlekopitayushchikh [Spatial structure of small mammal populations]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 182 p. In Russian
8. Yablokov AV, Baranov AS, Rozanov AS. Populyatsionnaya struktura vida (na primere *Lacerta agilis* L.) [Population structure of the species (the example of *Lacerta agilis* L.)]. *Zhurnal obshchei biologii – Journal of General Biology*. 1981;42(5):645-656. In Russian
9. Sadykov OF, Benenson IE. Dinamika chislennosti melkikh mlekopitayushchikh: kontseptsii, gipotezy, modeli [Population dynamics of small mammals: concepts, hypotheses and models]. Moscow: Nauka Publ.; 1992. 191 p. In Russian
10. Zhigal'skiy OA. Analysis of population dynamics of small mammals. *Zoologicheskii zhurnal*. 2002;81(9):1078-1106. In Russian, English summary
11. Chernyavskiy FB, Lazutkin AN. Tsikly lemmingov i polevok na Severe [Lemming and vole population cycles in the North]. Magadan: IBPS DVO RAN Publ.; 2004. 150 p. In Russian
12. Krebs CJ. Population fluctuations in rodents. Chicago: Chicago Press; 2013. 306 p.
13. Olenev GV, Grigorkina EB. Functional patterns of life activities of rodent populations in the winter season. *Russian J. Ecology*. 2014;45(6):480-489. doi: [10.1134/S1067413614060101](https://doi.org/10.1134/S1067413614060101)
14. Lukyanova LE, Bobretsov AV. Microhabitat selection by the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) under destabilized and stable habitat conditions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):88-107. In Russian, English summary
15. Frisman EYA, Neverova GP, Kulakov MP, Zhigalskii OA. Multimode phenomenon in the population dynamics of animals with short live cycles. *Doklady Biological Sciences*. 2015;460:42-47. doi: [10.1134/S0012496615010111](https://doi.org/10.1134/S0012496615010111)
16. Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*. 1998;396:41-49. doi: [10.1038/23876](https://doi.org/10.1038/23876)
17. Hanski I, Gaggiotti O. Ecology, genetics and evolution of metapopulations. San Diego: Elsevier Academic Press; 2004. 696 p.
18. Dobrinskii NL. The elementary chorological structure of a species population as exemplified by voles. *Russian J. Ecology*. 2010;41(3):249-255. doi: [10.1134/S1067413610030094](https://doi.org/10.1134/S1067413610030094)
19. Formozov AN. Ocherk ekologii myshevidnykh gryzunov – nositeley tulyaremii [Essay on the ecology of murine rodents-carriers of tularemia]. In: *Materialy po gryzunam* [Materials on rodents]. Formozov AN, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1947. pp. 1-19. In Russian
20. Shtil'mark FR. Osnovnye cherty ekologii myshevidnykh gryzunov v kedrovyykh lesakh Zapadnogo Sayana [Main features of the ecology of murine rodents in pine forests of the Western Sayan]. In: *Fauna kedrovyykh lesov Sibiri i ee ispol'zovanie* [Fauna of cedar forests in Siberia and its use]. Moscow: Nauka Publ.; 1965. pp. 5-52. In Russian
21. Smirin YuM. K biologii melkikh lesnykh gryzunov v zimniy period [On biology of small forest rodents in winter period]. In: *Fauna i ekologiya gryzunov* [Fauna and ecology of rodents]. Vol. 9. Voronova AG, Zimina RP, Kucheruk VV, Formozov AN, editors. Moscow: Moscow State University Publ.; 1970. pp. 134-150. In Russian
22. Tast J, Kalela O. Comparisons between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland. *Ann. Acad. Sci. fenn.* 1971;186:1-29.
23. Vladyshevskiy DV. Ekologiya lesnykh ptits i zverey (kormodobyvanie i ego biotsenoticheskoe znachenie) [Ecology of forest birds and animals (foraging and its biocenotic meaning)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1980. 264 p. In Russian

24. Safronov VM. Zimnyaya ekologiya lesnykh polevok v Tsentral'noy Yakutii [Winter ecology of red-backed voles in Central Yakutia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 157 p. In Russian
25. Dobrinskiy LN, Davydov VA, Kryazhimskiy FV, Malafeev YuM. Funktsional'nye svyazi melkikh mlekopitayushchikh s rastitel'nost'yu v lugovykh biogeotsenozakh [Functional connections of small mammals with vegetation in meadow biogeocenoses]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 160 p. In Russian
26. Abaturov BD, Magomedov M-R D. Pitatel'naya tsennost' i dinamika kormovykh resursov kak faktor sostoyaniya populyatsiy rastitel'noyadnykh mlekopitayushchikh [Nutritional value and dynamics of food resources as a factor of the population state of herbivorous mammals]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1988;67(2):223-234. In Russian
27. Naumov NP. Ocherki sravnitel'noi ekologii myshevidnykh gryzunov [Essays on comparative ecology of murine rodents]. Moscow: Akad. Nauk SSSR Publ.; 1948. 203 p. In Russian
28. Naumov NP. Novyy metod izucheniya ekologii lesnykh gryzunov [A new method for studying the ecology of forest rodents]. In: *Fauna i ekologiya gryzunov* [Fauna and ecology of rodents]. Formozov AN, editor. Moscow: Izdatel'stvo MOIP Publ.; 1951. pp. 3-21. In Russian
29. Leslie PH, Davis DH. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. *J. Anim. Ecol.* 1939;8:94-113.
30. Hayne DW. Two methods for estimating populations from trapping records. *J. Mammal.* 1949;30:399-411.
31. Jolly GM. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model. *Biometrika*. 1965;52:225-247.
32. Seber GA. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*. 1965;52:249-259.
33. Dobrinskiy NL. Local chorological structure of the population and dynamics of a spatial distribution of rodents. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o zemle – Bulletin of Udmurt University. Biology & Earth Sciences*. 2013;6-2:81-88. In Russian

Received 23 April, 2015;  
Revised 25 September, 2015;  
Accepted 15 October 2015

**Autor info:**

**Dobrinskiy Nikolay L**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Population Ecology and Modeling, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: [dobrin@ipae.uran.ru](mailto:dobrin@ipae.uran.ru)

УДК 598.28 (571.17)

doi: 10.17223/19988591/32/4

А.В. Ковалевский<sup>1</sup>, Я.А. Редькин<sup>2</sup>, В.Б. Ильяшенко<sup>1</sup>, Н.В. Скалон<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, Россия

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

## Распространение видов семейства Сорокопутовые Laniidae в Кузнецко-Салаирской горной области

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 14-50-00029

«Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

Представлены результаты исследований по распространению, характеру пребывания и срокам пролёта видов семейства Сорокопутовые на территории Кузнецко-Салаирской горной области. Для видов, у которых для региона отмечено обитание нескольких подвидов (географических рас), приводятся данные о характере их пребывания. Благодаря своему пограничному положению между Западной и Восточной Сибирью, а также сочетанию равнинного и горного рельефов в Кузнецко-Салаирской горной области обитают виды, имеющие западное и восточное происхождение. В области отмечено обитание обыкновенного (*Lanius collurio* Linnaeus, 1758) и сибирского (*L. cristatus* Linnaeus, 1758) жуланов, находящихся на восточной и западной границах своих ареалов соответственно. Установлено, что на территории Кузнецкой котловины гнездится белокрылый серый сорокопут (*L. excubitor leucopterus* Severtzov, 1875). Высока вероятность гнездования алтайского северного сорокопута (*L. borealis mollis* Eversmann, 1853) в Кузнецком Алатау. На пролёте в Кузнецко-Салаирской горной области отмечается сибирский северный сорокопут (*L. b. sibiricus* Bogdanov, 1881).

**Ключевые слова:** распространение; численность; *Lanius collurio*; *L. cristatus*; *L. excubitor*; *L. borealis*; Кузнецко-Салаирская горная область.

### Введение

По территории Кузнецко-Салаирской горной области проходит Енисейско-Кузнецкий меридиональный зоогеографический рубеж, разделяющий Сибирь на Западную, на территории которой преобладают представители европейской фауны, и Восточную с преобладанием восточносибирских и дальневосточных видов. Этот рубеж хорошо прослеживается у многих групп беспозвоночных животных [1, 2] и некоторых позвоночных [3]. Такое пограничное положение Кузнецко-Салаирской горной области обуславливает богатство фауны региона и делает особенно актуальной проблему сохранения её биологического разнообразия.

На территории Кузнецко-Салаирской горной области наблюдается совместное обитание многих видов птиц, имеющих западное и восточное про-

исхождение. Орнитофауна Салаиро-Кузнецкой горной области отличается проникновением в высокогорные участки некоторых видов со стороны Западных Саян и Алтая, а также отсутствием типичных обитателей северной тайги и тундры [4]. Аналогичная ситуация наблюдается у сорокопутов. Для сибирского жулана *Lanius cristatus* Linnaeus, 1758 эта область является западной границей распространения, а для обыкновенного жулана *L. collurio* Linnaeus, 1758 – восточной.

Не менее важным, с научной точки зрения, является уточнение видовой и подвидовой принадлежности представителей группировки «серых сорокопутов», встречающихся в обсуждаемом регионе. Современные результаты филогеографического анализа, основанные на изучении последовательностей митохондриальных генов, показали, что формы, ранее объединявшиеся в составе «серого сорокопута», принадлежат к двум филогенетически удалённым комплексам, один из которых включает и другие хорошо обособленные виды крупных сорокопутов [5–8]. Первый комплекс объединил европейские популяции *L. excubitor excubitor* Linnaeus, 1758 и лесостепного (белокрылого) серого сорокопута *L. e. leucopterus* Severtzov, 1875, подвиды пустынного сорокопута *L. lahtora lahtora* (Sykes, 1832), *L. l. pallidirostris* Cassin, 1852, *L. l. aucheri* Bonaparte, 1853, *L. l. buryi* Lorentz et Hellmayer, 1901, мадагаскарского сорокопута *L. uncinatus* Sclater et Hartlaub, 1881, подвиды африканского серого сорокопута *L. elegans elegans* Swainson, 1832, *L. e. leucopygos* Hemprich et Ehrenberg, 1833, *L. e. algeriensis* Lesson, 1839, а также канарского сорокопута *L. koenigi* Hartert, 1901. В состав второго комплекса вошли все прочие азиатские и североамериканские представители группировки серых сорокопутов, иберийский сорокопут *L. meridionalis* Temminck, 1820, клинохвостый сорокопут *L. sphenocercus* Cabanis, 1873, американский сорокопут *L. ludovicianus* Linnaeus, 1766 и сомалийский сорокопут *L. somalicus* Hartlaub, 1859.

На основе кластеризации внутри очерченных комплексов обоснована необходимость рассмотрения нескольких группировок, ранее объединявшихся в качестве *L. excubitor* sensu lato как самостоятельные виды. В частности, представители «серых сорокопутов», обитающие в Сибири, должны быть отнесены к двум политипическим видам: собственно **серый сорокопут** *L. excubitor* sensu stricto, населяющий большую часть Европы, Зауралья (*L. e. excubitor*), а также лесостепную зону Западной и Средней Сибири (*L. e. leucopterus*), и **северный сорокопут** *L. borealis* Vieillot, 1808, включающий палеарктические подвиды *L. b. sibiricus* Bogdanov, 1881, *L. b. mollis* Eversmann, 1853, *L. b. funereus* Menzbier, 1894 и *L. b. bianchi* Hartert, 1907, североамериканские подвиды *L. b. invictus* Grinnell, 1900 и *L. b. borealis*. Поскольку такая трактовка систематического положения перечисленных форм принята в современном списке птиц России и сопредельных государств [9], далее мы приводим их здесь как два самостоятельных вида.

В связи с вышесказанным целью настоящей работы являлось изучение отдельных аспектов биологии видов семейства Сорокопутовые в Кузнецко-Салаирской горной области.

### Материалы и методики исследования

В основу нашего исследования положены результаты отловов с 1978 по 2014 г. на биологической станции Кемеровского государственного университета «Ажндарово» (54°45' с. ш.; 87°02' в. д.). Всего за этот период отловлено 68 266 мелких воробьинообразных птиц. Среди них зарегистрировано 254 сорокопута трёх видов, что составляет 0,4% от всех отловленных птиц на стационаре. Отлов птиц с последующим кольцеванием производился паутинными сетями. Сети расставлялись в местах вероятного скопления птиц, к которым в районе исследований относятся прибрежные ивняки, заросли низкого кустарника, бурьян.

Выявление особенностей распространения сорокопутов проведено на собственных материалах с привлечением литературных данных. Для характеристики статуса и деталей распространения *L. excubitor* и *L. borealis* нами обработаны материалы коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (ЗМ МГУ), происходящие с территории данного региона.

### Результаты исследования и обсуждение

По литературным данным, для района исследования приводятся четыре вида семейства Сорокопутовые, однако согласно коллекционным фондам (ЗМ МГУ и кафедра зоологии и экологии КемГУ) подтверждено присутствие только трех видов, один из которых в последних систематических сводках разделён на 2 самостоятельных вида. Такое положение требует более детального изучения отдельных аспектов биологии, в том числе распространения видов.

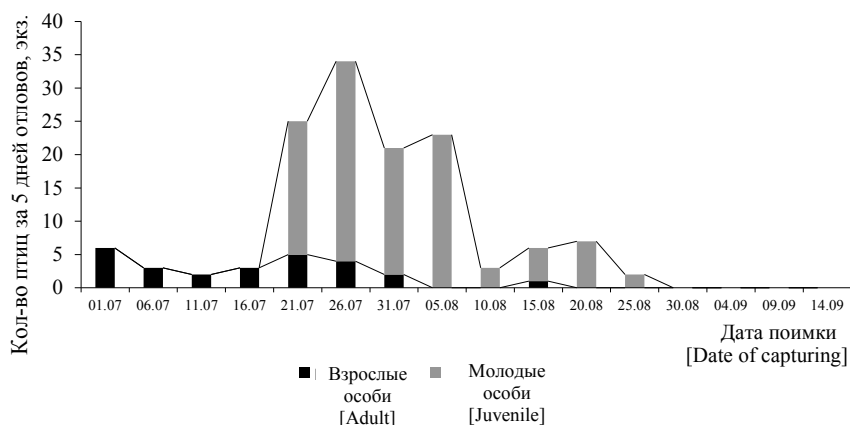
**Сибирский жулан *Lanius cristatus* Linnaeus, 1758** – восточноазиатский вид. Западная граница ареала доходит до Новосибирской и Томской областей. В Кузнецко-Салаирской горной области представлен номинативным подвидом *cristatus* [10, 11]. В Кузнецкой котловине спорадично гнездится в лесостепи с зарослями кустарников, сосновых борах, тайге, где выбирает полуоткрытые пространства [12, 13]. В Кузнецком Алатау обычный вид распространён по всему горно-лесному поясу, проникает в высокогорье [14–17]. В Горной Шории обычный гнездящийся вид [18]. Гнездится на Салаирском кряже [4]. В среднем течении р. Томи нами отлавливался и кольцевался на биостанции «Ажндарово» и в экомузее «Тюльберский городок».

В.К. Рябицев отмечает, что в зонах совместного гнездования с обыкновенным жуланом сибирский гнездится всегда в меньшем количестве [19], однако в районе биостанции «Ажндарово» сибирский жулан преоблада-

ет над обыкновенным. В 60 км северо-западнее, на территории экомузeya «Тюльберский городок», встречаются оба вида с небольшим преобладанием обыкновенного жулана. В окрестностях г. Кемерово, ещё на 30 км северо-западнее, преобладает обыкновенный жулан, сибирский встречается очень редко.

На биостанции «Ажндарово» за время кольцевания птиц с 2008 по 2014 г. отловлено 169 особей. Прилетает во второй декаде мая [15] и вскоре приступает к гнездованию. Со второй половины июля сибирские сорокопуть приступают к кочёвкам, которые вскоре принимают характер осенней миграции, в это же время на пролёте появляются молодые птицы (рис. 1) [20]. Наиболее поздняя поимка взрослой птицы зарегистрирована 18 августа 2010 г., а молодой – 26 августа 2006 г.

Результаты кольцевания показывают, что сибирский жулан проявляет некоторую привязанность к местам гнездования: из 19 птиц, помеченных в гнездовой период (до 15 июля), на месте кольцевания через год и более отловлена одна особь (5,3%) [21, 22].



**Рис. 1.** Суммарная динамика пролёта взрослых и молодых особей сибирского жулана *Lanius cristatus* по данным сетевых отловов за 2008–2014 гг. (биостанция «Ажндарово», Кемеровская область)

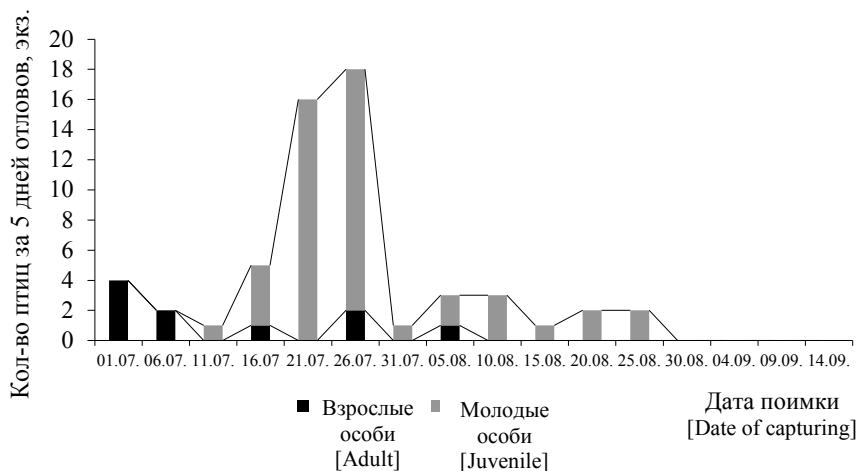
**Fig. 1.** Overall flight dynamics of *Lanius cristatus* adult and juvenile individuals according to net capturing data in 2008–2014 (Azhendarovo biological station, Kemerovo oblast). On the ordinate axis - Number of birds for 5 days of capturings; on the abscissa axis - Date of capturing]

**Обыкновенный жулан *Lanius collurio* Linnaeus, 1758** – европейский вид, распространён на восток до р. Енисей. В Кузнецко-Салаирской горной области представлен номинативным подвидом *collurio* [10, 11]. По литературным данным, в Кузнецкой котловине обычный гнездящийся вид [4, 13, 22]. В Кузнецком Алатау редкий гнездящийся вид [15–17]. По мнению А.А. Васильченко, в Горной Шории обычный гнездящийся вид [15, 16], однако А.Ф. Белянкин [18] отмечает здесь только сибирского сорокопута. На Салаирском кряже

встречается в качестве редкого вида [4, 24]. В гнездовой период нами отмечен в долине среднего течения р. Томь в окрестностях г. Кемерово, в 30 км юго-восточнее Кемерово у «Тюльберского городка» и очень редко в окрестностях биостанции «Ажндарово», в 90 км юго-восточнее. Также отловлен по долине р. Сары-Чумыш на стыке Салаирского кряжа и Горной Шории.

В сетевых отловах на биостанции очень редкий вид, за все годы отловлено 76 особей. Прилетает во второй половине мая [15] и через 7–10 дней приступает к гнездованию [25]. В первой декаде июля птенцы покидают гнезда и со второй половины июля обыкновенные жуланы приступают к кочёвкам, которые вскоре принимают характер миграции (рис. 2). В отличие от сибирского жулана полностью покидают территорию гнездования чуть позже. На биостанции «Ажндарово» самая поздняя взрослая особь зарегистрирована 9 августа 2009 г., наиболее поздняя поимка сеголетка отмечена 7 сентября 2006 г. [20].

Результаты кольцевания показывают, что обыкновенный жулан проявляет привязанность к местам гнездования. Из 9 птиц, помеченных в гнездовой период (до 15 июля), на месте кольцевания через год и более отловлено 2 особи, что составляет 22,2% [21, 22].



**Рис. 2.** Динамика пролёта взрослых и молодых особей обыкновенного жулана *Lanius collurio* по данным сетевых отловов в 2008–2014 гг. (биостанция «Ажндарово», Кемеровская область)

[Fig. 2. Overall flight dynamics of *Lanius collurio* adult and juvenile individuals according to net capturing data in 2008–2014 (Azhendarovo biological station, Kemerovo oblast). On the ordinate axis - Number of birds for 5 days of capturings; on the abscissa axis - Date of capturing]

**Чернолобый сорокопуд *Lanius minor* J.F. Gmelin, 1788.** Распространён по югу Европы и в Центральной Азии, на восток доходит до Алтая [10]. А.А. Васильченко пишет: «В Кемеровской области был неоднократно отмечен весной и летом в северном районе лесостепей (личные данные)» [15. С. 289], однако никем из других орнитологов этот вид для исследуемой территории не указывался. Нами он также никогда не регистрировался.



**Серый сорокопуп *Lanius excubitor* Linnaeus, 1758.** Ареал охватывает северную часть Европы, Зауралье и Западную Сибирь к западу и югу примерно от долины Оби, сопредельные районы Казахстана, а также юг Средней Сибири к востоку Иркутской области. В России европейская популяция включена в Красную книгу Российской Федерации [26]. В Кемеровской области как редкий гнездящийся и частично зимующий вид включён в Красную книгу Кемеровской области, категория III (редкий вид, который имеет малую численность и распространён на ограниченной территории или спорадически распространён на значительных территориях) [27].

В пределах обсуждаемого региона серый сорокопуп представлен светлоокрашенным подвидом *L. e. leucopterus*, характерным для равнинных, открытых и мозаичных ландшафтов лесостепной зоны Средней Сибири [10, 28, 29]. В прошлом в орнитологической литературе [4, 11, 30–33] данный подвид часто фигурировал под названием «*L. e. homeyeri* Cabanis, 1873». Это в действительности неверно, на что ранее указывали Ч. Вори [34], а позже Е.Н. Панов [28]. Как показали результаты исследования типовых экземпляров «*L. e. homeyeri*», описанного из Поволжья, эта «форма» представляет собой лишь один из светлых вариантов окраски полиморфного номинативного подвида *L. e. excubitor* и не имеет отношения к белокрылым сибирским сорокопупам [35].

В пределах Кемеровской области белокрылый серый сорокопуп *L. e. leucopterus* неоднократно добывался (ЗМ МГУ) у пос. Тисуль: 27 июля 1914 г. (взрослая самка), 13 июля 1914 г. и 18 июля 1914 г. (молодые птицы), у г. Белово (р. Бачат) 10–16 июня 1928 г. (4 взрослые птицы) и 26 июня 1928 г. (слётки); в Прокопьевском районе 11 октября 1961 г. (взрослая самка), а также у г. Анжеро-Судженска 11 сентября 1927 г. (2 экз.). В Кузнецкой котловине он встречается спорадично по восточному краю Салаирского кряжа и в долине р. Томи [4, 24, 36]. По результатам наших наблюдений на пролёте отмечается по долине р. Томи. До 2013 г. в среднем течении Томи у г. Кемерово и в 100 км юго-восточнее на биологической станции КемГУ «Ажандарово» серые сорокопупы отмечались нами только во время осенних кочёвок. Так, в пригородных садах, расположенных в 10 км южнее г. Кемерово, серые сорокопупы в единичном числе наблюдались практически ежегодно в конце сентября – начале декабря. Здесь они охотились на мелких воробьиных и дроздов-рябинников. В сентябре 2014 г. встречен у д. Малая Златогорка в среднем течении р. Золотой Китат (рис. 3) [21].

Гнездование белокрылого серого сорокопупа *L. e. leucopterus* в среднем течении Томи впервые отмечено нами в 2014 г. Выводок сорокопупов с 4 птенцами держался на территории Кемеровского аэропорта на южной окраине г. Кемерово. Ещё один выводок также с 4 птенцами наблюдали западнее аэропорта. 17 июля 2014 г. серый сорокопуп также отмечен в степной части Кузнецкой котловины по р. Каменушке и 27 июля 2014 г. три серых сорокопупа отмечены в долине р. Иня в её среднем течении в окрестностях д. Абышево

на маршруте немногим более 1,5 км. Ранее на протяжении многих лет периодических наблюдений серых сорокопутов в долине р. Иня мы не встречали.

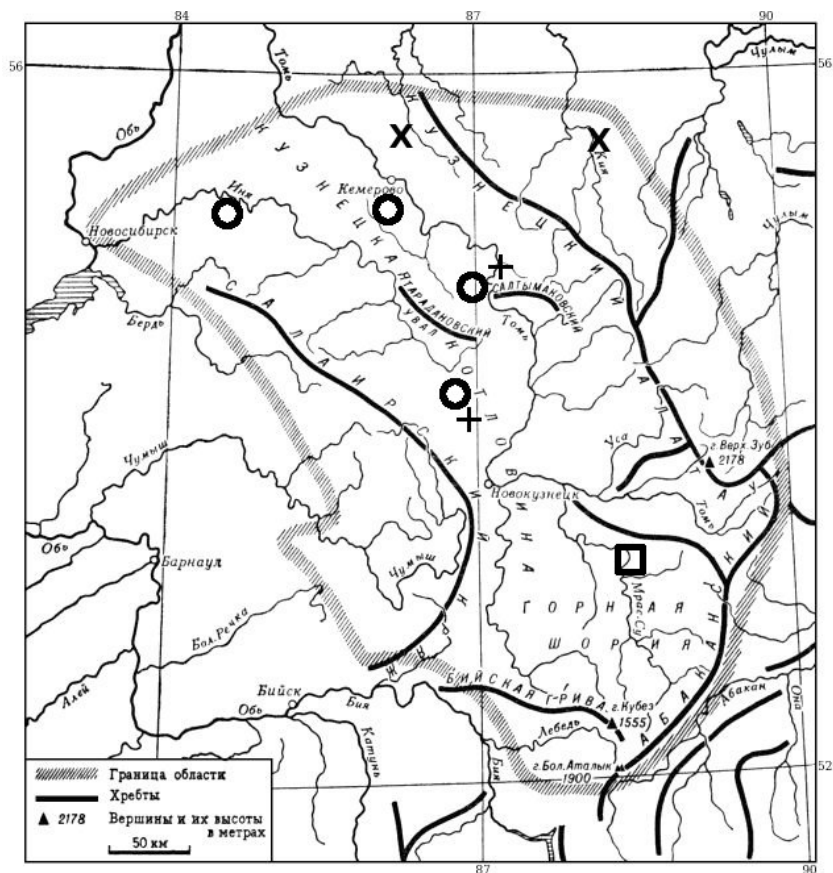


Рис. 3. Места находок серого и северного сорокопутов в Кузнецко-Салаирской горной области

[Fig. 3. Occurrence of *Lanius excubitor* and *Lanius borealis* in the Kuznetsk-Salair mountain region]

- – места гнездования *Lanius excubitor leucopterus* [*Lanius excubitor leucopterus* nesting areas]
- × – места добычи *L. excubitor leucopterus* во внегнездовой период [Areas of *L. excubitor leucopterus* capturing outside the breeding season]
- + – места добычи *L. borealis sibiricus* [Areas of *L. borealis sibiricus* capturing]
- ▣ – место добычи *L. borealis mollis* [Area of *L. borealis mollis* capturing]

Возможно, их появление связано со вспышкой численности полёвок в 2014 г. в лесостепной части Кузнецкой котловины по долине р. Иня и её притоков Тарсьма и Касьма. Согласно маршрутным учётам, проведённым нами в июле 2014 г., плотность серого сорокопута в окрестностях г. Кемерово составила около 0,3 ос./км<sup>2</sup>.

В сетевых отловах на биостанции КемГУ «Ажандарово» белокрылый серый сорокопуд *L. e. leucopterus* является очень редким видом. С 1978 по 2014 г. на биостанции отловлено всего 4 серых сорокопутов. Из них одна молодая особь поймана 7 июля 2013 г., остальные – в последних числах сентября – первой декаде октября.

**Северный сорокопуд *Lanius borealis Vieillot, 1808.*** Гнездится в зоне тайги и лесотундры в Северной Америке (*L. b. borealis* и *L. b. invictus*), в Сибири к востоку от бассейна Оби (*L. b. sibiricus*), в пределах Алтае-Саянской горной системы (*L. b. mollis*), в Тянь-Шане (*L. b. funereus*), а также на Сахалине (*L. b. bianchii*) [8, 9]. Подвиды северного сорокопутов действительно обладают рядом общих черт и морфологически надёжно отличаются от подавляющего большинства других представителей группировки крупных сорокопутов. Среди хорошо известных особенностей представителей этой группы: развитие бурых и охристых оттенков окраски контурного оперения в осеннем наряде, хорошо заметная поперечная исчерченность нижней стороны тела, наличие только одного белого «зеркальца» в основании первостепенных маховых, относительно широкое распространение чёрной окраски на внутренних опахалах крайних рулевых перьев. Сочетание этих и других, менее заметных, признаков позволяет достаточно точно определять даже единичные экземпляры этого вида.

В пределах Кузнецко-Салаирской горной области встречаются два подвида северного сорокопутов. Горный подвид *L. b. mollis*, отличающийся наибольшим развитием в окраске оперения охристо-коричневых тонов и максимально выраженным поперечным рисунком нижней стороны тела, проникает из Саян в Кузнецкий Алатау. Молодая птица в ювенильном оперении с резко выраженными признаками этого подвида (ЗМ МГУ) добыта 14 августа 1928 г. на границе Горной Шории и Кузнецкого Алатау (см. рис. 3). Вероятно, именно к этой форме принадлежат указания на находку «серого сорокопутов» в высокогорье Кузнецкого Алатау [15–17] и в Горной Шории [15]. В период пролёта может быть встречен в предгорьях. Места зимовок птиц данного подвида, судя по коллекционным материалам (ЗМ МГУ), располагаются южнее (главным образом, к югу от Алтая и Саян).

Широко распространенный сибирский подвид *L. b. sibiricus*, отличающийся более светлой общей окраской и более слабой исчерченностью нижней стороны тела, гнездится севернее обсуждаемого региона. Точные пределы его распространения в Средней Сибири остаются окончательно невыясненными. Граница ареала, по-видимому, проходит севернее Томска и не южнее устья р. Ангары. В пределах Кемеровской области и сопредельных регионов *L. b. sibiricus* встречается в период миграций и зимовки (ЗМ МГУ). У г. Белово (р. Бачат) самка этого подвида добыта 26 декабря 1928 г. (см. рис. 3). В качестве пролётного сибирский подвид серого сорокопутов отмечала и Т.Н. Гагина [4].

В сетевых отловах на биостанции КемГУ «Ажандарово» сибирский северный сорокопуд *L. b. sibiricus* является очень редким подвидом. Всего с

1978 по 2014 г. на биостанции отловлено две особи этого подвида – 26 сентября 1984 г. и 30 сентября 2011 г.

В Кузнецко-Салаирской горной области широко распространены сибирский и обыкновенный жуланы, а также встречаются два вида крупных сорокопутов – серый и северный сорокопуты. Белокрылый серый сорокопут *Lanius excubitor leucopterus* населяет преимущественно равнинные лесостепные участки в северной и центральной частях Кузнецкой котловины, а также лесостепные участки севернее и восточнее таёжной зоны Кузнецкого Алатау. Северный сорокопут представлен двумя подвидами. Алтайский подвид северного сорокопута *Lanius borealis mollis* проникает на гнездовании непосредственно в Кузнецкий Алатау и Горную Шорию, однако пределы его распространения здесь остаются практически невыясненными. По-видимому, область его распространения связана, главным образом, с границами безлесных высокогорий на высотах не менее 700 м над ур. моря. Сибирский северный сорокопут *L. b. sibiricus* встречается в рассматриваемом регионе во время миграций и зимой, тогда как область его гнездования располагается севернее.

Все виды сорокопутов являются редкими и очень редкими в наших сетевых отловах, хотя при визуальном наблюдении большинство исследователей [13, 15], считают их относительно обычными на гнездовании. При этом, как и другие виды, ведущие хищный образ жизни, они кратно уступают по численности большинству широко распространённых воробьинообразных. Серый сорокопут, как наиболее редкий, был включён во второе издание Красной книги Кемеровской области [27].

### Заключение

Таким образом, по нашему мнению, в Кузнецко-Салаирской горной области широко распространены мелкие представители семейства сорокопутовых – сибирский и обыкновенный жуланы. Серый сорокопут, представленный подвидом *leucopterus*, гнездящийся на равнинных лесостепных участках, достигает значительно меньшей численности. Северный сорокопут представлен подвидами *mollis*, который проникает в горные районы области со стороны Алтая, и *sibiricus* – встречающийся в области во время миграций и зимой.

### Литература

1. Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. География стрекоз (Odonata) бореального фаунистического царства. Новосибирск : Наука, 1983. 152 с.
2. Сергеев М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск : Наука, 1986. 236 с.
3. Polyakov A., Ilyashenko V., Onischenko S., Searle J., Borodin P. AFLP diversity between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Comparative Cytogenetics. 2009. Vol. 3, № 2. P. 85–89.

4. Гагина Т.Н. Птицы Салаиро-Кузнецкой горной страны (Кемеровская область) // Вопросы экологии и охраны природы. Кемерово, 1979. С. 5–18.
5. Klassert T. E., Hernández M. A., Campos F., Infante O., Almeida T., Suárez N.M., Pestano J., Hernández M. Mitochondrial DNA points to *Lanius meridionalis* as a polyphyletic species // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008. Vol. 47. P. 1227–1231.
6. Olsson U., Alström P., Svensson L., Aliabadian M., Sundberg P. The *Lanius excubitor* (Aves, Passeriformes) conundrum – Taxonomic dilemma when molecular and non-molecular data tell different stories // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2010. № 55. P. 347–357.
7. Poelstra J. Speciation in shades of grey: the great grey shrike complex // Dutch Birding. 2010. № 32. P. 258–264.
8. Dickinson E.C., Christidis L. (ed.) The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World. 4th Edition. Vol. 2: Passerines. Eastbourne : Aves Press, 2014. 752 p.
9. Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. Зоологические исследования, 14. М. : Тов-во научных изданий КМК, 2014. 171 с.
10. Рябицев В.К. Птицы Сибири. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный учёный, 2014. Т. 2. 452 с.
11. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М. : Тов-во научных изданий КМК, 2006. 256 с.
12. Белянкин А.Ф. К характеристике размещения и численности летней орнитофауны района строительства Крапивинского водохранилища на реке Томи // Проблемы экологии позвоночных Сибири. Кемерово, 1978. С. 88–94.
13. Белянкин А.Ф. Птицы равнинной части Кемеровской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Екатеринбург, 1999. Вып. 4. С. 14–43.
14. Васильченко А.А. Список птиц заповедника (характер пребывания, численность, распространение) // Заповедник «Кузнецкий Алатау». Кемерово : Издательский дом «Азия», 1999. С. 145–155.
15. Васильченко А.А. Птицы Кемеровской области. Кемерово : Кузбассвуиздат, 2004. 488 с.
16. Васильченко А.А. Орнитофауна Северо-Востока Кемеровской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2005. Вып. 10. С. 45–103.
17. Гагина Т.Н., Васильченко А.А. Орнитофауна заповедника «Кузнецкий Алатау» // Биоценологические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Новосибирск, 1996. С. 1–11.
18. Белянкин А.Ф. Фаунистический список птиц Шорского национального парка // Шорский национальный природный парк: природа, люди, перспективы. Кемерово : ФГУИПП «Кузбасс», 2003. С. 63–80.
19. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2008. 634 с.
20. Ковалевский А.В., Ильяшенко В.Б. Материалы по осеннему пролёту мелких воробьинообразных птиц в долине среднего течения реки Томь // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2010. Вып. 15. С. 75–87.
21. Ковалевский А.В., Скалон Н.В. Особенности распространения серого сорокопуга *Lanius excubitor* в Кемеровской области // Человек и природа – взаимодействие на особо охраняемых природных территориях. Горно-Алтайск, 2014. С. 98–101.
22. Ковалевский А.В., Ильяшенко В.Б., Скалон Н.В., Клюева А.А. Общая характеристика осенней миграции и привязанность к местам гнездования воробьинообразных птиц Passeriformes в долине среднего течения р. Томь // Вестник Кемеровского государственного университета. 2014. № 2 (58), т. 2. С. 12–17.

23. *Белянкин А.Ф.* Фауна птиц притомских сосновых боров (Кемеровская область) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург : Академкнига, 2000. Вып. 5. С. 21–24.
24. *Головина Н.М.* Орнитофауна Журавлёвского водохранилища (Озеро Ата-Анай, Кемеровская область) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 2007. Вып. 12. С. 39–64.
25. *Скалон В.Н.* Сорокопуть в Кемеровской области, наблюдения за гнездованием европейского жулана // Материалы XXXII межрегиональной эколого-краеведческой конференции. Кемерово : Ирбис, 2014. С. 63.
26. *Красная книга Российской Федерации. Животные.* Тверь : АСТ, Астрель, 2001. 863 с.
27. *Красная книга Кемеровской области. Т. 2 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных.* Кемерово : Азия принт, 2012. С. 157.
28. *Панов Е.Н.* Сорокопуть (семейство Laniidae) мировой фауны. Экология, поведение, эволюция. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 650 с.
29. *Clements Checklists 6.9.* URL: <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download> (дата обращения: 25.05.2015).
30. *Птицы Советского Союза.* М. : Советская наука, 1954. Т. 6. 792 с.
31. *Портенко Л.А.* Птицы СССР. М. ; Л., 1960. Ч. 4. 415 с.
32. *Степанян Л.С.* Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Академкнига, 2003. 808 с.
33. *IOC World Bird List 5.1.* URL: <http://www.worldbirdnames.org/ioc-lists/master-list-2> (дата обращения: 25.05.2015).
34. *Vaurie C.* The Birds of the Palearctic Fauna. Passeriformes. London: H.F. & G. Witherby, 1959. 762 p.
35. *Тайкова С.Ю., Редькин Я.А.* О формах группы серых сорокопутов в Европейской России и Украине в свете современных взглядов на систематику этого комплекса // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России: материалы V совещания «Распространение и экология редких видов птиц Нечернозёмного центра России» (Москва, 6–7 декабря 2014 г). М., 2014. С. 223–240.
36. *Халлов В.А.* Кузнецкая степь и Салаир (Птицы). Ч. 1, 2 // Учёные записки Пермского пединститута. Пермь, 1937. Вып. 1. 243 с.

*Поступила 23.03.2015 г.; повторно 20.09.2015 г.; принята 15.10.2015 г.*

**Авторский коллектив:**

**Ковалевский Александр Викторович** – инженер 1-й категории биологической станции Кемеровского государственного университета «Ажндарово» (г. Кемерово, Россия).

E-mail: [passer125@yandex.ru](mailto:passer125@yandex.ru)

**Редькин Ярослав Андреевич** – канд. биол. наук, н.с. Научно-исследовательского зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (г. Москва, Россия).

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

**Ильяшенко Вадим Борисович** – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии и экологии Кемеровского государственного университета (г. Кемерово, Россия).

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

**Скалон Николай Васильевич** – д-р пед. наук, профессор, зав. кафедрой зоологии и экологии Кемеровского государственного университета (г. Кемерово, Россия).

E-mail: [nshakon@kem.su.ru](mailto:nshakon@kem.su.ru)

Kovalevskiy AV, Red'kin YaA, Ilyashenko VB, Skalon NV. Distribution of Laniidae species in the Kuznetsk-Salair Mountain Region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):76-90. doi: 10.17223/19988591/32/4. In Russian, English summary

Alexander V. Kovalevskiy<sup>1</sup>, Yaroslav A. Red'kin<sup>2</sup>,  
Vadim B. Ilyashenko<sup>1</sup>, Nikolay V. Skalon<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup> MV Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

### Distribution of Laniidae species in the Kuznetsk-Salair Mountain Region

The aim of this work was to study certain aspects of Laniidae species biology in the Kuznetsk-Salair mountain region. This paper is based on the results of birds capturings performed from 1978 to 2014 at Azhendarovo Biological Station (54°45'N; 87°02'E) (Kemerovo State University). We captured 254 Laniidae of three species during this period. The mist nets were used for capturing birds and their further ringing. We revealed special features of Laniidae dispersal through analysis of our own data and literature data. To describe the status and detailed dispersal of *Lanius excubitor* and *L. borealis* we used the collection of Moscow University Zoological Museum that originated from this region.

We found that in the Kuznetsk-Salair mountain region *L. cristatus* and *L. collurio* are widely spread; *L. excubitor* and *L. borealis* are rare. In the Kuznetsk-Salair mountain region *L. cristatus* is represented by *cristatus* subspecies. They come in the middle of May and soon start nestling. Starting with the second half of July *Lanius b. sibiricus* begins movement that soon becomes an autumn migration. The latest capture of a mature bird was registered on August 18, 2010 and of a young one - on August 28, 2006. *L. collurio* is represented by *collurio* subspecies. They come in the second half of May and start nestling 7-10 days later. In the beginning of July fledglings leave nests. Starting with the second half of July *L. collurio* begins movement that soon becomes a migration. The latest capture of a mature bird was registered on August 9, 2009 and of an underyearling on September 7, 2006. *L. excubitor* is represented by *leucopterus* subspecies. According to the route tracking that we conducted in July 2014 the density of *L. excubitor* in the vicinity of the city of Kemerovo was about 0.3 ind./km<sup>2</sup>. In total, four *L. excubitor* were captured at Azhendarovo biological station from 1978 to 2014. One young bird was captured on July 7, 2013 and the other three were registered in late September - early October. *L. borealis* is presented by two subspecies. *L.b. mollis* appears for nestling in the Kuznetsk Alatau and the Mountain Shoria. The only capture of a young bird in juvenile plumage was registered on August 14, 1928 on the border of the Mountain Shoria and the Kuznetsk Alatau. *L. b. sibiricus* is found in the stated area during migration and winter-time, while its nesting area is located further north. In total, from 1978 to 2014 *L. b. sibiricus* were captured at Azhendarovo biological station twice: September 26, 1984 and September 30, 2011.

**Acknowledgments:** This work was supported by grant RSF 14-50-00029.

*The article contains 2 Figures, 36 References.*

**Key words:** dispersal; abundance; *Lanius collurio*; *L. cristatus*; *L. excubitor*; *L. borealis*; Kuznetsk-Salair mountain region.

### References

1. Belyshev BF, Kharitonov AYu. Geografiya strekoz (Odonata) boreal'nogo faunisticheskogo [Geography of dragonflies (Odonata) of the boreal faunal]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 152 p. In Russian
2. Sergeev MG. Zakonomernosti rasprostraneniya pryamokrylykh nasekomykh Severnoy Azii [Distribution patterns of Orthoptera insects of North Asia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. 236 p. In Russian
3. Polyakov A, Ilyashenko V, Onischenko S, Searle J, Borodin P. AFLP diversity between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*). *Comparative Cytogenetics*. 2009;3(2):85-89. doi: [10.3897/compcytogen.v3i2.14](https://doi.org/10.3897/compcytogen.v3i2.14)
4. Gagina TN. Ptitsy Salairo-Kuznetskoy gornoy srany (Kemerovskaya oblast') [Birds of the Salair-Kuznetsk mountain region (Kemerovo oblast)]. In: *Voprosy Ekologii i okhrany prirody* [The issues of ecology and nature protection]. Kemerovo: Kemerovo State University Publ.; 1979. pp. 5-17.
5. Klassert TE, Hernández MA, Campos F, Infante O, Almeida T, Suárez NM, Pestano J, Hernández M. Mitochondrial DNA points to *Lanius meridionalis* as a polyphyletic species. *Mol Phylogenet Evol*. 2008;47:1227-1231. doi: [10.1016/j.ympev.2008.03.012](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.03.012)
6. Olsson U, Alström P, Svensson L, Aliabadian M, Sundberg P. The *Lanius excubitor* (Aves, Passeriformes) conundrum - Taxonomic dilemma when molecular and non-molecular data tell different stories. *Mol Phylogenet Evol*. 2010;55(2):347-357. doi: [10.1016/j.ympev.2009.11.010](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.11.010)
7. Poelstra J. Speciation in shades of grey: the great grey shrike complex. *Dutch Birding*. 2010;32(4):258-264
8. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World. Vol. 2. Passerines. 4<sup>th</sup> edition. Dickinson EC, Christidis L, editors. Eastbourne: Aves Press; 2014. 752 p.
9. Koblik EA, Arkhipov VYu. Fauna ptits stran Severnoy Evrazii v uhanitsakh byvshego SSSR: spiski vidov. «Zoologicheskoe issledovaniya», 14 [Bird fauna of Northern Eurasia in the borders of the former USSR: a list of species. "Zoological research", 14]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd; 2014. 171 p. In Russian
10. Ryabitsev VK. Ptitsy Sibiri [Birds of Siberia]. Moscow-Yekaterinburg: Armchair Scientist Publ.; 2014. 452 p. In Russian
11. Koblik EA, Red'kin, YaA, Arkhipov VYu. Spisok ptits Rossiyskoy federatsii [Checklist of birds of the Russian Federation]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd; 2006. 256 p. In Russian
12. Belyankin AF. K Kharakteristike razmeshcheniya i chislennosti letney ornitofauny rayona cnhjbteľ'stva Krapivinskogo djljkhranilishcha na reke Tomi [Characteristics of the occurrence and abundance of the summer avifauna of the construction area of Krapivinsky reservoir on the Tom'river]. In: *Problemy ekologii pozvonochnykh Sibiri* [Problems of vertebrate ecology in Siberia]. Kemerovo. 1978. pp. 88-94. In Russian
13. Belyankin AF. Ptitsy ravninnoy chasti Kemerovskoy oblasti [Birds the flat part of Kemerovo oblast]. *Materialy k rasprostranenyu Ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia*. 1999;7:14-43. In Russian
14. Vasil'chenko AA. Spisok ptits zapovednika (kharakter prebyvaniya, chislennost', rasprostranenie) [List of birds of the reserve (the character of stay, abundance and distribution)]. In: *Zapovednik «Kuznetskiy Alatau»* [Kuznetsky Alatau Nature Reserve] Kemerovo: Izdatel'skiy Dom "Aziya" Publ.; 1999. pp. 145-155. In Russian
15. Vasil'chenko AA. Ptitsy Kemerovskoy oblasti [Birds of Kemerovo oblast]. Kemerovo: Kuzbassvuzizdat Publ.; 2004. 488 p. In Russian
16. Vasil'chenko AA. Ornitofauna Severo-Vostoka Kemerovskoy oblasti [Ornithofauna of the



- North-East of Kemerovo oblast]. *Materialy k rasprostraneniyu Ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia*. 2005;10:45-103. In Russian
17. Gagina TN, Vasil'chenko AA. Ornitofauna zapovednika "Kuznetskiy Alatau" [The avifauna of the Kuznetsky Alatau Reserve]. *Biocenoticheskie issledovaniya v zapovednike "Kuznetskiy Alatau"* [Biocenotic research in the Kuznetsky Alatau Nature Reserve]. Vol. 2. Novosibirsk. 1996. pp. 1-11. In Russian
  18. Belyankin AF. Faunisticheskiy spisok ptits Shorskogo natsional'nogo parka [Faunal list of birds of the Shor national Park]. *Faunisticheskiy spisok ptits SHorskogo natsional'nogo parka* [Faunal list of birds of the Shor national Park]. Kemerovo: Kuzbass Publ.; 2003. pp. 63-80. In Russian
  19. Ryabitsev VK. Ptitsy Urala, Priural'ya i Zapadnoy Sibiri [Birds of the Urals, the Cisurals and Western Siberia]. Yekaterinburg: Ural University Publ.; 2008. 634 p. In Russian
  20. Kovalevskiy AV, Ilyashenko VB. Materialy po osennemu prolyotu melkikh vorob'inoobraznykh ptits v doline srednego techeniya reki Tom' [Materials on autumn migration of small passerine birds in the valley of the middle reaches of the Tom river]. *Materialy k rasprostraneniyu Ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia*. 2010;15:75-87. In Russian
  21. Kovalevskiy AV, Skalon NV. Osobennosti rasprostraneniya serogo sorokoputa *Lanius excubitor* v Kemerovskoy oblasti [Features of *Lanius excubitor* distribution in Kemerovo oblast]. In: *Chelovek i priroda – vzaimodeystvie na osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriyakh* [Man and nature-cooperation on protected natural areas]. Trilikauskas LA, editor. Gorno-Altaysk: OAO "Gorno-Altayskaya tipografiya"; 2014. pp. 98-101. In Russian
  22. Kovalevskiy AV, Ilyashenko VB, Skalon NV, Klyuyeva AA. General description of autumn migration & attachment to the nesting place of *Passeriformes* passerine birds in the middle reaches of the Tom river. *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta – Bulletin of Kemerovo State University*. 2014;2(58):12-17. In Russian
  23. Belyankin AF. Fauna ptits pritomskikh osnovnykh borov (Kemerovskaya oblast') [The fauna of birds in pine forests near the Tom' river (Kemerovo oblast)]. *Materialy k rasprostraneniyu Ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia*. 2000;5:21-24. In Russian
  24. Golovina NM. Ornitofauna Zhuravlyovskogo vodokhranilishcha (Ozero Ata-Anay, Kemerovskaya oblast') [Avifauna of Zhuravlevsky reservoir (Lake Ata-Anai, Kemerovo oblast)]. *Materialy k rasprostraneniyu Ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia*. 2007;12:39-64. In Russian
  25. Skalon VN. Sorokoputy v Kemerovskoy oblasti, nablyudeniya za gnezdovaniem evropeyskogo zhulana [Shrikes in Kemerovo oblast, observing *Lanius collurio* L. nesting]. *Materialy XXXII mezhhregional'noy ekologo-kraevedcheskoy konferentsii* [Proceedings of the XXXII interregional ecological conference]. Kemerovo: Irbis Publ.; 2014. p. 63. In Russian
  26. Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii. Zhivotnye [Red book of the Russian Federation. Animals]. Danilov-Danil'yan VI, editor. Tver: Izdatel'stvo AST i Astrel' Publ.; 2001. 863 p. In Russian
  27. Krasnaya kniga Kemerovskoy oblasti: Vol. 2. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh [Red book of Kemerovo oblast: Vol. 2. Rare and endangered species of animals]. Skalon NV, editor. Kemerovo: Aziya print Publ.; 2012. pp. 157. In Russian
  28. Panov EN. Sorokoputy (semeystvo Laniidae) mirovoy fauny. Ekologiya, povedenie, evolyutsiya [Shrikes (*Laniidae* family) of the world fauna. Ecology, behavior and evolution]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd; 2008. 650 p. In Russian

29. Clements Checklists 6.9. – URL: <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download>
30. Ptitsy Sovetskogo Soyuzu [Birds of the Soviet Union]. Vol. 6. Dement'eva GP, Gladkova NA, editors. Moscow: Sovetskaya nauka Publ.; 1954. 792 p. In Russian
31. Portenko LA. Ptitsy SSSR [Birds of the USSR]. Pt. 4. Pavlovskiy EN, editor. Moscow-Leningrad: Nauka Publ.; 1960. 415 p. In Russian
32. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy (v granitsakh SSSR kak istoricheskoy oblasti) [Synopsis of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region)]. Moscow: "Akademkniga" Publ.; 2003. 808 p. In Russian
33. IOC World Bird List 5.1. – URL: <http://www.worldbirdnames.org/ioc-lists/master-list-2>
34. Vaurie C. The Birds of the Palearctic Fauna. Passeriformes. London: H.F. & G. Witherby, 1959. 762 p.
35. Taykova SYu, Red'kin YaA. O formakh gruppy serykh sorokoputov v Evropeyskoy Rossii i Ukraine v svete sovremennykh vzglyadov na sistematiku etogo kompleksa [On forms of *Lanius excubitor* in European Russia and Ukraine in the light of modern views on the taxonomy of this complex]. In: *Redkie vidy ptits Nechernozyomnogo tsentra Rossii*. Materialy V soveshchaniya "Rasprostranenie i ekologiya redkikh vidov ptits Nechernozyomnogo tsentra Rossii" [Rare bird species of the non-chernozem center of Russia. Proc. of the V conference "Distribution and ecology of rare bird species of the non-chernozem center of Russia" (Moscow, December, 6-7 2014)]. 2014. pp. 223-240. In Russian
36. Khakhlov VA. Kuznetskaya step' i Salair (Ptitsy) [Kuznetsk steppe and Salair (Birds)]. Pt. 2. Pogozhev PG, editor. *Uchyonye zapiski – Scientific memoirs*. Perm': Perm Pedagogical Institute Publ.; 1937. 243 p. In Russian

Received 23 March, 2015  
Revised 20 September, 2015  
Accepted 15 October, 2015

#### Author info:

**Kovalevskiy Alexander V**, Engineer of Azhendarovo Biological Station, Kemerovo State University, 6 Krasnaya Str., Kemerovo, 650043, Russian Federation.

E-mail: [passer125@yandex.ru](mailto:passer125@yandex.ru)

**Red'kin Yaroslav A**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Zoological museum of Moscow State University, 6 Bol'shaya Nikitskaya Str., Moscow, 125009, Russian Federation.

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

**Ilyashenko Vadim B**, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Zoology and Ecology, Kemerovo State University, 6 Krasnaya Str., Kemerovo 650043, Russian Federation.

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

**Skalon Nikolay V**, Dr. Sci. (Pedagogy), Professor, Department of Zoology and Ecology, Kemerovo State University, 6 Krasnaya Str., Kemerovo 650043, Russian Federation.

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

УДК 598.2 (571.16)

doi: 10.17223/19988591/32/5

**С.П. Миловидов, О.Г. Нехорошев, Б.Д. Куранов**

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

## **Птицы долин притоков реки Томи (Томская область)**

Работа выполнена в рамках проекта № 2142 базовой части государственного задания  
Министерства образования и науки Российской Федерации

*Исследования проведены в подзоне подтаежных лесов, представляющей большой зоогеографический интерес, поскольку последняя является переходной полосой от таежного населения животных к лесостепному. Орнитокомплексы долин притоков р. Томи и сопредельных территорий в пределах Томской области представлены 272 видами птиц, в том числе 31 видом, занесённым в региональную Красную книгу. В естественных местообитаниях плотность населения птиц наиболее велика в мелколиственных лесах и лугах с кустарниками, а видовое богатство больше в темнохвойных лесах. За последние 40 лет орнитофауна района исследования пополнилась 13 видами птиц, из которых гнездование доказано у 2 видов. Численность снизилась у скворца, дубровника, желтой трясогузки, степного конька и коноплянки. Увеличилась численность коршуна, садовой камышевки, зеленушки и яблика.*

**Ключевые слова:** население птиц; подтаежная подзона; Томская область; притоки Томи.

### **Введение**

Подзона подтаежных лесов представляет значительный зоогеографический интерес как экотонная полоса и переход от таежного населения животных к лесостепному [1]. Район наших исследований находится в этой подзоне в южной части Томской области на стыке Кузнецкой лесостепи, горно-таежных лесов отрогов Кузнецкого Алатау и южной равнинной тайги Западной Сибири. Сейчас это сильно фрагментированный ландшафт, представляющий собой сочетание темнохвойных, смешанных и мелколиственных лесов с сенокосными и пастбищными лугами, а также пахотными землями. Благодаря разнообразию растительного покрова, обусловленному особыми природными условиями и деятельностью человека, здесь создаются условия для обитания значительного количества видов наземных позвоночных, в том числе птиц. По последним данным, в Томском районе, в который входит обследованная территория, установлено пребывание 320 видов птиц, что составляет 94% орнитофауны Томской области.

Доля коренных типов ландшафтных комплексов в районе исследований составляет около 15% [2], но в долинах притоков Томи их доля относительно выше, что определяет актуальность изучения фауны и населения птиц данных местообитаний. В последних сводках по орнитофауне района работ подведены итоги изучения птиц с конца XIX в. по 1975 г. [3, 4]. За последующий 40-летний период произошли климатические изменения регионального масштаба [5]. Одновременно продолжалось интенсивное антропогенное воздействие на ландшафты, так как Томский район наиболее населен в пределах области. Здесь развиты сельское и лесное хозяйство, а также промышленность. Указанные выше факторы могли повлиять на состав орнитофауны и численность отдельных видов. Собранные в последующие годы материалы позволяют провести полную на текущий момент инвентаризацию фауны птиц данной территории и проследить ее изменение за длительный период. Цель настоящей работы – выявление видового состава и численности птиц долин притоков р. Томи и сопредельных территорий в южной части Томской области.

### **Материалы и методики исследований**

Фауну и население птиц притоков Томи и прилегающих территорий изучали в 1958–2015 гг. Обследованы долины рек Басандайки (длина от истока до устья 57 км), Большой Киргизки (85 км), Камышки (41 км), Кисловки (49 км), Самуськи (72 км), Тугояковки (52 км) и Ушайки (78 км). Все эти реки, за исключением Кисловки, – правые притоки Томи. Ушайка впадает в Томь в центральной части Томска. Устья остальных рек находятся в радиусе 35 км от Томска.

Летнее население птиц долин рек Камышка и Самуська изучали с 20 мая по 25 июля 2008 г., рек Ушайка и Тугояковка – с 20 мая по 25 июля 2010 г. Маршруты охватывали шесть местообитаний: темнохвойные леса (елово-пихтовые сообщества со значительной примесью кедра и припоселковые кедровники), рослые сосняки, смешанные леса (полидоминантные лесные сообщества: ель, кедр, сосна, береза, осина), мелколиственные (осиново-березовые) леса, луга с кустарниками и селитебные территории. Последние местообитания изучены на примере долины р. Ушайки в г. Томске, а также поселков и общественных садов в его пригородах. Всего проведено 106 учетов птиц общей протяженностью около 800 км.

При учете на ключевых участках регистрировали всех обнаруженных птиц с определением расстояния до них от учетчика с дальнейшим пересчетом на площадь. Доминантами по обилию считали те виды, доля которых в сообществе составляет не менее 10%, лидирующими – виды, занимающие в данном варианте населения 1–5-е места, фоновыми – имеющие обилие не менее 1 особи/км<sup>2</sup> [6, 7].

В долинах остальных притоков Томи и прилегающих территорий изучали видовой состав и характер пребывания птиц. Эти сведения использованы при составлении списка видов птиц района исследования.

### Результаты исследований и обсуждение

В долинах четырех притоков Томи (Камышка, Самуська, Ушайка и Тугояковка) за учётный период встречено 165 видов птиц 13 отрядов (табл. 1). Плотность населения птиц наиболее высока в населенных пунктах. Среди естественных местообитаний лидирующее положение по данному показателю занимают орнитокомплексы лугов с кустарниками. Несколько меньше общее обилие птиц в мелколиственных лесах. Видовое богатство также выше в населенных пунктах, а за их пределами больше всего видов отмечено в темнохвойных лесах. Минимальные значения обоих показателей характерны для населения птиц сосняков.

В темнохвойных лесах лидируют рябинник, пухляк, московка, теньковка и зяблик (18, 13, 8, 6 и 4% населения). Ярусное распределение птиц носит типично лесной характер. Наибольшую долю (78%) в населении занимают кронники и дуплогнездники, на наземные и кустарниковые виды приходится 20%. К кронникам и дуплогнездникам относится 65 видов (67% состава), к кустарниковым и наземным – 27 видов (27%) (табл. 2).

В рослых сосняках лидируют пухляк, московка, большой пестрый дятел, рябинник и зяблик (25, 16, 13, 10 и 5% населения). Ярусное распределение птиц, как и в темнохвойных лесах, носит лесной характер. Кронники и дуплогнездники занимают 88% населения, на наземные и кустарниковые виды приходится 11%. Для населения птиц сосняков характерно максимальное участие дуплогнездников (62%) по сравнению с остальными местообитаниями при минимальном видовом богатстве этой экологической группы (9 видов). Крайне невелика доля в населении птиц сосняков кустарниковых видов, что связано со слабым развитием этого яруса растительности. На кронников и дуплогнездников в сосняках приходится 25 видов (58% состава), на кустарниковые и наземные виды – 15 видов (35%). Несколько больше, чем в районе исследования, плотность населения птиц в подтаёжных сосновых лесах (431 особь/км<sup>2</sup>) в долине Оби [1].

В мелколиственных лесах лидируют пухляк, московка, пятнистый сверчок, длиннохвостая синица и пеночка-весничка (11, 9 и последние 3 вида по 5%). Кронники и дуплогнездники занимают 67% населения, на наземные и кустарниковые виды приходится 31%. Доля наземных видов в населении здесь максимальна среди облесенных местообитаний и близка к аналогичному показателю для закустаренных лугов. На кронников и дуплогнездников приходится 45 видов (59% состава), на кустарниковых и наземных – 28 видов (36%). В подтаёжных березово-осиновых лесах Обь-Иртышского междуречья плотность населения птиц в первую половину июля достигала 538 особей/км<sup>2</sup> [Там же], что в 1,4 раза меньше, чем в районе работ. Гораздо больше птиц (1 226 особей/км<sup>2</sup>) в таких же лесах долины Оби [Там же].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Летнее население птиц долин притоков Томи  
(Томский район Томской области, 2008, 2010 гг.)

[Summer bird communities of the Tom river tributaries (Tomsk district, Tomsk oblast, 2008, 2010)]

Вид [Species]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые сосняки [Tall pine forests]	Мелколиственные леса [Small-leaved forests]	Смешанные леса [Mixed forests]	Луга с кустарниками [Meadows with bushes]	Населенные пункты [Settlements]
Встречено видов [Species encountered]	98	44	77	83	95	105
Плотность населения, особей/км <sup>2</sup> [Population density, birds/km <sup>2</sup> ]	627	383	732	538	758	1520
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> L.	–	–	–	0,2	1	2
Чирок-свиистунок <i>Anas crecca</i> L.	–	–	–	0,3	2	1
Связь <i>Anas penelope</i> L.	–	–	–	–	0,03	–
Шилохвость <i>Anas acuta</i> L.	–	–	–	–	0,03	–
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i> L.	–	–	–	0,2	–	–
Гоголь <i>Vicerephala clangula</i> (L.)	0,1	–	–	0,1	–	–
Луток <i>Mergus albellus</i> L.	0,001	–	–	–	–	–
Осоед <i>Pernis apivorus</i> L.	–	–	0,002	–	–	–
Хохлатый осоед <i>Pernis ptilorhynchus</i> Temm.	–	–	0,02	–	–	–
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i> (L.)	0,001	–	–	–	–	–
Беркут <i>Aquila chrysaetus</i> (L.)	0,001	–	–	–	–	–
Большой подорлик <i>Aquila clanga</i> Pall.	0,01	–	–	–	–	–
Полевой лушь <i>Circus cyaneus</i> (L.)	–	–	–	–	0,01	–
Черный коршун <i>Milvus migrans</i> (Bodd.)	0,02	0,02	0,02	0,01	0,02	0,2
Канюк <i>Buteo buteo</i> (L.)	0,01	0,005	0,01	0,001	0,01	–
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i> (L.)	0,02	–	0,02	0,02	–	–
Перепелятник <i>Accipiter nisus</i> (L.)	0,01	–	–	0,04	–	0,1
Малый перепелятник <i>Accipiter virgatus</i> (Hodgs.)	0,01	–	–	–	–	–
Пустельга <i>Cerchneis tinnunculus</i> (L.)	–	–	–	–	0,01	–
Дербник <i>Aessalon columbarius</i> (L.)	–	–	–	0,01	–	–
Кобчик <i>Erythropus vespertinus</i> (L.)	–	–	–	0,01	–	–
Чеглок <i>Hypotriorchis subbuteo</i> (L.)	–	–	–	–	0,01	–
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i> (L.)	–	1	0,1	0,4	–	–
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i> L.	0,01	0,05	0,5	–	–	–
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i> (L.)	0,1	–	8	3	–	0,2
Перепел <i>Coturnix coturnix</i> (L.)	–	–	–	–	0,2	0,1
Журавль серый <i>Grus grus</i> (L.)	–	–	–	–	0,01	–
Коростель <i>Crex crex</i> (L.)	–	–	2	–	0,4	0,05
Погоньш <i>Porzana porzana</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,01
Погоньш-крошка <i>Porzana pusilla</i> (Pall.)	–	–	–	–	–	0,001
Камышица <i>Gallinula chloropus</i> (L.)	–	–	–	–	0,1	0,003
Лысуха <i>Fulica atra</i> L.	–	–	–	–	–	0,001
Малый зюк <i>Charadrius dubius</i> Scop.	–	–	–	–	–	0,04
Чибис <i>Vanellus vanellus</i> (L.)	–	–	–	–	0,1	–
Черныш <i>Tringa ochropus</i> L.	0,3	0,3	0,2	–	0,1	0,2
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i> (L.)	1	–	–	–	8	2
Дупель <i>Gallinago media</i> (Lath.)	–	–	–	–	0,1	–
Бекас <i>Gallinago gallinago</i> (L.)	0,4	–	–	–	0,3	0,1
Лесной дупель <i>Gallinago megala</i> Swinh.	0,3	0,1	1	0,5	0,1	–

Продолжение табл. 1 [Table 3 continuation]

Вид [Species]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые сосняки [Tall pine forests]	Мелколиственные леса [Small-leaved forests]	Смешанные леса [Mixed forests]	Луга с кустарниками [Meadows with bushes]	Населенные пункты [Settlements]
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticolla</i> L.	0,4	0,1	0,4	0,2	–	0,01
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i> L.	–	–	–	–	0,3	0,1
Сизый голубь <i>Columba livia</i> L.	–	–	–	–	2	201
Клинтух <i>Columba oenas</i> L.	0,07	–	4	0,1	0,01	0,01
Большая горлица <i>Streptopelia orientalis</i> (Lath.)	15	6	8	18	6	1
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i> L.	9	3	6	8	16	4
Глухая кукушка <i>Cuculus saturatus</i> Blyth	3	0,5	2	4	7	2
Сплюшка <i>Otus scops</i> (L.)	–	–	–	0,01	–	–
Филин <i>Bubo bubo</i> (L.)	0,001	–	–	–	–	–
Ястребиная сова <i>Surnia ulula</i> (L.)	–	–	–	0,02	–	–
Воробьиный сыч <i>Glaucoedon passerinum</i> (L.)	0,003	–	–	–	–	–
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i> (L.)	0,005	–	–	–	–	–
Бородатая неясыть <i>Strix nebulosa</i> J.R. Forst.	0,01	–	0,2	–	–	–
Длиннохвостая неясыть <i>Strix uralensis</i> Pall.	0,01	–	–	0,1	–	–
Ушастая сова <i>Asio otus</i> (L.)	–	–	–	0,05	–	–
Козодой <i>Caprimulgus europaeus</i> L.	0,01	0,001	–	–	–	–
Зимородок <i>Alcedo atthis</i> (L.)	–	–	–	0,3	0,05	–
Черный стриж <i>Apus apus</i> (L.)	0,01	0,01	–	–	0,02	8
Белопоясничный стриж <i>Apus pacificus</i> (Lath.)	–	–	–	–	–	7
Седой дятел <i>Picus canus</i> Gm.	0,01	–	0,4	–	–	0,01
Желна <i>Dryocopus martius</i> (L.)	0,3	–	0,3	0,3	–	0,05
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i> (L.)	23	49	25	41	2	10
Белоспинный дятел <i>Dendrocopos leucotos</i> (Bechst.)	0,3	–	0,4	–	0,1	0,2
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i> (L.)	1	–	0,3	0,2	0,3	0,2
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i> (L.)	4	–	–	12	–	0,01
Вертишейка <i>Jynx torquilla</i> L.	3	–	8	1	3	2
Полевой жаворонок <i>Alauda arvensis</i> L.	–	–	–	–	0,02	–
Береговая ласточка <i>Riparia riparia</i> (L.)	–	0,02	12	–	–	7
Деревенская ласточка <i>Hirundo rustica</i> L.	–	–	–	–	2	7
Городская ласточка <i>Delichon urbica</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,3
Иволга <i>Oriolus oriolus</i> (L.)	7	4	20	1	12	9
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i> (L.)	0,1	–	–	0,1	–	–
Сойка <i>Garrulus grandarius</i> (L.)	1	–	2	2	0,3	0,05
Сорока <i>Pica pica</i> (L.)	8	12	4	0,3	12	34
Ворон <i>Corvus corax</i> L.	0,03	0,001	0,4	0,02	0,01	0,02
Черная ворона <i>Corvus corone</i> L.	–	–	–	–	–	0,02
Серая ворона <i>Corvus cornix</i> L.	5	7	0,5	3	0,3	22

Продолжение табл. 1 [Table 3 continuation]

Вид [Species]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые сосняки [Tall pine forests]	Мелколиственные леса [Small-leaved forests]	Смешанные леса [Mixed forests]	Луга с кустарниками [Meadows with bushes]	Населенные пункты [Settlements]
Грач <i>Corvus frugilegus</i> L.	–	–	–	–	–	0,02
Галка <i>Corvus monedula</i> L.	0,01	–	1	0,5	4	0,1
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i> (L.)	19	1	6	12	8	1
Рёме́з <i>Remiz pendulinus</i> (L.)	–	–	0,05	–	–	–
Князе́к <i>Parus cyaneus</i> Pall.	–	–	–	–	0,1	0,001
Большая синица <i>Parus major</i> L.	10	5	18	6	23	37
Московка <i>Parus ater</i> L.	51	61	68	65	9	7
Пухляк <i>Parus montanus</i> Bald.	82	96	84	76	16	22
Пищу́ха <i>Certhia familiaris</i> L.	1	–	0,5	1	–	0,05
Поползень <i>Sitta europaea</i> L.	20	15	8	24	3	8
Длиннохвостая синица <i>Aegithalos caudatus</i> (L.)	6	–	35	12	1	0,3
Серая мухоловка <i>Muscicapa striata</i> (Pall.)	7	–	–	4	10	7
Сибирская мухоловка <i>Muscicapa sibirica</i> Gm.	0,01	–	–	1	–	–
Ширококлювая мухоловка <i>Muscicapa latirostris</i> Raffl.	0,1	–	–	–	–	–
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pall.)	11	6	24	12	4	8
Малая мухоловка <i>Ficedula parva</i> Beschst.	0,1	–	–	–	–	–
Таежная мухоловка <i>Ficedula mugimaki</i> Temm.	0,003	–	–	–	–	–
Луговой чекан <i>Saxicola rubetra</i> (L.)	–	–	–	–	0,02	–
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i> (L.)	–	–	0,2	–	43	4
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i> (L.)	–	–	–	–	0,2	–
Садовая горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (L.)	11	6	8	2	3	14
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i> (L.)	0,2	–	–	–	–	–
Варакушка <i>Luscinia svecica</i> (L.)	–	–	–	–	4	1
Соловей-красношейка <i>Calliope calliope</i> (Pall.)	5	1	12	0,2	3	3
Обыкновенный соловей <i>Luscinia luscinia</i> (L.)	0,4	–	–	0,1	0,5	4
Синий соловей <i>Larvivora cyane</i> (Pall.)	3	–	4	3	0,2	0,5
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i> (Pall.)	0,5	–	–	0,1	–	–
Соловей-свистун <i>Pseudaedon sibilans</i> (Swinh)	0,01	–	0,2	–	–	–
Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i> (Jarocki)	1	–	–	4	0,4	–
Пестрый дрозд <i>Oriocincla dauma</i> (Pall.)	0,1	–	–	0,1	–	–
Деряба <i>Turdus viscivorus</i> L.	–	4	0,3	–	–	–
Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i> (C.L. Brehm)	16	4	24	17	4	5



Продолжение табл. 1 [Table 3 continuation]

Вид [Species]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые сосняки [Tall pine forests]	Мелколиственные леса [Small-leaved forests]	Смешанные леса [Mixed forests]	Луга с кустарниками [Meadows with bushes]	Населенные пункты [Settlements]
Белобровик <i>Turdus uliacus</i> L.	3	–	8	5	4	3
Рябинник <i>Turdus pilaris</i> L.	113	40	25	18	287	168
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i> (L.)	5	6	34	1	13	9
Пеночка-теньковка <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieill.)	40	9	16	25	10	19
Пеночка-трещотка <i>Phylloscopus sibilatrix</i> (Beshst.)	–	–	–	–	–	0,001
Пеночка-таловка <i>Phylloscopus borealis</i> (Blas.)	–	–	–	0,5	–	0,03
Зеленая пеночка <i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sund.)	3	3	15	6	–	4
Пеночка-зарничка <i>Phylloscopus inornatus</i> (Blyth.)	–	–	2	6	–	0,3
Корольковая пеночка <i>Phylloscopus proregulus</i> (Pall.)	1	–	–	2	0,02	0,02
Толстоклювая пеночка <i>Phylloscopus schwarzi</i> (Padde)	–	–	0,2	1	4	0,2
Бурая пеночка <i>Phylloscopus fuscatus</i> (Blyth.)	–	–	0,2	–	2	0,1
Зеленая пересмешка <i>Hippolais icterina</i> (Vieill.)	–	–	–	0,1	–	0,01
Бормотушка <i>Hippolais caligata</i> (Licht.)	–	–	0,1	–	9	0,01
Садовая камышевка <i>Acrocephalus dumetorum</i> (Blyth.)	17	–	32	18	81	35
Камышевка-барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,001
Толстоклювая камышевка <i>Phragmaticola aedon</i> (Pall.)	0,01	–	–	–	–	–
Таёжный сверчок <i>Locustella fasciolata</i> (Gray)	0,2	–	–	8	4	0,01
Певчий сверчок <i>Locustella certiola</i> (Pall.)	–	–	1	–	3	2
Обыкновенный сверчок <i>Locustella naevia</i> (Bodd.)	–	–	0,1	–	1	0,3
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i> (Temm.)	4	–	40	–	0,5	2
Садовая славка <i>Sylvia borin</i> (Bodd.)	3	1	24	–	10	6
Черноголовая славка <i>Sylvia atricapilla</i> (L.)	–	–	–	–	0,05	–
Серая славка <i>Sylvia communis</i> Lath.	–	1	13	7	20	5
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i> (L.)	13	2	8	6	3	6
Желтоголовый королек <i>Regulus regulus</i> (L.)	1	–	–	–	–	–
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i> L.	0,5	4	6	3	16	36

Окончание табл. 1 [Table 1 end]

Вид [Species]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые сосняки [Tall pine forests]	Мелколиственные леса [Small-leaved forests]	Смешанные леса [Mixed forests]	Луга с кустарниками [Meadows with bushes]	Населенные пункты [Settlements]
Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i> Pall.	–	–	–	–	0,1	–
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i> Tunst.	0,2	0,05	0,2	0,2	5	4
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i> L.	–	–	–	–	0,2	0,01
Маскированная трясогузка <i>Motacilla personata</i> Gold.	–	–	–	–	–	0,1
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i> (L.)	8	–	14	11	15	8
Пятнистый (зеленый) конек <i>Anthus hodgsoni</i> Rich.	15	12	8	15	4	2
Обыкновенный свистель <i>Bombycilla garrulus</i> (L.)	1	0,05	0,4	0,2	–	0,4
Серый (большой) сорокопут <i>Lanius excubitor</i> L.	–	–	0,01	–	–	–
Сорокопут-жулан <i>Lanius collurio</i> L.	0,2	–	–	–	–	–
Сибирский жулан <i>Lanius cristatus</i> L.	0,2	–	0,2	–	0,1	–
Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris</i> L.	–	0,001	20	1	–	18
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i> L.	2	2	12	1	9	4
Белошапочная овсянка <i>Emberiza leucocephalos</i> Gm.	–	–	–	0,1	3	0,1
Овсянка-ремез <i>Emberiza rustica</i> Pall.	0,1	–	3	0,4	–	–
Седоголовая овсянка <i>Emberiza spodocephala</i> Pall.	0,003	–	–	–	–	–
Дубровник <i>Emberiza aureola</i> Pall.	–	–	–	–	0,01	0,001
Домовый воробей <i>Passer domesticus</i> (L.)	–	–	–	–	–	493
Полевой воробей <i>Passer montanus</i> (L.)	–	–	–	0,5	12	211
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> L.	24	20	28	24	9	12
Юрок <i>Fringilla montifrigilla</i> L.	13	0,1	8	8	0,3	6
Чечетка <i>Acanthis flammea</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,001
Коноплянка <i>Cannabina cannabina</i> (L.)	–	–	–	–	0,1	0,1
Чиж <i>Spinus spinus</i> (L.)	0,1	–	–	–	–	–
Щегол <i>Carduelis carduelis</i> (L.)	0,3	–	–	0,1	10	5
Белокрылый клест <i>Loxia leucoptera</i> Gm.	0,2	–	–	–	0,1	0,01
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i> L.	15	–	12	32	–	2
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i> (Pall.)	11	–	–	–	10	12
Урагус <i>Uragus sibiricus</i> (Pall.)	–	–	–	–	0,2	0,1
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (L.)	5	1	2	1	0,4	2
Серый снегирь <i>Pyrrhula cineracea</i> Cab.	0,1	–	–	–	–	–
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (L.)	1	–	0,2	0,1	0,2	1

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Характеристика летнего населения птиц долин притоков р. Томи**  
**[Characteristics of summer bird communities of the Tom river tributaries]**

Показатель [Parameter]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые сосняки [Tall pine forests]	Мелколиственные леса [Small-leaved forests]	Смешанные леса [Mixed forests]	Луга с кустарниками [Meadows with bushes]	Населенные пункты [Settlements]
Количество фоновых видов [Number of common species]	47	29	47	45	50	55
Встречено видов [Species encountered]	98	44	77	83	95	105
Плотность населения, особей/км <sup>2</sup> [Population density, birds/km <sup>2</sup> ]	627	383	732	537	758	1520
Кронники [Canopy nesters]	40 (43)*	16 (26)	28 (30)	34 (30)	22 (47)	27 (17)
Дуплогнёздники [Cavity nesters]	25 (35)	9 (62)	17 (37)	17 (45)	14 (9)	20 (9)
Кустарниковые виды [Bush species]	12 (8)	5 (3)	9 (11)	7 (8)	15 (18)	16 (6)
Наземные виды [Terrestrial species]	15 (12)	10 (8)	19 (20)	18 (14)	30 (19)	25 (6)
Наземно-водные виды [Terrestrial-water species]	3 (0,3)	–	–	3 (0,1)	8 (1)	10 (0,4)
Норники [Burrow nesters]	–	1 (0,1)	1 (1)	1 (0,1)	1 (0,01)	1 (0,4)
Гнездовые паразиты [Brood-parasites]	2 (2)	2 (0,9)	2 (1)	2 (2)	2 (3)	2 (0,4)
Синантропные виды, гнездящиеся в постройках человека [Synanthropic species nesting in human-created habitats]	–	–	–	1 (0,1)	3 (3)	5 (60)

*Примечание.* Число встреченных видов, в скобках: от общей плотности населения в процентах.

[Note. The number of encountered species, in brackets: of the total population density in percentage].

В смешанных лесах лидируют пухляк, московка, большой пестрый дятел, клёст-еловик и теньковка (14, 12, 8, 6 и 5% населения). Кронники и дуплогнёздники составляют 75% населения, на наземные и кустарниковые виды приходится 22%. Кронников и дуплогнездников в сумме 51 вид (61% состава), кустарниковых и наземных – 25 видов (30%). В подтаёжных березово-сосновых лесах долины р. Тобола (Тюменская область) плотность населения птиц в 1,6 раза больше, но видовое богатство (65 видов) меньше, чем в аналогичных местообитаниях района работ [1].

На лугах с кустарниками нередко древовидной формы лидируют рябинник, садовая камышевка, черноголовый чекан, большая синица и серая славка (38, 11, 6 и по 3%). На долю кронников и дуплогнездников приходится 56 % населения, а на наземных и кустарниковых видов – 37%. Кронников и дуплогнездников отмечено 36 видов (38% состава), кустарниковых и наземных – 45 видов (47%). В период наблюдений в это местообитание происходила значительная прикочёвка птиц из окружающих лесных местообитаний, поэтому на лугах было много кронников и дуплогнездников, в первую очередь рябинника. В лугах-выпасах с ивняками в долине р. Тобола в первой половине лета плотность населения птиц в 1,3 раза больше, но видовое богатство (62 вида) меньше, чем в районе исследований [1].

В населенных пунктах лидируют домовый и полевой воробьи, сизый голубь, рябинник и большая синица (32, 14, 13, 11 и 2%). В населении птиц резко преобладают виды, использующие для устройства гнезд постройки человека (60%). Кронников и дуплогнездников – 26% населения, на наземные и кустарниковые виды приходится 12%. На кронников и дуплогнездников приходится 47 видов (44% состава), на кустарниковых и наземных птиц – 41 вид (39%). Доля видов, гнездящихся на строениях, несмотря на явное доминирование в населении, составляет всего 5% (5 видов). Большое видовое разнообразие птиц селитебного ландшафта обеспечено за счет орнитокомплексов хорошо и разнообразно озелененных периферийных участков Томска (84 вида), а также общественных садов (73 вида), находящихся в пригороде. В долине р. Ушайки в наиболее застроенных участках Томска встречен всего 51 вид. Относительно невелико видовое богатство птиц в поселках сельского типа в долине р. Ушайки (46 и 47 видов).

По данным наблюдений предыдущих лет в долинах притоков Томи южной части Томской области и на сопряженных с ними территориях выявлено пребывание ещё **107** видов птиц 15 отрядов. Из них **38** видов относятся к **гнездящимся**: черношейная поганка *Podiceps nigricollis* C.L. Brehm, красношейная поганка *Podiceps auritus* (L.), серошёркая поганка *Podiceps grisegena* (Bodd), чомга *Podiceps cristatus* (L.), серая цапля *Ardea cinerea* L., выпь *Botaurus stellaris* L., аист черный *Ciconia nigra* L., лебедь-кликун *Cygnus cygnus* (L.), серый гусь *Anser anser* (L.), серая утка *Anas strepera* (L.), широконоска *Anas clypeata* L., нырок красноголовый *Aythya ferina* L., чернеть хохлатая *Aythya fuligula* L., большой крохаль *Mergus merganser* L., лунь болотный *Circus aeruginosus* (L.), сапсан *Falco peregrinus* Tunst., травник *Tringa aturata* (L.), поручейник *Tringa stagnatilis* (Bechst.), мородунка *Xenus cinereus* (Güld.), турухтан *Philomachus pugnax* (L.), азиатский бекас *Gallinago stenura* (Br.), большой веретенник *Limosa limosa* (L.), сизая чайка *Larus canus* L., озерная чайка *Larus ridibundus* (L.), светлокрылая крачка *Chlidonias leucoptera* (Temm.), черная крачка *Chlidonias nigra* (L.), малая крачка *Sterna albifrons* Pall., вяхирь *Columba palumbus* L., болотная сова *Asio flammeus* (Pontopp.), удод *Upupa epops* L., (предположительно) бледная ласточка

*Riparia diluta* (Sharpe et Wyatt) [8], оливковый дрозд *Turdus obscurus* Gm., индийская камышевка *Acrocephalus agricola* (Jerd.), славка ястребиная *Sylvia nisoria* (Bechst.), степной конёк *Anthus richardi* (Vieill.), овсянка-крошка *Emberiza pusilla* Pall., камышовая овсянка *Emberiza schoeniclus* (L.), зеленушка *Chloris chloris* (L.). Две взрослые особи удода встречены на небольшом участке долины р. Тугояковки в середине июня 2010 г. с интервалом 7 дней, что указывает на возможное гнездование вида.

На пролете встречено 39 видов: гуменник *Anser fabalis* (Latham, 1787), морская чернеть *Aythya marila* (L.), турпан черный *Melanitta fusca* (L.), средний крохаль *Mergus serrator* L., зимняк *Buteo lagopus* (Pontopp.), скопа *Pandion haliaetus* (L.), кречет *Falco girfalco* L., стерх *Grus leucogeranus* Pall., тулес *Squatarola squatarola* (L.), плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius* (L.), круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus* (L.), бурокрылая ржанка *Pluvialis dominica* (P.L.S. Müll.), золотистая ржанка *Pluvialis apricaria* (L.), галстучник *Charadrius hiaticula* L., хрустан *Charadrius morinellus* L., кулик-сорока *Haematopus ostralegus* L., фифи *Tringa glareola* L., большой улит *Tringa nebularia* (Gunn.), щёголь *Tringa erythropus* (Pall.), кулик-воробей *Calidris minutus* (Leisl.), длиннопалый песочник *Calidris subminuta* (Midd.), белохвостый песочник *Calidris temminskii* (Leisl.), краснозобик *Calidris ferruginea* (Pontopp.), чернозобик *Calidris alpina* (L.), песчанка *Calidris alba* (Pall.), гаршнеп *Limnocryptes minima* (Brünn.), большой кроншнеп *Numenius arquata* (L.), средний кроншнеп *Numenius phaeopus* (L.), малый веретенник *Limosa lapponica* (L.), халей *Larus heuglini* Pall., малая чайка *Larus minutus* Pall., рогатый жаворонок *Eremophila alpestris* (L.), завирушка черногорлая *Prunella atrogularis* (Brandt), сибирская завирушка *Prunella montanella* (Pall.), луговой конек *Anthus pratensis* (L.), краснозобый конек *Anthus cervinus* (Pall.), полярная овсянка *Emberiza pallasi* (Cab.), лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* (L.), тундряная чечетка *Acanthis hornemanni* (Holb.).

К залетным относятся 24 вида: большая белая цапля *Egretta alba* (L.), желтая цапля *Ardeola ralloides* (Scopp.), луговой лунь *Circus pygargus* (L.), степной лунь *Circus macrourus* (Gm.), змеяед *Circaetus ferax* (Gm.), погоньшкрошка *Porzana pusilla* (Pall.), шилоклювка *Recurvirostra avosetta* L., горлица *Streptopelia turtur* (L.), колючехвост *Apus caudacutus* (Lath.), золотистая щурка *Merops apiaster* L., даурская галка *Corvus dauuricus* Pall., малый жаворонок *Alauda gulgula* Frankl., лазоревка *Parus caeruleus* L., чернопегая каменка *Oenanthe hispanica* (L.), пустынная каменка *Oenanthe deserti* (Temm.), черный дрозд *Trudus merula* L., оляпка *Cinclus cinclus* (L.), болотная камышевка *Acrocephalus palustris* (Bechst.), речной сверчок *Locustella fluviatilis* (Wolf), гольцовый конек *Anthus rubescens* (Tunstall), горный конек *Anthus spinoletta* (L.), розовый скворец *Pastor roseus* (L.), садовая овсянка *Emberiza hortulana* L., чечевича сибирская *Carpodacus roseus* (Pall.).

К кочующим относится 1 вид: сероголовая гаичка *Poecile cinctus* Bodd., к зимующим – 5 видов: полярная сова *Nyctea scandiaca* (L.), белая куро-

патка *Lagopus lagopus* (L.), пуночка *Plectrophenax nivalis* (L.), седоголовый щегол *Carduelis caniceps* Vigors и щур *Pinicola enucleator* (L.).

Таким образом, на обследованной территории за весь период наблюдений установлено пребывание 272 видов птиц, что составляет 80% от списочного состава птиц Томской области. Около 80% птиц здесь гнездятся, остальные используют территорию при миграциях и зимовках.

В районе исследований отмечено пребывание 31 из 41 вида птиц, внесенных в Красную книгу Томской области [9]. К **гнездящимся** относится 22 вида: чомга, серая цапля, лебедь-кликун, серый гусь, осоед, хохлатый осоед, беркут, большой подорлик, малый перепелятник, сапсан, журавль серый, большой веретенник (предположительно), малая крачка, филин, бородачатая неясыть, зимородок, удод (предположительно), ремез, толстоклювая камышевка, таёжный сверчок, серый (большой) сорокопут, европейский жулан, к **пролетным и залетным** – 8 видов: скопа, дербник, кречет, стерх, кулик-сорока, большой кроншнеп, средний кроншнеп, колючехвост, к **зимующим** – 1 вид: полярная сова. За истекший период с момента опубликования последних орнитофаунистических сводок [3, 4] в районе работ зафиксировано 13 новых видов птиц: змеяд, плосконосый плавунчик, золотистая щурка, бледная ласточка, лазоревка, оливковый дрозд, черный дрозд, гольцовый конек, горный конек, болотная камышевка, речной сверчок, тундряная чечетка и даурская галка. Что касается болотной камышевки, следует отметить, что в июле 2009–2013 гг. на биостанции Томского государственного университета, находящейся в 50 км западнее Томска на берегу р. Оби, в сети отловлено 25 птиц этого вида, среди которых 15 особей имели ювенильное оперение. Эти данные говорят о возможном гнездовании болотной камышевки в районе исследования. На редкие случаи её гнездования на юге Западной Сибири указывает В.К. Рябицев [10]. В Новосибирской области этот вид отнесен к редким залетным [11]. Также на биостанции ТГУ в начале июля 2009 г. отловлен один черный дрозд в ювенильном оперении, что позволяет предположить возможность гнездования вида в районе исследований.

В отношении ряда видов прослежена многолетняя устойчивая тенденция изменения численности. К видам, снизившим численность, относятся скворец, дубровник, желтая трясогузка, степной конек и коноплянка. Увеличилась численность коршуна, садовой камышевки, зеленушки (особенно во время весенних перелётов) и зяблика. По сравнению с 90-ми гг. XX в. в Томске значительно (в 9 раз) возросла численность серой вороны в зимний период, одновременно существенно (в 10 раз) снизилась зимняя численность черной вороны [12].

### Заключение

В долинах притоков р. Томи и на сопредельных территориях в южной части Томской области за длительный период наблюдений выявлено пре-

бывание 272 видов птиц, из которых около 80% птиц гнездятся, а остальные используют территорию при миграциях и зимовках. Плотность населения птиц наиболее высока в населенных пунктах. Среди естественных местообитаний лидирующее положение по данному показателю занимают орнитокомплексы лугов с кустарниками и мелколиственных лесов. Видовое богатство птиц в группе естественных местообитаний максимально в темнохвойных лесах. Несколько меньше видов отмечено в лугах с кустарниками. В сельтебном ландшафте максимальное видовое богатство отмечено в периферийной зоне города. Наименьшие значения плотности населения и видового богатства характерны для орнитокомплексов сосновых лесов.

В районе исследований отмечено пребывание 31 из 41 вида птиц, внесенных в Красную книгу Томской области. Из них гнездится 22 вида, пролетных и залетных – 8 видов, зимующих – 1 вид.

За истекший 40-летний период с момента выхода последних орнитофаунистических сводок в районе исследований зафиксировано 13 новых видов птиц: змеяяд, плосконосый плавунчик, золотистая щурка, бледная ласточка, лазоревка, оливковый дрозд, черный дрозд, гольцовый конек, горный конек, болотная камышевка, речной сверчок, тундряная чечетка и даурская галка.

К видам, снизившим численность, относятся скворец, дубровник, желтая трясогузка, степной конек и коноплянка. Увеличилась численность коршуна, садовой камышевки, зеленушки и зяблика. По сравнению с 90-ми гг. XX в. в Томске значительно возросла численность серой вороны в зимний период и одновременно существенно снизилось зимнее обилие черной вороны.

### Литература

1. Юдкин В.А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 2002. 488 с.
2. Семенова Н.М. К вопросу об оптимизации использования земель в 30-километровой зоне СХК // Экологическая оценка территории ЗАТО Северск и 30-километровой зоны СХК. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2000. Ч. 1. С. 43–49.
3. Миловидов С.П., Миловидов Ю.П. Птицы нижнего течения реки Томи и возможные пути их охраны // Проблемы охраны природы Сибири. Томск, 1978. С. 125–142.
4. Торопов К.В., Бочкарёва Е.Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2014. 240 с.
5. Русанов В.И. Региональные изменения биотермических условий окружающей среды (на примере г. Томска) // Региональный мониторинг атмосферы / под общ. ред. М.В. Кабанова. Томск : МГП «РАСКО», 2000. Ч. 4. С. 57–82.
6. Равкин Ю.С. К методике учёта птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
7. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
8. Кобицын И.Г., Тютеньков О.Ю., Щербакова М.М., Кохонов Е.В., Терентьева С.П., Ачимова С.С. О распространении береговой и бледной ласточек на территории Томского Приобья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Региональный авифаунистический журнал. Вып. 19. С. 70–72.

9. Красная книга Томской области. 2-е изд., перераб. и доп. Томск : Печатная мануфактура, 2013. 504 с.
10. Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель : в 2 т. / гл. ред. А.М. Адам. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный ученый, 2014. Т. 2. 452 с.
11. Жуков В.С., Кэрри Дж.Дж., Лидер П.Дж., Кеннерли П.Р., Балацкий Н.Н. Бледная ласточка и болотная камышевка в Новосибирской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 2009. Вып. 14. С. 53–55.
12. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г. Динамика населения птиц г. Томска // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 300 (2). С. 182–185.

Поступила 05.09.2015 г.; повторно 12.10.2015 г.; принята 15.10.2015 г.

#### Авторский коллектив:

**Миловидов Сергей Петрович** – с.н.с. лаборатории зоологии наземных позвоночных научно-исследовательского института биологии и биофизики Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [Kuranov@seversk.tomsknet.ru](mailto:Kuranov@seversk.tomsknet.ru)

**Нехорошев Олег Генрихович** – н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия, н.с. лаборатории охраны природы научно-исследовательского института биологии и биофизики Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [oleg@green.tsu.ru](mailto:oleg@green.tsu.ru)

**Куранов Борис Дмитриевич** – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [Kuranov@seversk.tomsknet.ru](mailto:Kuranov@seversk.tomsknet.ru)

Milovidov SP, Nechoroshev 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. doi: 10.17223/19988591/32/5. In Russian, English summary

### Sergey P. Milovidov, Oleg G. Nechoroshev, Boris D. Kuranov

*Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

#### Birds of the valleys of the Tom River tributaries (Tomsk oblast)

Our study site is situated in the southern part of Tomsk oblast, in the sub-taiga zone, between the Kuznetsk forest-steppe, mountain forests of the Kuznetsk Alatau spurs and the southern taiga of West Siberia. The sub-taiga zone is a point of interest of zoogeographers as it is a transitional area from the taiga animal population to the forest-steppe one. The aim of our research was to reveal the modern species composition and the quantity (abundance, number) of birds in the valleys of the Tom River tributaries, as well as the dynamics of these parameters during the last 40 years.

We have studied avifauna and bird populations of the valleys of the Tom River tributaries since 1958. We examined seven rivers with the mouth not farther than 35 km from Tomsk. For four river valleys, we studied summer population of birds during the periods from 20 May to 25 July of 2008 and 2010. Our transects covered 6 types of habitats: dark coniferous forests, pine forests, mixed forests, small-leaved forests, meadows with bushes and settlements. Totally, 106 transects with the general length of 800 km were recorded. In other valleys of the Tom River tributaries, we analyzed bird species composition and their presence.

272 bird species were revealed in the region under investigation, 80% of them nest there and the rest use the territory for migrations and wintering. The highest population



density is in settlements. Complexes of small-leaved forests and meadows with bushes prevail in this ecosystem among natural habitats. Species diversity is higher in dark-coniferous forests. In settlement landscape, the major species diversity is noticed at the periphery of the city. Minimal density of bird populations and species diversity are typical of pine forests. On the study site, our investigation revealed the stay of 31 out of 41 bird species listed in the Red Book of Tomsk oblast. 22 species of them are nesting, 8 are migrating or occasionally flying across and one is wintering. Since the publication of the last ornithofaunistic report (1978), 13 new bird species have been found in the region under investigation: *Circaetus ferax*, *Phalaropus fulicarius*, *Merops apiaster*, *Riparia diluta*, *Parus caeruleus*, *Turdus obscurus*, *Trudus merula*, *Anthus rubescens*, *Anthus spinoletta*, *Acrocephalus palustris*, *Locustella fluviatilis*, *Acanthis hornemanni* and *Corvus dauuricus*. *Sturnus vulgaris*, *Emberiza aureola*, *Motacilla flava*, *Anthus richardi*, *Cannabina cannabina*. *Milvus migrans*, *Acrocephalus dumetorum*, *Chloris chloris* and *Fringilla coelebs* show a decrease in populations. The quantity of *Corvus cornix* in Tomsk in winter season significantly increased compared to the end of the XX century, meanwhile we saw a definitely decreasing winter abundance of *Corvus corone*.

**Acknowledgments:** This work was carried out within the project of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation No 2142.

*The article contains 2 Tables, 12 References.*

**Key words:** ornithocomplex; sub-taiga subarea; Tomsk oblast; Tom river tributaries.

### References

1. Yudkin VA. Ptitsy podtayezhnykh lesov Zapadnoy Sibiri [Birds of sub-taiga forests of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2002. 488 p. In Russian
2. Semenova NM. K voprosu ob optimizatsii ispol'zovaniya zemel' v 30-km zone SKHK [On optimizing the use of lands in the 30-km zone of the SCC]. In: *Ekologicheskaya otsenka territorii ZATO Seversk 30-km zony SKHK* [Ecological assessment of Seversk and the 30-km zone of the SCC]. Pt. 1. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2000. pp. 43-49. In Russian
3. Milovidov SP, Milovidov YuP. Ptitsy nizhnego techeniya reki Tomi i vozmozhnyye puti ikh okhrany [Birds of the lower reaches of the Tom river and possible ways of their protection]. In: *Problemy okhrany prirody Sibiri* [Problems of Siberian nature protection]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1978. pp. 125-142. In Russian
4. Toropov KV, Bochkarova YeN. Ptitsy podtayozhnykh lesov Zapadnoy Sibiri: 30-40 let spustya [Birds of sub-taiga forests of Western Siberia: 30-40 years later]. Novosibirsk: Science Centre Publ.; 2014. 240 pp.
5. Rusanov VI. Regional'nyye izmeneniya biotermicheskikh usloviy okruzhayushchey sredy (na primere g. Tomsk) [Regional changes of biothermic environmental conditions (the example of Tomsk city)]. In: *Regional'nyy monitoring atmosfery*. Chast' 4: Kollektivnaya monografiya [Regional atmosphere monitoring. Pt. 4: Collective monograph]. Kabanov MV, editor. Tomsk: RASKO Publ.; 2000. pp. 57-82. In Russian
6. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [On methods of describing forest landscape birds]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsfalita na Altae* [Nature of encephalitis outbreaks in the Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 175-191. In Russian
7. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
8. Korobitsyn IG, Tyutenkov OJ, Shcherbakova MM, Kokhonov EV, Terentiev SP, Achimova SS. O rasprostraneniі beregovoy i blednoy lastochek na territorii Tomskogo Priob'ya [On distribution of *Riparia riparia* and *Riparia diluta* in the Tomsk Ob]. *Materialy*

- k rasprostraneniyu Ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia.* 2014;19:70-72. In Russian
9. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [The Red Book of Tomsk oblast]. Tomsk: Pechatnaya manufactura Publ.; 2013. 504 p. In Russian.
  10. Ryabitsev VK. Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel' v 2 t. [Birds of Siberia: handbook in 2 volumes]. 2<sup>nd</sup> edition. Vol. 2. Adam AM, editor. Moscow-Ekaterinburg: Kabinetnyy uchenyy Publ.; 2014. 452 p. In Russian
  11. Zhukov VS, Carrie JJ, Leader PJ, Kennerly PR, Balatsky NN. Blednaya lastochka i bolotnaya kamyshovka v Novosibirskoy oblasti [*Riparia diluta* and *Acrocephalus palustris* in Novosibirsk oblast]. *Materialy k rasprostraneniyu Ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia.* 2009;14: 53-55. In Russian
  12. Milovidov SP, Nekhoroshev OG. Dinamika naseleniya ptits g. Tomsk [The dynamics of ornitocomplexes in Tomsk]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal.* 2007;300(2):182-185. In Russian

Received 05 September, 2015;

Revised 12 October, 2015;

Accepted 15 October, 2015

**Author info:**

**Milovidov Sergey P**, Senior Researcher, Laboratory of Vertebrates, Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [Kuranov@seversk.tomsknet.ru](mailto:Kuranov@seversk.tomsknet.ru)

**Nechoroshev Oleg G**, Researcher, Laboratory of Environment, Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [oleg@green.tsu.ru](mailto:oleg@green.tsu.ru)

**Kuranov Boris D**, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [Kuranov@seversk.tomsknet.ru](mailto:Kuranov@seversk.tomsknet.ru)

УДК 597.0/5-11

doi: 10.17223/19988591/32/6

**П.А. Попов**

*Институт водных и экологических проблем СО РАН  
(Новосибирский филиал), г. Новосибирск, Россия*

## **Пресноводные рыбы арктического побережья Сибири**

*Актуальность изучения пресноводных рыб арктического побережья Сибири (АПС) диктуется необходимостью выявления закономерностей их адаптации к условиям обитания в водоемах высоких широт Земли и мониторинга состояния промысловых запасов наиболее ценных видов рыб этого региона. В реках и озерах тундры и лесотундры в пределах АПС в настоящее время обитают 39 видов рыб, что составляет 62% видового состава пресноводной ихтиофауны Сибири без учета 33 видов – эндемиков Байкала. Исходя из числа видов (15) и их численности, облик ихтиофауны АПС складывается из рыб арктического пресноводного фаунистического комплекса. Рыбы этого комплекса, преимущественно семейства лососевых и семейства сиговых, являются наиболее приспособленными к условиям существования в высоких широтах и составляют основу рыбного промысла в большинстве водоемов АПС. Численность таких ценных видов рыб, как сибирский осетр, стерлядь, таймень, ленок, арктический омюль и муксун, в этих водоемах существенно сократилась в результате многолетнего интенсивного вылова, в связи с чем необходимы рациональное использование их запасов и охрана.*

**Ключевые слова:** *арктическое побережье Сибири; ихтиофауна; численность промысловых рыб.*

### **Введение**

В моря Северного Ледовитого океана (СЛО) в пределах территории Сибири впадает множество малых и больших рек. Самыми крупными из них по протяженности и объему водного стока являются реки Обь, Енисей и Лена, которые формируют водосборные бассейны Западной, Средней и Восточной Сибири. По современным воззрениям [1–6], территория арктического побережья Сибири (АПС) является южным сектором Арктики и в соответствии с принятым ландшафтно-географическим делением суши включает в себя зоны лесотундры и тундры вдоль побережья СЛО. С позиций гидрографии в состав АПС входят в бас. р. Оби Обская и Тазовская губы, объединяемые в Обь-Тазовскую устьевую гидрографическую область, реки и озера п-ва Ямал и п-ва Гыданский, в бас. Енисея – русло Ниж. Енисея и его притоки, далее на восток – р. Пясины, реки и озера п-ва Таймыр, реки Хатанга (кроме верховьев р. Котуй), Анабар, Оленек, Лена (низовья), Яна, Индигирка (низовья) и Колыма [6, 7].

Условия обитания гидробионтов, включая рыб, в водоемах АПС определяются, прежде всего, меньшим, чем в более южных широтах, поступлением солнечной энергии. Напомним, что если в экваториальном поясе Земли годовой радиационный баланс суши составляет максимальные для земного шара значения –  $3,0\text{--}3,5 \cdot 10^3$  Дж/см<sup>2</sup>, то в пределах умеренного пояса эта величина не превышает  $1,6 \cdot 10^3$  Дж/см<sup>2</sup>, а на южной границе субарктического пояса в январе – марте и октябре – декабре радиационный баланс отрицательный, а в остальные месяцы составляет в сумме около  $1,3 \cdot 10^3$  Дж/см<sup>2</sup> [8]. Из других характеристик среды обитания рыб в водоемах АПС, прямо или опосредованно зависящих от количества поступающей в эти широты солнечной энергии, следует назвать короткий период открытой воды и ее низкие температуры в безледоставный период. Оба фактора ограничивают в водоемах АПС как биоразнообразие гидробионтов автотрофного и гетеротрофного уровней, так и продуктивность гидробиоценозов в целом. Зависимость продуктивности озерных гидробиоценозов в Северном полушарии от комплекса широтных факторов показана в работе С.П. Китаева [9]. Заметным, хотя и малоизученным до настоящего времени лимитирующим фактором расширения ареала и увеличения численности осенне- и зимне-нерестящихся видов рыб АПС является гибель большого процента икринок на стадии инкубации в зимний период [10]. Наконец, существенное отрицательное влияние на рыб АПС, особенно в бас. Оби, оказывают зимние заморные явления [11].

Следует отметить, что помимо комплекса зональных факторов, определяющих особенности природных процессов и явлений в Арктике [6, 12], условия жизни гидробионтов, включая рыб, в водоемах АПС формируются под воздействием азональных факторов, в том числе теплового стока сибирских рек, впадающих в СЛО, и системы пойменных водоемов этих рек [9, 13–15]. Оба фактора способствуют в целом улучшению условий обитания рыб и повышению ихтиопродуктивности речных и озерных экосистем АПС.

Сведения о видовом составе и экологии рыб АПС имеются в сравнительно большом числе публикаций, в том числе в монографиях [11, 16–22]. Характеристика состава ихтиоценозов субарктической зоны Западной Сибири и устьевых участков Оби, Енисея и Лены дана автором в работах [23–25]. Однако общая картина состава ихтиофауны и характера распространения рыб в водоемах АПС отсутствует. В то же время актуальность создания такой картины очевидна как с теоретических позиций, так и в связи с отрицательным воздействием на водные экосистемы этой части Арктики антропогенного фактора [5, 8, 13].

Цель настоящей работы – анализ информации по видовому составу и относительной численности (наиболее ценных в промысловом отношении видов) рыб в пределах АПС.

### Состав ихтиофауны и состояние численности промысловых рыб АПС

По данным Ю.С. Решетникова [4], пресноводная ихтиофауна Арктики представлена 116 видами рыб, из которых 41 вид составляют рыбы трех семейств: лососевые, сиговые и хариусовые. В водоемах (реках, озерах и водохранилищах) Сибири обитает, без учета изредка и в небольшом числе заходящих на нагул в устья рек, впадающих в СЛО, кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792 и горбуши *O. gorbuscha* Walbaum, 1792, в общей сложности 96 видов пресноводных костных рыб, из которых 33 вида являются эндемиками Байкала, а 16 видов – акклиматизантами, вселенными в водоемы Средней и Южной Сибири случайно или целенаправленно [26]. В водоемах АПС в настоящее время отмечено 39 видов рыб, характеристика которых в кратком изложении такова.

Семейство осетровых (Acipenseridae) отряда осетрообразные (Acipenseriformes) представлено в реках АПС сибирским осетром – *Acipenser baerii* Brandt, 1869, и стерлядью – *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758. Оба вида в этой зоне, как и в целом в Сибири, в настоящее время малочисленны в результате многолетнего интенсивного вылова [18]. Осетр обской популяции занесен в Красную книгу Российской Федерации [11]. Причины полного отсутствия стерляди в реках Восточной Сибири не ясны и связаны, вероятно, с характером формирования пресноводной ихтиофауны этого региона Сибири в историческом масштабе времени [27, 28].

Облик ихтиофауны АПС формируют рыбы, относящиеся к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу. Семейство лососевых (Salmonidae) отряда лососеобразных (Salmoniformes) представлено в водоемах АПС тремя видами – ленком *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), обыкновенным тайменем *Hucho taimen* (Pallas, 1773) и арктическим гольцом *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758). Из них ленок отсутствует в реках арктического побережья Западной Сибири, в Енисейском заливе и дельте Лены, малочислен в Нижнем Енисее, обычен, но немногочислен, в связи с активным спортивным выловом, в его правых притоках и в реках арктического побережья Восточной Сибири. Ареал тайменя несколько шире, чем ленка, но в Енисейском заливе, Индигирке и Колыме этот вид не отмечен [19, 23, 26, 29, 30]. В большинстве рек АПС таймень или малочислен, или редок по той же причине, что и ленок. Арктический голец представлен преимущественно комплексом озерно-речных форм; в низовья некоторых рек АПС заходит в небольшом числе из прибрежной зоны СЛО полупроходной голец [23, 29, 30].

Основу ихтиофауны АПС, судя по числу (9) видов рыб и их численности, составляют наиболее приспособленные к обитанию в условиях водоемов высоких широт рыбы семейства сиговых [27]. Из них арктический омуль – *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) – является полупроходной рыбой и в реки АПС заходит из прибрежной зоны СЛО только на нерест и зимовку.

В морских водах, омывающих п-ов Ямал, в Байдарацкой губе и южной части Карского моря нагуливается и зимует неполовозрелый (возраст 2+...8+) омуль печорского стада. В Обской губе и Гыданском заливе также нагуливается только неполовозрелый омуль, но енисейского стада. При приближении половой зрелости омуль откочевывает отсюда в Енисейский залив [31], в котором доля неполовозрелых особей даже в период летнего нагула невелика [29]. В небольшом числе омуль поднимается на нерест в оз. Таймыр и р. Верх. Таймыру [32].

Хатангское стадо омуля распространено в Хатангском и Анабарском заливах, у берегов о-ва Бегичев [29, 32]. В Хатангском заливе омуль нагуливается в заливе и на нижних участках губы и еще в июне начинает нерестовую миграцию в Хету, преодолевая расстояние в 600–800 км от устья реки. Кроме мигрирующего, в р. Бол. Балахня, впадающей в Хатангский залив, имеется локальное стадо омуля, жизненный цикл которого проходит в речных водах и который в Хатангскую губу и дельту не спускается.

В р. Анабар омуль не заходит, промысловые скопления его наблюдаются на морских участках за пределами Анабарской губы [20, 33]. Такое же распределение характерно и для индигирского и колымского стада омуля. Центром обитания ленского омуля является дельта Лены и примыкающее к ней мелководное взморье, находящееся под распресняющим влиянием речной воды [20].

В Обской губе ежегодно добывалось около тысячи центнеров омуля, но в конце 1990-х – начале 2000-х гг. вылов этой рыбы снизился – в 2002 г. до 254 ц [34]. В Енисее промысловый лов омуля ведется главным образом в заливе, где в период с 1986 по 1990 г. в среднем за год добывалось 1,7 тыс. ц, с 1991 по 1995 г. – 1,4, с 1996 по 2000 г. – 1,3 тыс. ц. В настоящее время промысловые запасы омуля в Енисее находятся в удовлетворительном состоянии [35]. В реках Анабар, Оленек, Яна и Колыма омуль вылавливается в сравнительно небольшом количестве. В Лене и Индигирке он является одним из основных промысловых видов рыб. За период 1991–2000 гг. ежегодный вылов омуля в реках Якутии равнялся в среднем 8,8 тыс. ц, в 2000 г. – 12,8 тыс. ц [20]. Согласно прогнозной оценке [20], в настоящее время экологически оптимальный вылов омуля в низовьях рек Восточной Сибири не может составлять более 3,5 тыс. ц, в том числе в Лене – 2,0, в Индигирке – 1,0, в прочих реках – 0,5 тыс. ц.

Сиг-пыжкян – *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) – распространен по всему АПС и представлен несколькими экологическими формами – речной полупроходной, речной туводной, озерно-речной и озерной. В северной части Обского бассейна наиболее многочислен полупроходной сиг, образующий два локальных стада – нижнеобское и тазовское [11]. В русле Енисея полупроходной сиг встречается от устья Ниж. Тунгуски до залива, нагуливается в дельте и губе, нерестится на участке Енисея между реками Хантайка и Ниж. Тунгуска. Также этот сиг водится в сравнительно неболь-

ших реках, впадающих в дельту и губу, заходит на нерест в р. Пясику [36]. В Енисейском заливе сиг-пыжьян не отмечен [29]. В олиготрофных озерах Ниж. Енисея обитают популяции озерно-речного и озерного сига, которые по численности уступают полупроходному из Енисея, но превосходят по этому показателю речного туводного. В реках арктического побережья Восточной Сибири сиг-пыжьян встречается повсеместно и представлен в основном озерно-речной формой. Широко распространен этот вид в озерах Сордоннохского плато, где обитает преимущественно в глубоких олиготрофных озерах ледникового происхождения и в вытекающих из них реках [20].

Наиболее многочислен сиг-пыжьян в низовьях Оби, где в настоящее время ежегодно вылавливается 3,0–4,6 тыс. ц этой рыбы [34, 37]. В водоемах Якутии удельный вес сига-пыжьяна в добыче промысловых видов рыб невелик, поскольку его запасы здесь ограничены [20].

Муксун – *Coregonus moksun* (Pallas, 1814) – является типичным полупроходным видом и образует локальные стада, связанные с главными реками АПС, впадающими в СЛЮ. Северная граница распространения муксуна проходит по линии стыка пресных речных вод с осолоненными прибрежными водами полярных морей. Южная граница, по которой расположены нерестилища обского, енисейского и ленского муксуна, проходит по 58–62° с. ш. В периоды увеличенного речного стока и в связи с этим интенсивного опреснения прибрежных морских вод места нагула муксуна разных стад частично совпадают. В некоторых глубоких проточных и незаморных озерах Ямала обитает туводная озерно-речная форма муксуна [22]. Численность стад полупроходного муксуна неуклонно снижается в результате интенсивного вылова. Если во второй половине XX в. суммарный среднегодовой улов муксуна в реках АПС составлял около 20 тыс. ц, то в настоящее время эта величина не превышает 10 тыс. ц [38].

Чир – *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) – на территории Сибири обитает как в крупных реках – Обь, Енисей, Лена, Колыма, главным образом в пределах их нижних участков, так и в многочисленных реках меньшего размера, а также в озерно-речных системах лесотундры и тундры. В последние десятилетия под воздействием деятельности человека южная граница ареала чира смещается к северу. В пределах АПС чир образует три экологические формы: речную, озерно-речную и озерную [27]. Состояние численности чира в большинстве водоемов АПС может быть оценено в целом как удовлетворительное [20, 34]. Но некоторые популяции этого вида оказались под сильным прессом антропогенного воздействия. В частности, в последние годы наблюдается уход значительной части стада чира из Тазовской губы в Обскую губу и в Ниж. Обь, что связывают [31] с начавшейся в 2004 г. прокладкой через Тазовскую губу Находкинского газопровода.

Пелядь – *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) – обитает в водоемах АПС повсеместно и также, как и чир, представлена тремя экологическими формами: туводной речной, озерно-речной и озерной [27]. В Оби кроме названных форм

имеются стада полупроходной пеляди – обское и тазовское [11]. Отсутствует пелядь в Енисейском заливе. Состояние численности этого представителя сиговых в большинстве водоемов АПС удовлетворительное. Наиболее многочисленна пелядь в бас. Ниж. Оби [34].

Сибирская ряпушка – *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 – образует в пределах АПС полупроходную и туводные (речную, озерно-речную и озерную) формы [27]. Ареалы смежных стад полупроходной формы сибирской ряпушки не разобщены, и между популяциями наблюдается обмен в виде особей всех возрастных групп. В обширных заливах и губах, сильно врезанных в материк и принимающих большие объемы пресной воды (реки Обь, Енисей), ряпушка находится как летом, так и зимой. В выносных дельтах (реки Анабар, Лена), в небольших открытых заливах (р. Яна) или в дельтах, имеющих непосредственную связь с открытым взморьем (реки Индигирка, Колыма), основные места обитания ряпушки расположены в речных дельтах, из которых для нагула на взморье выходит летом лишь часть стада, в основном неполовозрелых рыб. Другая часть стада мигрирует в начале лета на нагул на заливаемую паводковыми водами пойму речных низовий [20]. В бас. Оби известно наиболее крупное стадо полупроходной ряпушки, которое, в свою очередь, слагается из трех более или менее автономно существующих популяций: новопортовской, щучьереченской и мессояхинской. В бас. Енисея ряпушка является наиболее многочисленным среди сиговых видом рыб и представлена двумя полупроходными формами: мелкой – туруханской и крупной – карской [24, 29]. В олиготрофных проточных озерах Ниж. Енисея обитает как мелкая, так и крупная формы ряпушки [39].

В Восточной Сибири полупроходная ряпушка встречается во всех реках, впадающих в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море. В одни реки Якутии ряпушка заходит для размножения, в другие – на нагул. В Анабаре держится в нижнем течении и в заливе. В бас. р. Оленек основная масса ряпушки концентрируется в Оленекском заливе и в устье реки. В Лене ряпушка нагуливается в обширном придельтовом районе моря Лаптевых – от Оленекского залива на западе до губы Буорхая на востоке. На нерест поднимается до устья Вилюя. Янское стадо ряпушки локализуется в Янском заливе и низовьях дельтовых протоков р. Яны. Основным местообитанием индигирского стада ряпушки является дельта Индигирки [19, 20, 40]. Колымское стадо этой рыбы нагуливается в дельте Колымы в течение всего года. Кроме полупроходной, в некоторых приморских озерах Колымской низменности обитает озерная ряпушка, созревающая при небольших размерах и имеющая пониженную плодовитость [3, 20].

По абсолютной численности и удельному весу (47–50%) в промысловых уловах сибирская ряпушка занимает среди сиговых рыб Сибири первое место. В бас. Оби промысловые запасы этой рыбы находятся в удовлетворительном состоянии, однако уровень вылова ряпушки в данном районе сравнительно невысокий – в 2002 г. было добыто 12,4 тыс. ц [34, 41]. В Енисее



в настоящее время за год вылавливается не более 1,5 тыс. ц этой рыбы [36]. В реках и озерах восточного побережья Сибири в 2000 г. было добыто в общей сложности 8,8 тыс. ц. В последние годы состояние промысловых запасов ряпушки в этом регионе Сибири оценивается как удовлетворительное [20, 40].

Тугун – *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) – является эндемиком Сибири и обитает от Оби до Яны включительно, в морские воды никогда не выходит. Подвиды не выделены [27]. Известны как речные, так и озерно-речные экологические формы тугуна. В Обском бассейне тугун представлен локальными стадами в левых притоках нижнего течения Оби. Встречается в некоторых притоках р. Таз [11]. В первые десятилетия XX в. тугун населял и притоки среднего течения Оби – реки Томь, Чулым, приток Тобола – Тавду, но в настоящее время он в них не обитает, поскольку является крайне чувствительным к чрезмерному вылову и, главное, загрязнению вод. Отсутствует этот представитель семейства сиговых в реках Ямала, в р. Надым и в реках бассейна Гыданского залива [23, 31].

В Енисее тугун встречается на всем протяжении реки, а также на нижних участках ее правых притоков. Наибольшие концентрации образует в пределах Туруханского и Енисейского районов [36]. В левобережье Ниж. Енисея тугун сравнительно многочислен в р. Турухан, менее многочислен в реках лесотундры и редок в тундровых притоках дельты. Известен этот вид в озерно-речной системе плато Путорана [39] и в Норило-Пясинской озерно-речной системе. Отсутствует тугун в Хантайской гидросистеме [42], в Енисейском заливе, в бас. оз. Таймыр [32]. В бас. Хатанги обитает в среднем течении Хеты – в 100–120 км от устья. В Восточной Сибири тугун известен в реках Анабар, Оленек, Лена, Яна, Омолой и их притоках, в Индигирке и Колыме не обнаружен [29, 21].

В бас. Оби в 1971–1975 гг. добывалось ежегодно от 176 до 469 ц тугуна, но в 1976–1980 гг. уловы снизились до 100 ц в год. В 1999–2002 гг. добыча тугуна выросла в этом районе до 250–320 ц в год [34]. Сравнительно высокая численность тугуна отмечается в последние годы в р. Северная Сосьва [43]. В Енисее тугун был более многочислен, чем в Оби: в 1946–1960 гг. здесь ежегодно вылавливалось в среднем 1,8 тыс. ц этой рыбы. Однако в 1975–1986 гг. в Енисее добывалось лишь 70–230 ц тугуна в год [36]. Существенно снизились уловы тугуна и в Якутии. Если в 1943–1945 гг. в водоемах республики уловы этой рыбы составляли 2,5 тыс. ц в год, то в последние 10 лет минувшего столетия ежегодная добыча тугуна составила в среднем 236 ц [20].

Обыкновенный валец – *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant, 1784) – отсутствует в бас. Оби и в левобережных притоках Енисея, не отмечен и в Енисейском заливе. В русле Ниж. Енисея валец встречается редко, в правых притоках этой реки он также немногочислен. Отсутствует обыкновенный валец в бас. оз. Таймыр [32]. В бас. Хатанги валец малочислен и встречается

в основном в верховьях рек Хета и Бол. Балахня. В самой Хатанге, дельте и губе вылавливается редко. В реках арктического побережья Восточной Сибири этот представитель семейства сиговых встречается повсеместно, но везде немногочислен [20]. В низовьях Лены валец известен и в соединяющихся с реками озерах, например Тит-Ары и Тас-Ары. Как и для других сиговых, для валька характерна высокая степень адаптации к разнообразным условиям обитания, что проявляется в характере изменчивости его морфологических и экологических признаков, образовании озерно-речных и речных популяций [3, 17, 21, 44]. Специализированный промысловый лов валька в реках Сибири не ведется в связи с его малочисленностью. Повсеместно этот вид рыб подлежит охране. Занесен в Красную книгу Красноярского края [36].

Нельма – *Stenodus leucichthys* (Gueldenstaedt, 1772) – населяет все крупные реки АПС и представлена в основном полупроходной формой. В Обской губе северной границей распространения нельмы является устье р. Тамбей по западному берегу и о. Шокальского – по восточному. Севернее этих пунктов, где воды уже значительно осолонены, нельма отсутствует. Известна нельма в реках и проточных озерах Ямала [11]. В Енисейском заливе нельма малочисленна и представлена исключительно неполовозрелыми особями. Особи репродуктивных возрастов нагуливаются в дельте Енисея [29, 36]. В Лене нельма встречается от Витима до устья, но основным районом ее обитания является дельта, откуда летом она заходит и в эстуарную зону и встречается здесь до изогалины в 14–18‰ при температуре воды 5–12°C. При зимних отрицательных температурах воды нельма этих вод избегает [19, 20].

В Оби обитает самое многочисленное стадо полупроходной нельмы. В первые десятилетия XX в. в бассейне реки (включая Иртыш) ежегодно добывалось в среднем около 5,0 тыс. ц этой рыбы, максимум вылова наблюдался в 1935 г. – 8,0 тыс. ц. С 1951 по 1960 г. в Обской губе и дельте вылавливалось в среднем 1,6 тыс. ц, в 1976–1985 гг. – 1,1 тыс. ц нельмы в год. В течение последних десятилетий в бас. Оби ежегодно изымается (промысловым и любительским ловом) 2,0–3,0 тыс. ц этой рыбы. При этом интенсивность вылова продолжает возрастать, а численность популяций нельмы – сокращаться. В 2001 г. в Оби было добыто (без учета любительского лова) 384 ц, в 2002 г. – 962 ц, в 2004 г. – немногим более 1 тыс. ц нельмы [31].

В бас. Енисея максимальная величина добычи нельмы зафиксирована в 1937 г. – 1,3 тыс. ц. В 1969–1971 гг. специализированный промысел этой рыбы в Енисее был запрещен. С 1974 г. разрешена ее добыча в качестве прилова при промысле других видов рыб. В 1976–1985 гг. при добыче в низовьях Енисея муксуна в качестве прилова ежегодно вылавливалось в среднем 952 ц нельмы, в 1986–1990 гг. – в среднем 460 ц [36].

В реках Якутии максимальный вылов нельмы – в 1943, 1944, 1945 гг., составлял 4,2; 5,5 и 5,1 тыс. ц соответственно. К концу 1970-х гг. уловы этой

рыбы снизились: в Лене – в 8 раз, в Яне – в 88, в Индигирке – в 87, в Колыме – в 17 раз [20].

Из рыб семейства хариусовых (*Thymallidae*) в пределах АПС повсеместно встречается сибирский хариус – *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776), который образует здесь, как и в целом в сибирском регионе, экологические формы: озерные, озерно-речные, речные, ручьевые, отличающиеся друг от друга морфологией, темпом роста, экологией [45, 46]. В низовьях Оби сибирский хариус известен только в уральских притоках, преимущественно в их верховьях. Здесь ареал этого вида соприкасается с ареалом широко распространенного в Европе европейского хариуса – *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) [47].

В русле Енисея сибирский хариус известен от истоков до залива включительно. В левобережье Ниж. Енисея встречается довольно редко [26], но в правобережье этого участка Енисея сравнительно многочислен как в реках, так и в материковых озерах, в том числе в озерно-речных системах плато Путорана и Таймыра [17, 39, 42]. Обычен сибирский хариус во всех реках и в олиготрофных озерах арктического побережья Восточной Сибири [19, 20, 30].

Численность сибирского хариуса в пределах АПС находится в целом в удовлетворительном состоянии, но в ряде рек и озер этой зоны Арктики хариус в настоящее время малочислен в связи с постоянным выловом его во все сезоны года, в том числе ставными сетями. Так, в бассейне Лены в 1970-е гг. ежегодно вылавливалось около 75 ц, Индигирки – 200, Колымы – 500 ц хариуса. В настоящее время эти показатели существенно ниже из-за повсеместного перелова хариуса, в связи с чем его промысловая добыча в реках Якутии запрещена [20].

Семейство корюшковых (*Osmeridae*) представлено в АПС малоротой корюшкой – *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814), и азиатской зубатой корюшкой – *Osmerus mordax* (Mitchill, 1815). Малоротая корюшка в бассейнах Оби и Енисея отсутствует. В пределах Восточной Сибири туводная форма этого вида встречается в небольшом числе в бассейнах рек Яна, Индигирка, Алазея, Чукочья и Колыма. Обитает малоротая корюшка в озерах Колымо-Индигирской низменности, где размеры рыб не превышают 10 см. Промыслового значения этот вид корюшки в водоемах Якутии не имеет [19, 20]. Ареал азиатской зубатой корюшки включает в пределах России побережье СЛО от заливов Белого моря на западе до Чукотки на востоке. В бас. Оби азиатская корюшка обитает в Обской и Тазовской губах. На нерест заходит в реки и имеющие с ними связь озера. Обская популяция азиатской корюшки – единственная из всех сибирских, полностью адаптировавшаяся к жизни в пресной воде и не выходящая в морские воды [48]. В Енисее зубатка является проходной рыбой и, будучи холодолюбивой, постоянно обитает в заливе и лишь частично – в горле и губе. На нерест поднимается в Енисей в пределы участка от устья Курейки до устья Ниж. Тунгуски. Из Пясинского залива зубатка заходит в небольшом числе на нерест в р. Пясину [17], из Таймырской губы – в р. Ниж. Таймыру и, возможно, в оз. Таймыр [32]. В бас. Хатанги

корюшка обитает в заливе, с наступлением половой зрелости поднимается на нерест в Котуй. В Восточной Сибири этот вид корюшки встречается по всему побережью моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. Обитает в Анабарском и Оленекском заливах, в авандельте Лены, в Янском заливе, в дельте Индигирки и низовьях Колымы. Основную часть жизни проводит в море. Весной, еще до ледохода, заходит на нерест в реки, но высоко по ним не поднимается [19].

В Обской губе с 1971 по 1980 г. включительно ежегодно добывалось от 58 до 199, в среднем – 136 ц азиатской корюшки [16]. В Енисее промысловые концентрации зубатки формируются главным образом на участке от Усть-Порта до залива включительно. С 1946 по 1955 г. здесь ежегодно добывалось в среднем 1,5 тыс. ц, с 1976 по 1985 г. – 370 ц зубатки [34]. В настоящее время промысловые запасы корюшки в низовьях Енисея невелики. Численность зубатки, заходящей на нерест в реки Восточной Сибири, окончательно не выяснена. Судя по обилию скатывающихся после нереста личинок, нерестовые скопления этого вида здесь значительны, но в сводке вылова рыб в реках Якутии зубатка не фигурирует. Повсеместно в Сибири распространен любительский лов азиатской корюшки, по объемам превосходящий промысловый [20].

Семейство Шуковых (*Esocidae*) представлено в ихтиофауне Сибири обыкновенной щукой – *Esox lucius* Linnaeus, 1758, одним из наиболее эврибионтных пресноводных рыб Северного полушария [16, 19, 30]. На территории АПС она распространена повсеместно, но не отмечена в оз. Таймыр [32]. В Обской губе щука встречается в ее южной части и впадающих в эту часть притоках. Обычна в низовьях рек и глубоких материковых озерах Гыданского п-ва [48]. Максимальная величина добычи щуки в водоемах Ниж. Оби – 115 тыс. ц – отмечена в 1948 г. В настоящее время уловы щуки на этом участке реки не превышают 50 тыс. ц в год, а ее оптимальный вылов оценивается в 20–25 тыс. ц [49].

В бас. Енисея щука распространена от верховьев до залива включительно [29]. Многочисленна в левобережных притоках таежной зоны и менее многочисленна в притоках лесотундры и тундры [26]. В небольшом числе обитает в пределах нижних участков в правобережных притоках Ниж. Енисея. Однако в верховьях Подкаменной Тунгуски и Ниж. Тунгуски, имеющих на этом участке облик равнинных рек с хорошо развитой системой притоков, щука сравнительно многочисленна [50]. Населяет щука многие проточные озера плато Путорана [39]. Довольно многочисленна она в Курейском и Хантайском водохранилищах [42]. В бас. Енисея (без учета водохранилищ) с 1976 по 1985 г. ежегодно добывалось от 3,0 до 4,5 тыс. ц щуки с незначительными колебаниями уловов по годам [34].

В Восточной Сибири щука является одним из наиболее распространенных видов рыб и заселяет все реки – от верховьев до дельт включительно и озера с благополучным газовым режимом в зимний период. В устьевой области Лены

встречается повсеместно. В протоках дельты этой реки в период с 1979 по 1983 г. ежегодно добывалось в среднем 620 ц щуки. В настоящее время состояние промысловых запасов этого вида рыб в низовьях Лены удовлетворительное. В реках и озерах Восточной Сибири в пределах Якутии в 1986 г. было выловлено – 6,6, в 1996 г. – 2,3, в 2000 г. – 1,6 тыс. ц щуки [20].

Отряд карпообразных (Cypriniformes) представлен в реках и озерах АПС четырьмя семействами, из которых семейство карповых (Cyprinidae) является по числу видов самым многочисленным. Из 20 видов рыб этого семейства, обитающих в водоемах Сибири [26], в реках и озерах АПС отмечено 10 [лещ – *Abramis brama* (Linnaeus, 1758); серебряный карась – *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758); золотой, или обыкновенный, карась – *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758); сибирский (амурский) пескарь – *Gobio cynocephalus* Dybowski, 1869; язь – *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758); сибирский елец – *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874); озерный голянь – *Phoxinus (Eupallasella) percnurus* (Pallas, 1814); речной голянь – *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758); голянь Чекановского – *Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869; плотва – *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)], численность каждого из которых сравнительно невысока. Наиболее благоприятные условия жизни для карповых рыб сформировались в низовьях Оби (особенно на участке Верхнего Двубья и 400-км участке ниже г. Салехарда) и в дельте этой реки. В южной части Обской губы встречается в небольшом числе лещ, интродуцированный в период с 1957 по 1961 г. в р. Обь близ г. Барнаула и расселившийся по всей реке [23].

В низовьях Енисея рыбы семейства карповых малочисленны, а в Енисейском заливе не обнаружены [29]. В бас. Ниж. Лены обитает в общей сложности 34 вида рыб [19, 20, 30], из которых семейство карповых представлено 7 видами. В пределах субарктической зоны карповые в водоемах бассейна этой реки в целом малочисленны, но в сравнительно благоприятных условиях придаточной системы серебряный (якутский) карась, елец и плотва образуют скопления и используются промыслом [20]. В дельте Лены рыбы семейства карповых в работе А. Ф. Кириллова [51] не указаны, но в публикации этого же автора в соавт. с И.А. Черешневым [30] отмечено, что в дельте этой реки изредка встречается язь и в небольшом числе обитает плотва. В других реках Якутии в пределах АПС наиболее широко распространены голяньи. Также следует отметить примечательный факт постепенного расселения вниз по Лене леща, который был вселен в 1955 г. в оз. Бол. Еравное (бас. Витима) и в настоящее время встречается в русле Лены на широте 62° с.ш. в окр. пос. Табага [21].

Из семейства чукучановых (Catostomidae) обыкновенный чукучан – *Catostomus catostomus* (Forster, 1773) – обитает в реках Колымо-Индибирской низменности (Индибирка, Алазея, Чукочьа, Колыма), где сравнительно многочислен в их верховьях (и играет небольшую роль в промысле), но малочислен на устьевых участках [20]. Семейство балиторных (Balitoridae)

представлено в водоемах АПС сибирским голец-усачом – *Barbatula toni* (Dybowski, 1869), семейство вьюновых (Cobitidae) – сибирской щиповкой *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925. Голец-усач встречается в реках АПС повсеместно, но не отмечен на Ямале и Гыданском п-ове, в Енисейском заливе, в оз. Таймыр и дельте Лены. Щиповка не обнаружена в Обь-Тазовской устьевой области, на Ямале и Гыдане, в Енисейском заливе и р. Пясине, в оз. Таймыр, в реках Анабар, Индигирка, Колыма, в дельте Лены [23, 29, 30, 32]. Из семейства колюшковых (Gasterosteidae) широко расселена в пределах АПС девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758), которая образует как озерно-речные, так и полупроходные формы. Полупроходная колюшка нагуливается в прибрежных водах СЛО, а на нерест заходит в солонатоводные лагуны, заливы, эстуарии или поднимается в реки. В морских водах колюшка встречается до изогалины 32 ‰. Все три вида: голец-усач, щиповка и колюшка, не являются промысловыми рыбами, но играют важную роль в ихтиоценозах, прежде всего на почве питания рыб.

Из семейства Lotidae отряда трескообразных (Gadiformes) широко распространен в пределах АПС налим – *Lota lota* (Linnaeus, 1758). В низовьях Оби он особенно многочислен в дельте и южной части губы. В средней части Обской губы встречается единично, а в северной, осолоненной, не отмечен. Известен в реках и глубоких проточных озерах Ямала и Гыданского п-ова, но везде сравнительно малочислен [11]. В период с 1960 по 1966 г. ежегодная добыча налима на устьевом участке Оби составила в среднем 14,7 тыс. ц. В настоящее время лов этого хищника в Обской губе разрешен только в предзаморный период ограниченным числом орудий. Резко снизилась добыча налима и на магистрали Ниж. Оби. Однако суммарный вылов этой рыбы в бас. Оби остается по-прежнему высоким: в 2002 г. было выловлено 12,5 тыс. ц налима [52].

В бас. Енисея налим распространен от истоков реки до Енисейского залива включительно, во всех притоках Енисея и в олиготрофных озерах. В период с 1967 по 1998 г. ежегодная добыча этого хищника составила в среднем 4,7 тыс. ц. В настоящее время промысловые запасы налима в Енисее находятся в удовлетворительном состоянии [34]. В хорошем состоянии находятся промысловые запасы налима и в реках Якутии. В 2009 г. в этом регионе было выловлено (с учетом доли рыбаков-любителей) 3 тыс. ц налима, из них в Лене – 2,3 тыс. ц [20, 21].

Рыбы семейства окуневых (Percidae) отряда окунеобразных (Perciformes) представлены в водоемах АПС обыкновенным ершом – *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) и обыкновенным окунем – *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, которые широко распространены в пределах этой зоны, но далеко не везде многочисленны. В большинстве водоемов АПС заметную роль в промысле играет только окунь. В низовьях Оби, включая Обскую и Тазовскую губы, изредка встречается второй для зоны АПС вид-вселенец – обыкновенный судак – *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). Но в реках Ямала и Гыдан-

ского п-ова этот представитель окуневых, завезенный в водохранилища Иртыша и Новосибирское водохранилище в середине XX в. и расселившийся к настоящему времени от верховий до устья Оби, не отмечен [11, 48]. Промысловые запасы окуня в водоемах АПС находятся в хорошем состоянии. Например, в водоемах Якутии в период с 1940 по 2000 г. в среднем ежегодно вылавливалось 1,4 тыс. ц окуня, что гораздо меньше возможной прогнозной величины его добычи в регионе [20].

Три вида семейства керчаковых (Cottidae) отряда скорпенообразные (Scorpaeniformes): пестроногий подкаменщик – *Cottus altaicus* Kaschenko, 1899; сибирский подкаменщик – *Cottus sibiricus* Wargachowski, 1889 и четырехрогий бычок, или рогатка, – *Triglopsis quadricornis* (Linnaeus, 1758), встречаются в пределах АПС повсеместно, не являются промысловыми видами, но, как и некоторые другие вышеназванные виды, играют важную роль в ихтиоценозах, являясь или конкурентами промысловых рыб на почве питания, или их жертвами.

### Заключение

На основании изложенного материала правомерно сделать заключение о том, что видовое разнообразие пресноводной ихтиофауны арктического побережья Сибири существенно ниже такового ихтиофауны Сибири в целом, что прямо или косвенно связано с меньшим поступлением на территорию АПС солнечной энергии. Исходя из числа видов (15) и их численности, облик ихтиофауны АПС складывается из рыб арктического пресноводного фаунистического комплекса. Рыбы этого комплекса, преимущественно семейства лососевых и семейства сиговых, являются наиболее приспособленными к условиям существования в высоких широтах и составляют основу рыбного промысла в большинстве водоемов АПС. Численность наиболее ценных видов рыб (сибирский осетр, стерлядь, таймень, ленок арктический омуль, муксун) в этих водоемах существенно сократилась в результате многолетнего интенсивного вылова, что требует особого внимания к рациональной эксплуатации их запасов.

### Литература

1. Короткевич Е.С. Географические границы действия экологических систем в Арктике // Проблемы экологии полярных областей. М. : Наука, 1983. С. 11–14.
2. Атлас Арктики / ред. А.Ф. Трешников. М. : ГУГК СМ СССР, 1985. 204 с.
3. Черешнев И.А. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, № 5. С. 597–608.
4. Решетников Ю.С. Ихтиофауна Арктики // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. Апатиты : Изд. КНЦ РАН, 2007. С. 7–33.
5. Никаноров А.М., Иванов В.В., Брызгалов В.А. Реки Российской Арктики в современных условиях антропогенного воздействия. Ростов н/Д : НОК, 2007. 280 с.

6. Никаноров А.М., Брызгалов В.А. Реки России. Ч. II : Реки Европейского Севера и Сибири (гидрохимия и гидроэкология). Ростов н/Д : НОК, 2010. 296 с.
7. Водные ресурсы России и их использование / ред. И.А. Шикломанов. СПб. : Гос. гидрологич. ин-т, 2008. 600 с.
8. Современные глобальные изменения природной среды : в 2 т. / отв. ред. Н.С. Касимов, Р.К. Клиге. М. : Научный мир, 2006. Т. 1. 696 с.
9. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск : Наука, 2007. 395 с.
10. Венглинский Д.Л. Особенности экологии, биологии и промысла рыб Северной Якутии // Сиб. экол. журн. 1998. № 3–4. С. 331–335.
11. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / ред. Д.С. Павлов, А.Д. Мочек. М. : Т-во науч. изданий КМК, 2006. 596 с.
12. Факторы и принципы физико-географического районирования полярных областей Земли / отв. ред. Е.С. Короткевич, В.М. Макеев. Л. : Географ. об-во СССР, 1974. 128 с.
13. Никаноров А.М. Хоружая Т.А. Глобальная экология. М. : Приор, 2001. 286 с.
14. Четверова А.В., Потапова Т.М. Гидролого-гидрохимические особенности рек арктической зоны Западной Сибири // Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана : материалы III регион. конф. молодых ученых. Петрозаводск, 2008. С. 51–56.
15. Магрицкий Д.В. Тепловой сток рек в моря Российской Арктики и его изменения // Вестник МГУ. Сер. 5. География. 2009. № 1. С. 69–77.
16. Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кривошеиков Г.М. Рыбы Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. 120 с.
17. Разнообразие рыб Таймыра / под ред. Д.С. Павлова, К.А. Савваитовой. М. : Наука, 1999. 207 с.
18. Рубан Г.И. Сибирский осетр. Структура вида и экология. М. : Наука, 1999. 235 с.
19. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М. : Наука, 1972. 359 с.
20. Кириллов А.Ф. Промысловые рыбы Якутии. М. : Научный мир, 2002. 193 с.
21. Кириллов А.Ф. Живое серебро Якутии. Якутск : Ураанхай, 2010. 240 с.
22. Исаков П.В., Селюков А.Г. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы. Тюмень : Изд-во ТюГУ, 2010. 184 с.
23. Попов П.А. Рыбы Субарктики Западной Сибири. Новосибирск : НГУ, 2013. 206 с.
24. Попов П.А. Ихтиоценозы устьевой области Енисея // Мир науки, культуры, образования. 2014. № 6. С. 569–572.
25. Попов П.А. Распространение рыб семейства карповых в водоемах Субарктики Сибири // Сибирский экологический журнал. 2015. № 1. С. 80–88.
26. Попов П.А. Видовой состав и характер распространения рыб на территории Сибири // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, № 4. С. 451–463.
27. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М. : Наука, 1980. 301 с.
28. Черешнев И.А. Биogeография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток : Дальнаука, 1998. 130 с.
29. Криницын В.С. Особенности биологии и распределения промысловых рыб Енисейского залива // Тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 130–141.
30. Кириллов А.Ф., Черешнев И.А. Аннотированный список рыбообразных и рыб морских и пресных вод Якутии // Вестник ЯГУ. 2006. № 4. С. 5–13.
31. Богданов В.Д. Современное состояние ресурсов сиговых рыб Нижней Оби // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. М. : АКВАРОС, 2011. Т. 1. С. 60–67.
32. Романов Н.С., Тюльпанов М.А. Ихтиофауна озер полуострова Таймыр // География озер Таймыра. Л. : Наука, 1985. С. 139–181.



33. Кириллов А.Ф., Саввинов А.И., Соломонов Н.М., Ходулов В.В. Современное состояние рыб Анабарского алмазоносного района // Экологическая безопасность при разработке россыпных месторождений алмазов. Якутск : Науч. мир, 2004. С. 160–167.
34. Мамонтов Ю.П., Литвиненко А.И., Скляров В.Я. Рыбное хозяйство внутренних водоемов России (Белая книга). Тюмень : ТюГУ, 2003. 66 с.
35. Андриенко А.И., Богданова Г.И. Динамика биологических показателей и урожайности омуля реки Енисей // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск : ТГУ, 2001. С. 82–83.
36. Андриенко А.И. Экологические и продукционные характеристики сиговых низовьев Енисея // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск : ТГУ, 1996. С. 80–81.
37. Янкова Н.В., Кадыров А.М., Котовицков Е.Н. Современное состояние биологии и промысла нижеобской популяции сига-пыжьяна // Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией. Тюмень : ТюГУ, 2003. С. 93–94.
38. Еньшина С.А., Ключа С.А. К вопросу естественного воспроизводства муксуна // Сиб. зоол. конф. : тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 128.
39. Сиделев Г.Н. Ихтиофауна крупных озер // Озера Северо-Запада Сибирской платформы. Новосибирск : Наука, 1981. С. 151–171.
40. Тяптырганов М.М. Анализ современного состояния промысла сибирской ряпушки в низовьях Лены // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск : Наука, 1990. С. 69–71.
41. Госькова О.А., Гаврилов А.Л., Копориков А.Р. О воспроизводстве сибирской ряпушки в Обском бассейне на южной границе ареала // IX съезд Гидробиол. об-ва РАН : тез. докл. Тольятти, 18–22 сентября 2006 г. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 117.
42. Романов В.И. Ихтиофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М. : Наука, 2004. С. 29–89.
43. Мельниченко И.П., Богданов В.Д. Современное состояние нерестового стада тугуна реки Северная Сосьва // IX съезд Гидробиол. об-ва РАН : тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 2. С. 29.
44. Романов В.И. К вопросу об экологической структуре валька в пределах азиатской части ареала // Биологические проблемы Севера. Магадан : ЯФ СО АН СССР, 1984. Ч. 2. С. 205–206.
45. Романов В.И. О разнообразии форм симпатричных гольцов и хариусов (Salmonidae) озера Хантайское // Эволюц. биология : материалы II Междунар. конф. «Проблема вида и видообразование». Томск : Изд-во Том. ун-та, 2002. Т. 2. С. 385–386.
46. Книжсин И.Б., Кириллов А.Ф., Вайс С.Дж. К вопросу о разнообразии хариусов в бассейне реки Лена // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 2. С. 182–194.
47. Зиновьев Е.А. О специфике викарирующих видов хариуса в зоне перекрытия ареалов // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и нерпа. Иркутск : ИрГУ, 1981. С. 25–27.
48. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Мельниченко И.П. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. Екатеринбург : Наука, 2000. 88 с.
49. Вылежанский А.В., Степанов С.И., Янкова Н.В., Матковский А.К. Состояние запасов рыб Ямальского района и рациональное их использование // Первая конференция молодых ученых НАСЭЕ. Вопросы аквакультуры : тез. докл. Тюмень : ТюГУ, 2009. С. 9–10.
50. Попов В.А. К изучению биологии рыб реки Нижняя Тунгуска // Вопросы географии Сибири. Томск, 1983. Вып. 14. С. 89–97.
51. Кириллов А.Ф. Аборигенная ихтиофауна озер дельты Лены // Докл. междунар. конф. «Озера холодных регионов». Якутск : ЯГУ, 2000. Ч. 5. С. 53–65.

52. Копориков А.Р. Воспроизводство полупроходного налима реки Обь // Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны. Салехард : Красный Север, 2007. Ч. 2. С. 16–22.

Поступила 23.02.2015 г.; повторно 21.07.2015 г.; принята 17.09.2015 г.

**Попов Петр Алексеевич** – д-р биол. наук, профессор, в.н.с. Центра водно-экологических исследований Института водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (Новосибирский филиал) (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: [popov@iwep.nsc.ru](mailto:popov@iwep.nsc.ru)

Popov PA. Freshwater fish of the Arctic coast of Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):107-126. doi: 10.17223/19988591/32/6. In Russian, English summary

### Petr A. Popov

*Institute of Aquatic and Ecological Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk Branch, Novosibirsk, Russian Federation*

## Freshwater fish of the Arctic coast of Siberia

We have analyzed the composition and distribution of freshwater fish species in rivers and lakes of the Arctic coast of Siberia. In rivers and lakes of the Arctic coast of Siberia live 39 fish species: *Acipenser baerii* Brandt, 1869; *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758; *Brachymystax lenok* (Pallas); *Hucho taimen* (Pallas, 1773); *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758); *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776); *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788); *Coregonus muksun* (Pallas, 1814); *Coregonus nasus* (Pallas, 1776); *Coregonus peled* (Gmelin, 1789); *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848; *Coregonus tugun* (Pallas, 1814); *Prosopium cylindraceum* (Pennant); *Stenodus leucichthys* (Güldenstaedt, 1772); *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776); *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814); *Osmerus mordax* (Mitchill, 1815); *Esox lucius* Linnaeus, 1758; *Abramis brama* (Linnaeus, 1758); *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758); *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758); *Gobio cynocephalus* Dybowski, 1869; *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758); *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874); *Phoxinus (Eupallasella) percunurus* (Pallas, 1814); *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758); *Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869; *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758); *Catostomus catostomus* (Forster, 1773); *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925; *Barbatula toni* (Dybowski, 1869); *Lota lota* (Linnaeus, 1758); *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758); *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758); *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758; *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758); *Cottus altaicus* Kaschenko, 1899; *Cottus sibiricus* Warpachowski, 1889; *Trigloopsis quadricornis* (Linnaeus, 1758). This represents 62% of freshwater ichthyofauna species composition of Siberia excluding 33 species – endemics of Lake Baikal.

All *Cyprinidae* species in rivers and lakes of the Arctic coast of Siberia are scarce. Of 20 species of this family, inhabiting the waters of Siberia, in rivers and lakes of the Arctic coast of Siberia we only noted 10 species, whose number is low due to unfavorable conditions of their habitat at high latitudes, first of all, due to a relatively small solar energy inflow into waters of this geographical area. The most adapted to environmental conditions in rivers and lakes of the Arctic coast of Siberia are *Salmonidae* and *Coregonidae* species, as well as *Esox lucius*, *Lota lota*, *Perca fluviatilis*, *Pungitius pungitius*, *Cottus sibiricus* and *Trigloopsis quadricornis*. These fish (except *P. pungitius*, *C. sibiricus* and *Tr. quadricornis*), as well as *Acipenser baerii*

and *Acipenser ruthenus* are the main targets for fisheries, therefore rational use and protection of their stocks are required.

*The article contains 52 References.*

**Key words:** Arctic coast of Siberia; ichthyofauna; number of commercial fish.

### References

1. Korotkevich ES. Geograficheskie granitsy deystviya ekologicheskikh sistem v Arktike [Geographical boundaries of the action of ecological systems in the Arctic]. In: *Problemy ekologii polyarnykh oblastey* [Ecological problems of polar regions]. Voropaev GD, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1983. pp. 11-14. In Russian
2. Atlas Arktiki [Atlas of the Arctic]. Treshnikov AF, editor. Moscow: GUGK SM SSSR Publ.; 1985. 204 p. In Russian
3. Chereshnev IA. Annotirovanny spisok ryboobraznykh i ryb presnykh vod Arktiki i sopredel'nykh territoriy [Annotated list of freshwater fish-like vertebrates and fish of the Arctic and adjacent territories]. *Voprosy ikhtiologii*. 1996;36(5):597-608. In Russian
4. Reshetnikov YS. Ikhtiofauna Arktiki [Ichthyofauna of the Arctic]. In: *Sovremennye issledovaniya ikhtiofauny arkticheskikh i yuzhnykh morey evropeyskoy chasti Rossii* [Contemporary studies of the ichthyofauna of the Arctic and the southern seas of the European part of Russia]. Matishev GG, editor. Apatity: KNTs RAN Publ.; 2007. pp. 7-33. In Russian
5. Nikanorov AM, Ivanov VV, Bryzgalov VA. Reki Rossiyskoy Arktiki v sovremennykh usloviyakh antropogenogo vozdeystviya [Rivers of the Russian Arctic under current anthropogenic impact]. Rostov-na-Donu: "NOK" Publ., 2007. 280 p. In Russian
6. Nikanorov AM, Bryzgalov VA. Reki Rossii. Chast II. Reki Evropeyskogo Severa i Sibiri (gidrokhimiya i gidroekologiya) [Rivers of Russia. Pt. II. Rivers of the European North and Siberia (hydrochemistry and hydroecology)]. Rostov-na-Donu: "NOK" Publ.; 2010. 296 p. In Russian
7. Vodnye resursy Rossii i ikh ispol'zovanie [Water resources of Russia and their use]. Shiklomanov IA, editor. Saint-Petersburg: Gos. Gidrologich. in-t Publ.; 2008. 600 p. In Russian
8. Sovremennye global'nye izmeneniya prirodnoy sredy [Current global environmental changes]. Vol.1. Kasimov NS, Klige RK, editors. Moscow: Nauchnyy Mir Publ.; 2006. 696 p. In Russian
9. Kitaev SP. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtiologov [Basics of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: Nauka Publ.; 2007. 395 p. In Russian
10. Venglinskiy DL. Osobennosti ekologii, biologii i promysla ryb Severnoy Yakutii [Peculiarities of ecology, biology and fisheries in Northern Yakutia]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 1998;3-4:331-335. In Russian
11. Ekologiya ryb Ob-Irtyshskogo basseyna [Fish ecology of the Ob-Irtysh basin]. Pavlov DS, Mochek AD, editors. Moscow: T-vo nauch. izda-niy KMK Publ.; 2006. 596 p. In Russian
12. Faktory i printsipy fiziko-geograficheskogo rayonirovaniya polyarnykh oblastey Zemli [Factors and principles of physical and geographical zoning of polar regions of the Earth]. Korotkevich ES, Makeev VM, editors. Leningrad: Geograf. o-vo SSSR Publ.; 1974. 128 p. In Russian
13. Nikanorov AM, Khoruzhaya TA. Global'naya ekologiya [Global ecology]. Moscow: PRIOR Publ.; 2001. 286 p. In Russian
14. Chetverova AV, Potapova TM. Gidrologo-gidrokhimicheskie osobennosti rek arkticheskoy zony Zapadnoy Sibiri [Hydrological and hydrochemical characteristics of rivers of the Arctic zone of Western Siberia]. In: *Vodnaya sreda i prirodno-territorial'nye kompleksy:*

- issledovanie, ispol'zovanie, okhrana*. Materialy III region. konf. molodykh uchenykh [Water environment and nature-spatial complexes: study, use and protection. Proc. of the III Regional Conference of Young Scientists]. Petrozavodsk. 2008. pp. 51-56. In Russian
15. Magritskiy DV. Heat runoff to the Russian Arctic seas and its changes. *Moscow University Vestnik. Series 5. Geography*. 2009;5:69-77. In Russian
  16. Gundrizer AN, Ioganzen BG, Krivoshchekov GM. Ryby Zapadnoy Sibiri [Fish of Western Siberia]. Tomsk: TSU Publ.; 1984. 120 p. In Russian
  17. Raznoobrazie ryb Taymyra [Fish diversity of the Taymyr]. Pavlov DS, Savvaitova KA, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1999. 207 p. In Russian
  18. Ruban GI. Sibirskiy osetr. Struktura vida i ekologiya [Siberian sturgeon. Species structure and ecology]. Moscow: Nauka Publ.; 1999. 235 p. In Russian
  19. Kirillov FN. Ryby Yakutii [Fish of Yakutia]. Moscow: Nauka Publ.; 1972. 359 p. In Russian
  20. Kirillov AF. Promyslovye ryby Yakutii [Commercial fish of Yakutia]. Moscow: Nauchnyy Mir Publ.; 2002. 193 p. In Russian
  21. Kirillov AF. Zhivoe srebro Yakutii [Live silver of Yakutia]. Yakutsk: Uraankhay Publ.; 2010. 240 p. In Russian
  22. Isakov PV, Selyukov AG. Sigovye ryby v ekosisteme Obskoy guby [Coregoninae in the ecosystem of the Gulf of Ob]. Tyumen: TyuGU Publ.; 2010. 184 p. In Russian
  23. Popov PA. Ryby Subarktiki Zapadnoy Sibiri [Fish of the Subarctic of Western Siberia]. Novosibirsk: NSU Publ.; 2013. 206 p. In Russian
  24. Popov PA. Ichtyocenoses of the Yenisei River mouth. *Mir nauki, kultury, obrazovaniya*. 2014;6:569-572. In Russian
  25. Popov PA. Distribution of Cyprinid Fish in the Reservoirs of the Siberian Subarctic Region. *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal*. 2015;1:80-88. In Russian, English Summary
  26. Popov PA. Species composition and pattern of fish distribution in Siberia]. *Journal of Ichthyology*. 2009;49(7):483-495. doi: [10.1134/S0032945209070017](https://doi.org/10.1134/S0032945209070017)
  27. Reshetnikov YuS. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Ecology and systematics of Coregoninae]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 301 p. In Russian
  28. Chereshev IA. Biogeografiya presnovodnykh ryb Dal'nego Vostoka Rossii [Biogeography of freshwater fish of the Russian Far East]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 1998. 130 p. In Russian
  29. Krinitsyn VS. Osobennosti biologii i raspredeleniya promyslovykh ryb Eniseyskogo zaliva [Peculiarities of biology and distribution of the Yenisei Gulf commercial fish]. *Gosudarstvennyy nauchno-issledovatel'skiy institut ozernogo i rechnogo rybnogo khozyaystva*. 1989;296:130-141. 30. In Russian
  30. Kirillov AF, Chereshev IA. Annotirovanny spisok ryboobraznykh i ryb morskikh i presnykh vod Yakutii [Annotated list of fish-like vertebrates and fish of fresh and sea waters of Yakutia]. *Vestnik YaGU*. 2006;4:5-13. In Russian
  31. Bogdanov VD. Sovremennoe sostoyanie resursov sigovykh ryb Nizhney Obi [Current state of *Coregoninae* resources of the Low Ob]. In: *Sovremennoe sostoyanie bioresursov vnutrennikh vodoemov* [Current state of bioresources of inland waters]. Vol. 1. Moscow: "AKVAROS" Publ.; 2011. pp. 60-67. In Russian
  32. Romanov NS, Tyul'panov MA. Ikhtiofauna ozer poluostrova Taymyr [Lake ichthyofauna of the Taymyr peninsula]. In: *Geografiya ozer Taymyra* [Lake geography of the Taymyr]. Adamenko VN, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1985. pp. 139-181. In Russian
  33. Kirillov AF, Savvinov AI, Solomonov NM, Khodulov VV. Sovremennoe sostoyanie ryb Anabarskogo almazonosnogo rayona [Current fish state of the Anabar diamondiferous area]. In: *Ekologicheskaya bezopasnost pri razrabotke rossypanykh mestorozhdeniy almazov* [Ecological safety in the development of alluvial diamond deposits]. Solomonov NG, Okhlopkov IM, editors. Yakutsk: Nauch. Mir Publ.; 2004. pp. 160-167. In Russian

34. Mamontov YuP, Litvinenko AI, Sklyarov VYa. Rybnoe khozyaystvo vnutrennikh vodoemov Rossii (Belaya kniga) [Inland water fisheries of Russia (White book)]. Tyumen: TyuGU Publ.; 2003. 66 p. In Russian
35. Andrienko AI, Bogdanova GI. Dinamika biologicheskikh pokazateley i urozhaynosti omulya reki Enisey [Dynamics of the Yenisei *Coregonus autumnalis* biological parameters and yield]. In: *Sovremennyye problemy gidrobiologii Sibiri* [Contemporary hydrobiological problems in Siberia]. Romanov VI, editor. Tomsk: TSU Publ.; 2001. pp. 82-83. In Russian
36. Andrienko AI. Ekologicheskie i produktsionnye kharakteristiki sigovykh nizovev Eniseya [Ecological and production characteristics of *Coregoninae* of the Yenisei River lower reaches]. In: *Zadachi i problemy razvitiya rybnogo khozyaystva na vnutrennikh vodoemakh Sibiri* [Objectives and problems of fisheries development in inland waters of Siberia]. Zaloznyy NI, editor. Tomsk: TSU Publ.; 1996. pp. 80-81. In Russian
37. Yankova NV, Kadyrov AM, Kotovshchikov EN. Sovremennoe sostoyanie biologii i promysla nizheobskey populyatsii siga-pyzyhana [Current state of biology and fisheries of *Coregonus lavaretus pidschian* Lower Ob population]. In: *Problemy prirodopolzovaniya v rayonakh so slozhnoy ekologicheskoy situatsiyey* [Problems of nature management in the regions with complicated environmental situation]. Tyumen: TyuGU Publ.; 2003. pp. 93-94. In Russian
38. Enshina SA, Klyunya SA. K voprosu estestvennogo vosproizvodstva muksuna [On *Coregonus muksun* natural reproduction]. In: *Sibirskaya zoologicheskaya konferentsiya* [Proc. of Siberian Zoological Conference. Novosibirsk, 15-22 September 2004]. Evsikov VI, editor. Novosibirsk: Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS; 2004. p. 128. In Russian
39. Sidelev GN. Ikhtiofauna krupnykh ozer [Ichtyofauna of large lakes]. In: *Ozera Severo-Zapada Sibirskoy platformy* [Lakes of the North-West of the Siberian platform]. Galaziy GI, Parmuzin YuP, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1981. pp. 151-171. In Russian
40. Tyaptirgyanov MM. Analiz sovremennogo sostoyaniya promysla sibirskoy ryapushki v nizovyakh Leny [Analysis of the current state of *Coregonus sardinella* fisheries in the Lena lower reaches]. In: *Resursy zhivotnogo mira Sibiri. Ryby* [Wildlife resources of Siberia. Fish]. Evsikov VI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1990. pp. 69-71. In Russian
41. Goskova OA, Gavrilov AL, Koporikov AR. O vosproizvodstve sibirskoy ryapushki v Obskom bassyne na yuzhnoy granitse areala [On *Coregonus sardinella* reproduction in the Ob basin on the southern border of the area]. In: *IX s"ezd gidrobiol. ob-va RAN* [Proc. of the IX Conference of the Hydrobiological Society of the RAS. Tolyatti, 18-22 September 2006]. Vol. 1. Tolyatti: Institute of Ecology of Volga basin RAS; 2006. p. 117. In Russian
42. Romanov VI. Ikhtiofauna plato Putorana [Ichtyofauna of the Putorana plateau]. In: *Fauna pozvonochnykh zhivotnykh plato Putorana* [Vertebrate fauna of the Putorana plateau]. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp. 29-89. In Russian
43. Melnichenko IP, Bogdanov VD. Sovremennoe sostoyanie nerestovogo stada tuguna reki Severnaya Sosva [Current state of spawning *Coregonus tugun* of the Severnaya Sosva river]. In: *IX s"ezd gidrobiol. ob-va RAN* [Proc. of the IX Conference of the Hydrobiological Society of the RAS. Tolyatti, 18-22 September 2006]. Vol. 2. Tolyatti: Institute of Ecology of Volga basin RAS; 2006. p. 29. In Russian
44. Romanov VI. K voprosu ob ekologicheskoy strukture valka v predelakh aziatskoy chasti areala [On *Prosopium* ecological structure within the Asian part of the area]. In: *Biologicheskyye problemy Severa* [Biological problems of the North]. Pt. 2. Chereshnev IA, editor. Magadan: YaF SO AN SSSR Publ.; 1984. pp. 205-206. In Russian
45. Romanov VI. O raznoobrazii form simpatrichnykh gol'tsov i khariusov (Salmonidae) ozera Khantayskoe [On sympatric *Salvelinus alpinus* and *Thymallus* (Salmonidae) form diversity

- of Khantayskoe Lake]. In: *Evolyuts. Biologiya. Materialy II Mezhdunar. konf. "Problema vida i vidoobrazovanie"* [Evolutionary biology. Proc. of the II International conference "Species problem and speciation"]. Vol. 2. Stegnyy VN, editor. Tomsk: TSU Publ.; 2002. pp. 385-386. In Russian
46. Knizhin IB, Kirillov AF, Vays SDzh. On the diversity and taxonomical status of graylings (*Thymallus*, Thymallidae) of the Lena River. *Voprosy ikhtiologii*. 2006;46(2):182-194. In Russian
47. Zinovev EA. O spetsifike vikariruyushchikh vidov khariusa v zone perekryvaniya arealov [On the specifics of *Thymallus* vicarious species in the zone of area overlapping]. In: *Krugovorot veshchestva i energii v vodoemakh. Ryby i nerpa* [Circulation of matter and energy in water bodies. Fish and seal]. Galaziy GI, editor. Irkutsk: IrGU Publ.; 1981. pp. 25-27. In Russian
48. Bogdanov VD, Bogdanova EN, Goskova OA, Melnichenko IP. Retrospektiva ikhtiologicheskikh i gidrobiologicheskikh issledovaniy na Yamale [Retrospective of ichthyological and hydrobiological studies on the Yamal]. Yekaterinburg: Nauka Publ.; 2000. 88 p. In Russian
49. Vylezhanskiy AV, Stepanov SI, Yankova NV, Matkovskiy AK. Sostoyanie zapasov ryb Yamalskogo rayona i ratsional'noe ikh ispol'zovanie [State of fish stocks in Yamal region and their rational use]. In: *Pervaya konferentsiya molodykh uchenykh NACEE. Voprosy akvakul'tury* [Questions of Aquaculture. Proc. of the 1<sup>st</sup> Conference of Young Scientists of NACEE]. Litvinenko AI, Pendela P, editors. Tyumen: TyUGU Publ.; 2009. pp. 9-10. In Russian
50. Popov VA. K izucheniyu biologii ryb reki Nizhnyaya Tunguska [On studying fish biology of the Nizhnyaya Tunguska river]. In: *Voprosy geografii Sibiri* [Questions of the geography of Siberia]. Vol. 14. Maloletko AM, editor. Tomsk: TSU Publ.; 1983. pp. 89-97. In Russian
51. Kirillov AF. Aborigennaya ikhtiofauna ozer del'ty Leny [Aboriginal ichthyofauna of the Lena delta lakes]. In: *Dokadi Mezhdunarodnoy konferentsii "Ozera kholodnykh regionov"* [Lakes of Cold Regions. Proc. of the International Conference]. Pt. 5. Kirillov AF, editor. Yakutsk: YaGU Publ.; 2000. pp. 53-65. In Russian
52. Koporikov A R. Vosproizvodstvo poluprokhodnogo nalima reki Ob' [Reproduction of semi-anadromous *Lota Lota* of the Ob river]. In: *Ekosistemy Subarktiki: struktura, dinamika, problemy okhrany* [Ecosystems of the Subarctic: structure, dynamics, problems and protection]. Pt. 2. Paskhal'nyy SP, editor. Salekhard: GUP YaNAO "Krasnyy Sever" Publ.; 2007. pp. 16-22. In Russian

Received 23 February, 2015

Revised 21 July, 2015

Accepted 17 September, 2015

#### Author info:

**Popov Petr A.**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Leading Researcher, Institute of Aquatic and Ecological Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk Branch, 2 Morskoy Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: [popov@iwep.nsc.ru](mailto:popov@iwep.nsc.ru)

УДК [591.465.12+591.465.13] (597.95)  
doi: 10.17223/19988591/32/7

В.В. Ярцев<sup>1</sup>, Ж.-М. Эксбрая<sup>2</sup>, В.Н. Куранова<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Католический университет Лиона,

Практическая школа высших исследований, г. Лион, Франция

## Оогенез сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)

Работа выполнена в рамках Программы конкурентоспособности  
Томского государственного университета.

Оогенез *Salamandrella keyserlingii* изучен у самок, отловленных в окрестностях г. Томска (Западная Сибирь), с разным состоянием половой системы. Работа основана на гистологическом исследовании яичников. Описаны все стадии (Ст.) оогенеза вида. Ст. 1 – оогонии (14,16–26,43 мкм), расположены одиночно или группами в стенке яичника. Ст. 2 – превителлогенетические ооциты (93,67–372,89 мкм): цитоплазма свободна от желтка, зона *pellucida* отсутствует. Ст. 3 – ранние вителлогенетические ооциты (389,4–598,6 мкм): по периферии цитоплазмы появляются желточные гранулы, зона *pellucida* становится выраженной. Ст. 4 – вителлогенетические ооциты (527,8–711,7 мкм) с широкой зоной желточных гранул по периферии клетки, свободная от желтка цитоплазма присутствует. Ст. 5 – поздние вителлогенетические ооциты (647,6–1163,4 мкм): почти весь объем цитоплазмы заполнен желточными гранулами, по периферии клетки заметно скопление зёрен меланина. Ст. 6 – зрелые ооциты (1258,6–1696,5 мкм): меланин в виде плотного скопления в субмембранном пространстве клетки, по количеству и характеру распределения желтка соответствует яйцам мезо- и телолецитального типов. Кроме того, описана микроструктура постовуляционных и атретических фолликулов.

**Ключевые слова:** *Hynobiidae*; яичник; оогоний; ооцит; овариальный фолликул; атретический фолликул; постовуляционный фолликул.

### Введение

Сибирский углозуб, *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870, – вид, имеющий самое обширное распространение среди других хвостатых земноводных [1, 2]. Значительная часть ареала расположена в неблагоприятных для других хвостатых земноводных климатических условиях. В связи с этим сибирский углозуб имеет ряд адаптаций к экстремальным температурам [1]. Обитание в холодных регионах определяет и особенности биологии размножения вида [1, 3], изучение которых представляет значительный интерес.

Анализ гистологических и морфологических характеристик половой системы самок сибирского углозуба позволил предположить существование у них двухлетнего репродуктивного цикла [3–7]. Однако подчёркивается, что для однозначного решения данного вопроса необходимо использование подхода, аналогичного тому, который реализован при изучении репродуктивного цикла самок *Hynobius nigrescens* [8]. Несмотря на наличие ряда работ, посвящённых репродуктивному циклу самок *S. keyserlingii*, особенности микроструктуры овариальных фолликулов разных стадий созревания в настоящее время не описаны. В данной работе исследованы основные этапы оогенеза самок сибирского углозуба, описана микроструктура овариальных фолликулов, что представляет интерес для дальнейших исследований репродуктивного цикла самок данного вида.

### Материалы и методики исследования

Материалом для настоящей работы послужили самки, отловленные с помощью стандартной ловчей траншеи [9] в окрестностях г. Томска (Западная Сибирь, 56°28'N, 84°58'E) с апреля по август 2005, 2006 и 2013 гг. (таблица). У исследованных животных ( $n = 16$ ) измеряли длину тела (L, мм: по схеме А. М. Басарукина, Л. Я. Боркина [10]). При описании состояния половой системы использовали предложенную ранее схему, основанную на длине тела, окраске преобладающих фолликулов и состоянии яйцеводов [3, 7].

**Периоды отлова, длина тела (L, мм) и состояние половой системы исследованных самок сибирского углозуба, *Salamandrella keyserlingii* (Западная Сибирь, окрестности г. Томска)**  
**[Trapping periods, body size (L, mm), and reproductive system state of *Salamandrella keyserlingii* females (Western Siberia, suburbs of Tomsk)]**

Период отлова [Trapping period]	L, мм [SVL*, mm]	Состояние половой системы [Reproductive system state]
Май [May] 2006	53,5 57,4	До икрометания: основную часть яичника составляют крупные чёрные фолликулы (диаметр около 2 мм), яйцеводы сильно вздуты [Before spawning: the main part of an ovary consisted of large black follicles (their diameter was over 2 mm), and oviducts were greatly swollen]
Май [May] 2013	55,6	Во время овуляции: яичник крупный, преобладают белые мелкие фолликулы, единичные – чёрные крупные, яйцеводы вздуты [During ovulation: rather large ovary with numerous small white follicles and several large black follicles, and swollen oviducts]
Май [May] 2009	52,3	После икрометания: яичник бесформенный, относительно крупный, с мелкими белыми фолликулами (до 0,5 мм), яйцеводы вздуты [After spawning: rather large shapeless ovary with small white follicles (up to 0.5 mm), and swollen oviducts]



Окончание таблицы [Table end]

Период отлова [Trapping period]	L, мм [SVL*, mm]	Состояние половой системы [Reproductive system state]
Июнь [June] 2006 Июль [July] 2005	45,6 53,4	Компактный мелкий яичник, большую часть которого составляют мелкие прозрачные фолликулы (менее 0,5 мм), отдельные фолликулы белые, непрозрачные (около 0,5 мм), яйцеводы тонкие [Small compact ovary, the main part of which consisted of small transparent follicles (less than 0.5 mm), some follicles were white–opaque (about 0.5 mm), and oviducts were thin]
Июль [July] 2006	52,7	Яичник компактный, на фоне множества мелких фолликулов выделяются отдельные более крупные (0,5–0,7 мм), окрашенные в белый цвет [Compact ovary having many small follicles, but some separate follicles were large (0.5–0.7 mm) with white color, and oviducts were slightly swollen]
Июль [July] 2006	49,8 53,1 52,4	Яичник крупный, фолликулы около 1 мм и более с хорошо выраженной зелёной окраской у нефиксированных образцов и жёлтой – у фиксированных [Large ovary, the diameter of follicles was about 1 mm and more with well-defined mint green color in fresh (unfixed) and yellow color in formalin fixed samples]
Июль [July] 2006 Август [August] 2005 Август [August] 2006	51,6 52,4 49,2 54,0	Фолликулы яичника разнородные (мелкие белые (менее 1 мм), средние (1 мм и более) – зелёные, крупные (более 1,5 мм) – чёрные, их соотношение варьирует), яйцеводы вздуты [Heterogeneous ovarian follicles with various ratios of follicles from small white (less than 1 mm), through medium-sized green (1 mm and more), to large black (more than 1.5 mm); and swollen oviducts]
Август [August] 2005 Август [August] 2006	46,9 45,4	Яичник с преобладанием чёрных фолликулов (более 1,5 мм), яйцеводы вздуты [Ovary with a predominance of black follicles (more than 1.5 mm), and swollen oviducts]

Note: \* snout-vent length: distance from the tip of the snout to the anterior angle of the vent.

Для гистологического исследования у экземпляров, фиксированных в 4%-ном растворе формальдегида (=10%-ном растворе формалина), вырезали левый яичник. Дальнейшую обработку проводили по стандартным гистологическим методикам [11, 12]. Образцы обезжовивали в растворах этанола возрастающей крепости, просветляли в бутаноле и заключали в парафин. Сагиттальные срезы толщиной 5–7 мкм изготавливали на ротационных микротоммах Leica RM2125RT (Leica Microsystems, Германия) и RMD–3000 (Mt Point, Россия). Срезы монтировали на предметные стёкла с помощью белок-глицериновой смеси или использовали стёкла класса Super Frost (Menzel-Gläser, Германия). Для обзорных целей срезы окрашивали гематоксилином Майера–эозином и модифицированным азановым методом.

Для гистохимического выявления кислых мукополисахаридов использовали окрашивание альциановым синим (рН = 0,5 и 2,5) и простых полисахаридов – ШИК-реакцию.

Микроскопию препаратов и изготовление снимков осуществляли с помощью микроскопа AxioLab.A1 с микрофотокамерой AxioCam ERc 5s и программного обеспечения ZEN 2012 (Carl Zeiss Microscopy, Германия). В качестве дополнительной характеристики оогониев и ооцитов рассчитан средний диаметр клетки на основе измерений максимального и минимального диаметров. Для характеристики каждой стадии использовано по 10 срезов клеток. В измерения включены только те срезы ооцитов, на которых присутствовали ядра с ядрышками. Цитоморфометрические измерения проведены с использованием программы AxioVision 4.9.1 (Carl Zeiss Microscopy, Германия).

### Результаты исследования и обсуждение

Яичники самок сибирского углозуба имеют вид мешковидных структур с центральной полостью, заполненной лимфой. Эта полость ограничена внутренней текой, за которой следует соединительнотканная строма с половыми клетками, а затем – наружная тека. Последняя образована мезотелем, отграничивающим яичник от полости тела. У исследованных самок сибирского углозуба выявлены половые клетки всех стадий созревания – от оогониев до зрелых ооцитов, а также постовуляционные и атретические фолликулы. Ввиду взаимосвязи роста ооцита и фолликулогенеза эти процессы будут рассмотрены совместно.

**Оогонии (стадия 1)** – самые мелкие клетки овариального цикла, их средний диаметр составляет 20,9 мкм ( $\text{lim} = 14,16\text{--}26,43$ ;  $n = 10$ ) (рис. 1, А). Они располагаются одиночно или группами среди фолликулярных клеток в стенке яичника. Каждый оогоний контактирует с несколькими фолликулярными клетками. Цитоплазма оогониев светлая, ядро овальное, обычно располагается по центру и содержит гранулярный хроматин. Фолликулярные клетки, окружающие оогонии, имеют треугольные, палочковидные и овальные ядра.

**Превителлогенетический ооцит (стадия 2)**. Превителлогенетические ооциты в сравнении с оогониями характеризуются более крупными размерами – 230,77 мкм ( $\text{lim} = 93,67\text{--}372,89$ ;  $n = 10$ ), наличием связей с большим количеством фолликулярных клеток (см. рис. 1, В, С). Ядра мелких (ранних) ооцитов имеют одно ядрышко. Однако у более крупных ооцитов по периферии ядра хорошо заметны множество ядрышек (рис. 1, В). Основной объём ядра занимают хромосомы типа «ламповых щёток». Цитоплазма ранних превителлогенетических ооцитов сравнительно однородна. По мере роста ооцита она становится гранулярной, в ней появляются крупные светлые нерегулярной формы структуры с зернистым материалом. В некоторых случаях эти области характеризуются положительной окраской альциановым

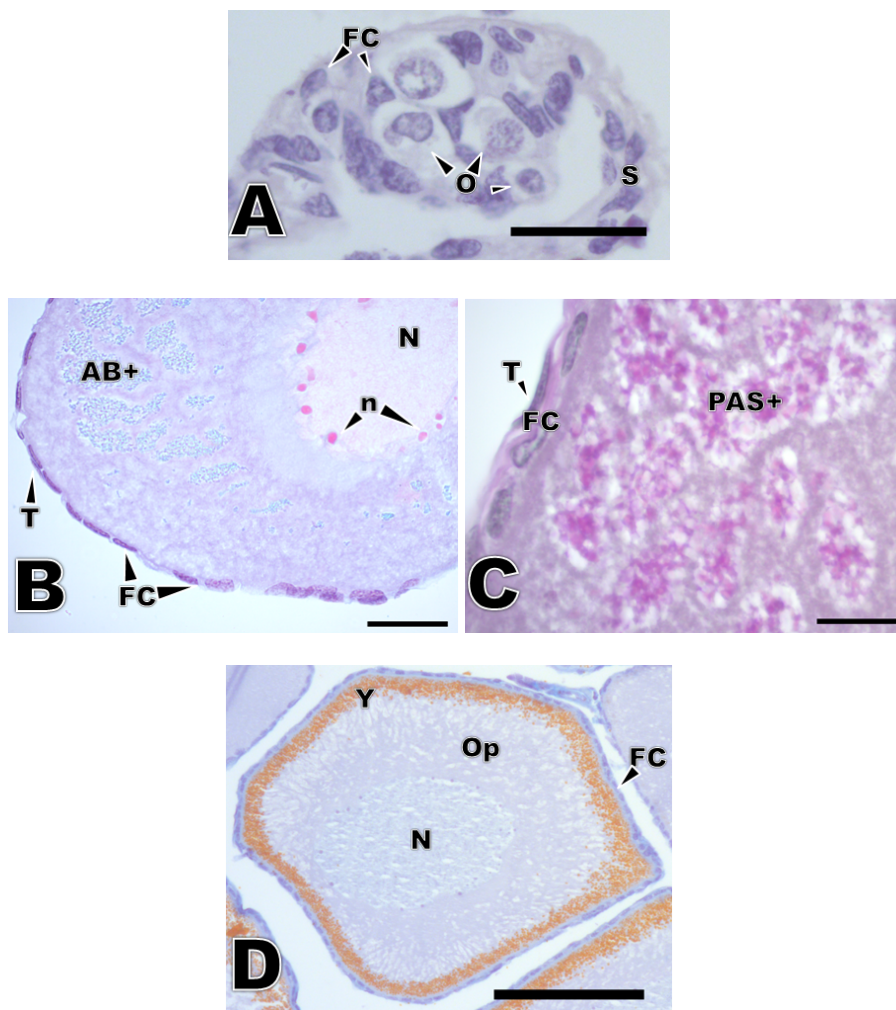
синим (рН = 2,5) (рис. 1, B) или ШИК-методом (см. рис. 1, C). Фолликулярные клетки имеют как типичную плоскую форму (их цитоплазма вытянута вдоль растущего ооцита, ядра вытянутые, палочковидные) (рис. 1, B), так и кубическую, характерную для следующих стадий (рис. 1, C). *Zona pellucida* не выражена на этой стадии (рис. 1, C).

**Ранний вителлогенетический ооцит (стадия 3).** Ооциты данной стадии имеют средний диаметр 494,70 мкм ( $\text{lim} = 389,39\text{--}598,61$ ;  $n = 10$ ) (рис. 1, D–F). Наиболее явные изменения в них – это появление желточных гранул по периферии клетки и наличие *zona pellucida*. Ядра ооцитов находятся в таком же состоянии, как и на предыдущей стадии: в них хорошо различимы хромосомы типа «ламповых щёток» и множество периферических ядрышек разных размеров. Свободная от желтка цитоплазма становится более гетерогенной: в области вокруг ядра просматриваются различной формы более светлые участки, гранулярные и фибриллярные структуры. Откладка желтка происходит оппозиционно и распространяется к центру клетки. Желточные гранулы эозинофильные, а также окрашиваются в жёлто-оранжевый цвет азановым методом, в тёмно-фиолетовый – ШИК-методом, в серо-коричневый – альциановым синим (рН = 0,5 и 2,5). *Zona pellucida* характеризуется положительной ШИК-реакцией (рис. 1, F). Фолликулярные клетки кубической формы, имеют крупные овальные ядра с ядрышками и гранулярным хроматином.

**Вителлогенетический ооцит (стадия 4).** Ооциты данной стадии имеют средний размер – 634,52 мкм ( $\text{lim} = 527,78\text{--}711,70$  мкм;  $n = 10$ ) (рис. 2, A, B). Их цитоплазма дифференцирована на широкую периферическую зону с желточными гранулами разных размеров и центральную часть (вокруг ядра), свободную от желтка. Периферические желточные гранулы мелкие, по мере приближения к центру клетки их размеры увеличиваются. Крупное овальное ядро ооцита имеет волнистую границу и содержит хорошо выраженные ядрышки (см. рис. 2, B). В целом состояние фолликулярных клеток и *zona pellucida* соответствуют таковым стадии 3.

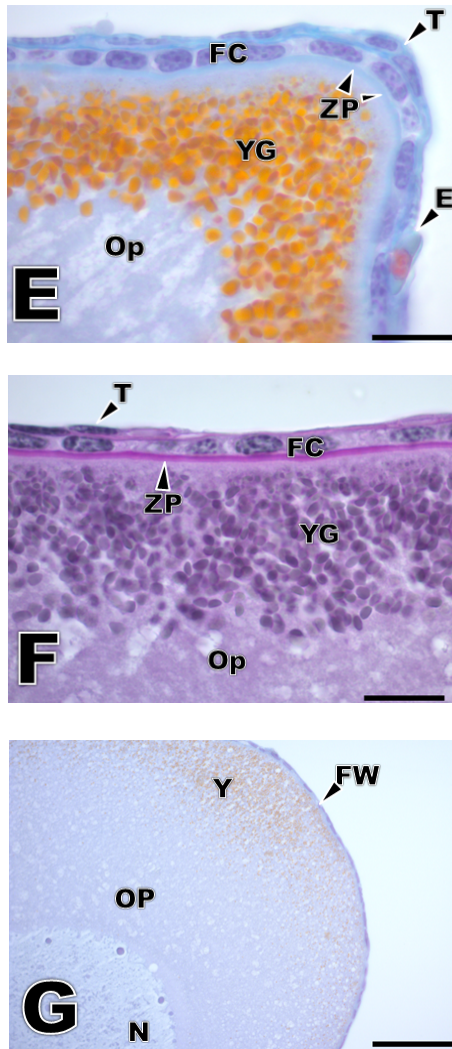
**Вителлогенетический ооцит (стадия 5).** Ооциты имеют размеры 875,30 мкм ( $\text{lim} = 647,58\text{--}1163,36$ ;  $n = 10$ ) (рис. 2, C, D). В целом они сходны с ооцитами предыдущей стадии, от которых отличаются следующим: 1 – свободная от желтка цитоплазма практически отсутствует, желточные гранулы заполняют почти весь объём клетки до ядра (рис. 2, C); 2 – в периферических участках цитоплазмы появляются зёрна меланина тёмно-коричневого цвета (рис. 2, D). *Zona pellucida* хорошо развита. Вокруг некоторых ооцитов расположены фолликулярные клетки кубической формы, их крупные ядра с гранулярным хроматином. Вокруг других ооцитов – фолликулярные клетки плоской формы: цитоплазма вытянута вдоль поверхности ооцита, длинные палочковидные ядра окрашены гомогенно.

**Зрелый ооцит (стадия 6).** Ооциты перед овуляцией имеют размеры 1534,33 мкм ( $\text{lim} = 1258,65\text{--}1696,50$ ;  $n = 10$ ). Практически весь объём клетки занимает желток (рис. 2, E).



**Рис. 1.** Ранние этапы оогенеза *Salamandrella keyserlingii*: *A* – группа овогониев в стенке яичника (стадия 1); *B* – фрагмент превителлогенетического фолликула (стадия 2); *C* – периферический участок превителлогенетического фолликула; *D* – ранний вителлогенетический фолликул (стадия 3); *E, F* – периферические участки раннего вителлогенетического фолликула; *G* – ранний вителлогенетический фолликул с дисперсным распределением желтка. Окраска: *A* – гематоксилин Майера–эозин; *B* – альциановый синий, pH = 2,5; *C, F* – ШИК-метод; *D, E, G* – модифицированный азановый метод. Шкалы: *A, B* – 50 мкм; *C, E, F* – 20 мкм; *D* – 200 мкм; *G* – 100 мкм. Микрофотографии В.В. Ярцева.

*AB+* – положительная реакция с альциановым синим (pH = 2,5); *Y* – желток; *YG* – желточные гранулы; *O* – овогонии; *S* – строма; *FW* – стенка фолликула;



*T* – тека; *FC* – фолликулярные клетки; *Op* – цитоплазма (ооплазма), свободная от желтка; *PAS*<sup>+</sup> – ШИК-положительная реакция; *E* – эритроцит; *N* – ядро; *n* – ядрышко; *ZP* – *zona pellucida*

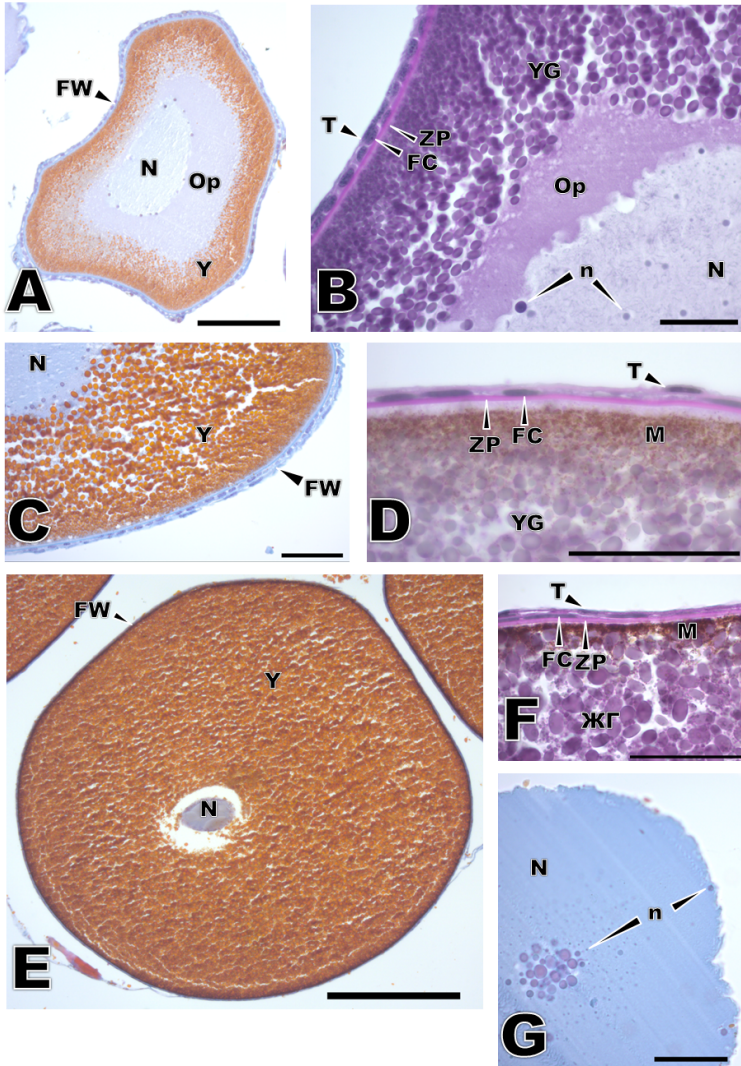
[**Fig. 1.** Early stages of oogenesis in *Salamandrella keyserlingii*: *A* - nest of oogonia in the wall of the ovary (Stage 1); *B* - part of the previtellogenic follicle (Stage 2); *C* - peripheral part of the previtellogenic follicle; *D* - early vitellogenic follicle (Stage 3); *E*, *F* - peripheral part of the early vitellogenic follicle; *G* - early vitellogenic follicle with dispersed yolk granules.

Staining: *A* - Mayer's hematoxylin-eosin; *B* - pH 2.5 alcian blue; *C*, *F* - PAS-method;

*D*, *E*, *G* - azan modified. Scales: *A*, *B* - 50  $\mu$ m; *C*, *E*, *F* - 20  $\mu$ m;

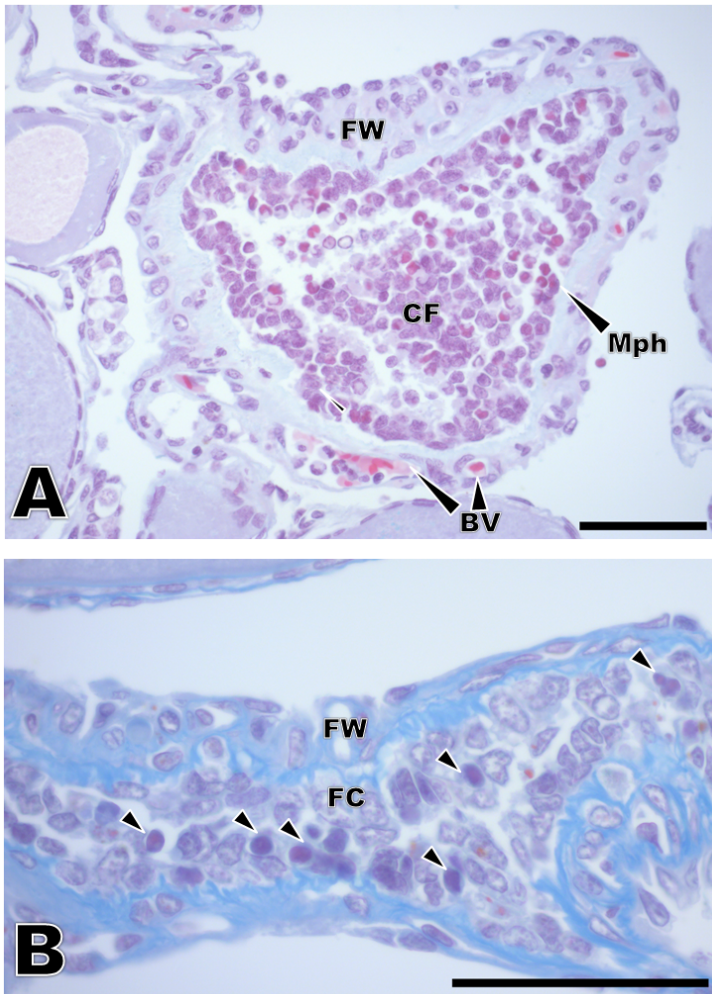
*D* - 200  $\mu$ m; *G* - 100  $\mu$ m. Micrographs by VV Yartsev.

AB<sup>+</sup>: alcian blue positive reaction (pH = 2.5), FC: follicle cells, Y: yolk, YG: yolk granules, O: oogonia, S: stroma, FW: follicular wall, T: theca of follicle, Op: ooplasm, PAS<sup>+</sup>: PAS positive reaction, E: erythrocyte, N: nucleus, n: nucleolus, ZP: *zona pellucida*]



**Рис. 2.** Поздние этапы оогенеза *Salamandrella keyserlingii*: *A* – вителлогенетический фолликул (стадия 4); *B* – фрагмент вителлогенетического фолликула (стадия 4); *C* – фрагмент вителлогенетического фолликула (стадия 5); *D* – периферический участок вителлогенетического фолликула (стадия 5); *E* – зрелый фолликул (стадия 6); *F* – периферический участок зрелого фолликула; *G* – ядро зрелого фолликула. Окраска: *A, C, E, G* – модифицированный азановый метод; *B, D, F* – ШИК-метод. Шкала: *A, E* – 200 мкм; *B, D, F, G* – 50 мкм; *C* – 100 мкм. Микрофотографии В.В. Ярцева. М – меланин, другие обозначения, как на рис. 1

[**Fig. 2.** Later stages of oogenesis in *Salamandrella keyserlingii*: *A* - vitellogenic follicle (Stage 4); *B* - peripheral part of vitellogenic follicle (Stage 4); *C* - part of vitellogenic follicle (Stage 5); *D* - peripheral part of vitellogenic follicle (Stage 5); *E* - postvitellogenic follicle (Stage 6); *F* - peripheral part of postvitellogenic follicle; *G* - nucleus (germinal vesicle) of postvitellogenic follicle. Staining: *A, C, E, G* - azan modified; *B, D, F* - PAS-method. Scales: *A, E* - 200  $\mu\text{m}$ ; *B, D, F, G* - 50  $\mu\text{m}$ ; *C* - 100  $\mu\text{m}$ . Micrographs by VV Yartsev. M: melanin granules, other abbreviations as in Fig. 1]



**Рис. 3.** Постовуляционные фолликулы яичника *Salamandrella keyserlingii*: *A* – ранний постовуляционный фолликул; *B* – поздний постовуляционный фолликул. Стрелки указывают на участки с гиперхромией и фрагментированными ядрами. Окраска: *A* – альциановый синий, pH = 2,5; *B* – модифицированный азановый метод. Шкала: 100 мкм. Микрофотографии В.В. Ярцева.

CF – полость фолликула; Mph – макрофаги;

BV – кровеносные сосуды; другие обозначения, как на рис. 1 и 2

[**Fig. 3.** Postovulatory follicles in the ovary of *Salamandrella keyserlingii*: *A* - early postovulatory follicle; *B* - late postovulatory follicle. Arrows: hyperchromic and fragmented nucleus. Staining: *A* - alcian blue, pH = 2.5; *B* - azan modified. Scale: 100  $\mu$ m. Micrographs by VV Yartsev. CF: cavity of the follicle, Mph: macrophages, BV: blood vessels, other abbreviations as in Figs. 1 and 2]

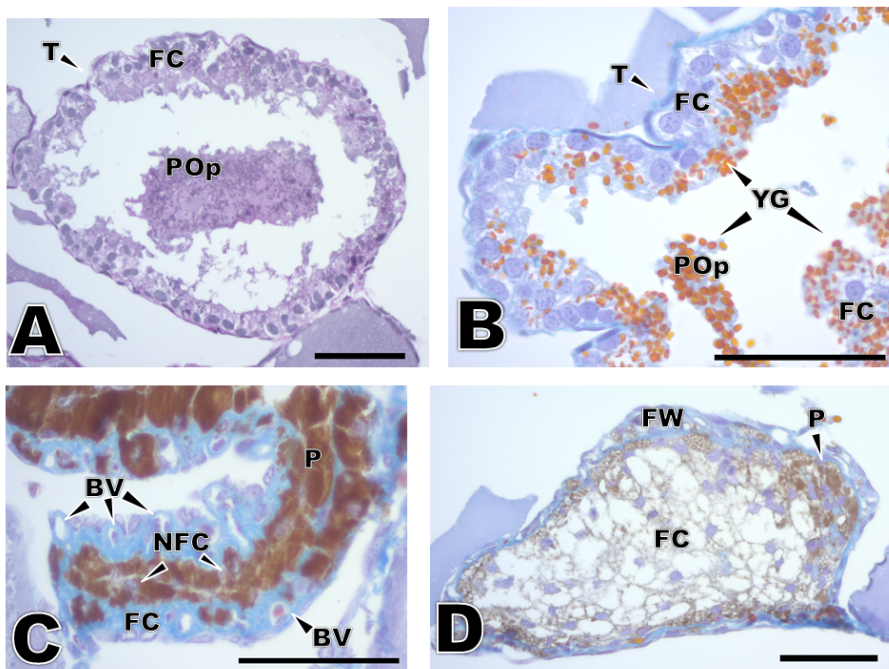
По его количеству яйцо мезолецитальное, а по характеру распределения – телолицетальное. Ядро несколько смещено к анимальному полюсу, имеет волнистые границы (см. рис. 2, *G*). В ядре хорошо различимо множество ядрышек, которые могут располагаться по периферии либо группой в его центре. В отличие от предыдущей стадии, меланин образует на поверхности яйца плотное тёмно-коричневое скопление (см. рис. 2, *F*). Фолликулярные клетки только плоского типа, *zona pellucida* выглядит, как на предыдущей стадии.

**Постовуляционный фолликул.** Выход ооцита из фолликула вызывает комплекс морфофизиологических изменений фолликулярных клеток и теки. Ранний постовуляционный фолликул характеризуется сильной васкуляризацией, причём в просветах более крупных сосудов находится значительное количество лейкоцитов (см. рис. 3, *A*). Клетки теки преобразуются из плоского эпителиального пласта в мощную оболочку с хорошо развитым волокнистым межклеточным веществом, богатым коллагеном (положительная реакция с анилиновым синим при окрашивании азановым методом). Ядра клеток теки крупные, полиморфные, с гранулярным хроматином: треугольные, овальные, круглые, часто многолопастные. Часть клеток имеют светлую цитоплазму. Полость постовуляционного фолликула заполнена массой фолликулярных клеток, среди которых хорошо заметно множество макрофагов с изогнутыми палочковидными или сегментированными ядрами и гранулярным хроматином.

В более поздних постовуляционных фолликулах васкуляризация стенок развита меньше (см. рис. 3, *B*). Часть фолликулярных клеток в полости фолликула характеризуются признаками деградации: гиперхромия, распад ядра (кариорексис), цитоплазма в виде тонкого ободка вокруг ядра либо фрагментирована.

**Атретические фолликулы.** У исследованных самок выявлена атрезия фолликулов различных стадий (рис. 4). В ходе деградации фолликула активное участие принимают фолликулярные клетки, которые увеличиваются в размерах. Их ядра становятся круглыми, овальными, с хорошо выраженными одним или несколькими ядрышками. На ранних стадиях атрезии, после нарушения целостности ооцита, фолликулярные клетки обнаруживаются не только по периферии фолликула, но и ближе к его центру (рис. 4, *A, B*). В этих клетках увеличивается ядро, в нём различимы одно или несколько ядрышек и гранулярный хроматин. Вероятно, данные изменения в структуре фолликулярных клеток и их положение в фолликуле связаны с их миграцией вглубь погибшего ооцита и фагоцитированием его фрагментов. Тека в этот период не вовлечена в процесс и имеет вид тонкой оболочки. На более поздних этапах фолликулярные клетки приобретают адипоцитоподобную морфологию. В них, а также частично в клетках теки, появляется коричневый пигмент (рис. 4, *C, D*). Тека увеличивается в объёмах, васкуляризуется.





**Рис. 4.** Атретические фолликулы яичника *Salamandrella keyserlingii*: *A, B* – фрагменты ранних атретических фолликулов; *C, D* – фрагменты поздних атретических фолликулов. Окраска: *A, B, D* – модифицированный азановый метод; *C* – ШИК-метод. Шкала: 100 мкм. Микрофотографии В.В. Ярцева.

POp – фрагменты цитоплазмы ооцита; NFC – ядра фолликулярных клеток; P – пигмент; другие обозначения, как на рис. 1–3

[**Fig. 4.** Atretic follicles in the ovary of *Salamandrella keyserlingii*: *A, B* – parts of the early atretic follicles; *C, D* – parts of the late atretic follicles. Staining: *A, B, D* – azan modified; *C* – PAS-method, NFC – nucleus of the follicle cell, POp – part of the ooplasm, P – pigment, other abbreviations as in Figs. 1-3]

Оогонии отмечены практически во всех исследованных яичниках. У самок перед икротетанием в яичнике преобладают зрелые и превителлогенетические фолликулы. В яичнике самки во время овуляции наряду с данными фолликулами появляются и постовуляционные. После икротетания в яичниках преобладают превителлогенетические и постовуляционные фолликулы, присутствуют также единичные атретические фолликулы. У самок перед икротетанием, во время овуляции и сразу после икротетания выявлены ооциты с относительно небольшим количеством желтка, который, в отличие от остальных ранних вителлогенетических ооцитов, распределён по клетке дисперсно (см. рис. 1, *G*), а не в виде полосы по периферии клетки (рис. 1, *D*). У некоторых из таких ооцитов *zona pellucida* была выражена, у других – отсутствовала. Самки с мелкими лентовидными яичниками

и тонкими яйцеводами имели только превителлогенетические фолликулы. Учитывая небольшую длину тела самок данной группы, использованных в данной работе (см. таблицу), они могут быть отнесены к неполовозрелым. У одной из них, отловленной в середине июля ( $L = 53,4$  мм), отмечено активное формирование мелких превителлогенетических фолликулов. У самок с признаками созревания половой системы также присутствуют превителлогенетические фолликулы, а количество вителлогенетических фолликулов увеличивается в ходе созревания. У некоторых из них присутствовали и атретические фолликулы.

Микроструктура яичника и его элементов у *S. keyserlingii* сходна с таковой других хвостатых земноводных [13, 14]. Строение атретических фолликулов *Andrias davidianus* [15], лягушек – *Rana temporaria*, *Pelophylax lessonae* и *P. ridibundus* [16] также соответствует таковой сибирского углозуба. Наиболее обособлены яйцевыводящие виды хвостатых земноводных, у которых постовуляционные фолликулы превращаются в жёлтые тела, обеспечивающие беременность [17, 18].

Существуют различные схемы периодизации оогенеза у земноводных. Наиболее широко распространённой является схема, основанная на данных по *Xenopus laevis* [19]. Она включает 6 стадий оогенеза, объединяемых в 3 основных периода: превителлогенез (стадии 1–2), вителлогенез (стадии 3–5) и поствителлогенез (стадия 6). При этом оогонии не включены в данную схему. В других работах по бесхвостым земноводным выделяют до 7 стадий созревания ооцитов [16]. Аналогичные различия встречаются и для хвостатых земноводных. Так, периодизация оогенеза видов рода *Ambystoma* [14] также исключает рассмотрение оогониев и включает 2 превителлогенетические стадии, 3 стадии вителлогенеза и одну стадию созревания (предовуляционный ооцит). Р. Шарон и соавт. [20] определили 6 стадий оогенеза у *Salamandra salamandra*, в которые включены и оогонии. Опираясь на данные схемы, нами выделено 6 стадий оогенеза *S. keyserlingii*: оогонии и 5 стадий для растущих ооцитов I порядка на стадии диплолены. Такая периодизация основана на наиболее заметных качественных и количественных изменениях ооцитов, *zona pellucida* и фолликулярных клеток сибирского углозуба. Стадия 1, период превителлогенетического роста, может быть в свою очередь разделена на две подстадии – ранних и поздних превителлогенетических фолликулов, как у других земноводных [14, 16, 19, 20].

В момент активного накопления желтка фолликулы яичника *Hynobius nigrescens*, *H. hidamontanus* [8], а также *S. keyserlingii* [3, 7, наши данные] приобретают зелёную окраску мятного оттенка. Зелёный цвет желточных гранул описан у некоторых древесных лягушек, в то время как у большинства других земноводных желток желтовато-кремового цвета [21]. М. Хасуми [8] предположил, что зелёная окраска желтка может выполнять функцию маскировки при развитии в водоёмах, богатых зелёными водорослями.

Созревшие фолликулы *H. nigrescens* имеют тёмно-коричневый цвет [8], а *S. keyserlingii* – чёрный [3, 7, наши данные]. Тёмные тона формируются в результате отложения меланина по периферии яйца. Для другого представителя данного семейства – *Batrachuperus pinchonii* – показано, что в ходе оогенеза не происходит накопления меланина в ооцитах [22]. В связи с этим у видов рода *Batrachuperus*, размножающихся в ручьях, икринки окрашены в желтоватые тона [23]. Светлая окраска икринок отмечена и у других реофильных углозубых – *Ranodon sibiricus* [1], *Onychodactylus japonicus* [24]. Отсутствие меланина в яйцах характерно для многих земноводных, размножающихся в проточной воде [25]. Отсутствие меланина в яйце иногда встречается и у *S. keyserlingii*, такие эмбрионы окрашены в светлые тона (кладки из г. Екатеринбург, Средний Урал: персональное сообщение В.Л. Вершинина).

Наличие вителлогенетических фолликулов с небольшим количеством рассеянного по цитоплазме желтка у самок до икрометания и сразу после него указывает на их формирование в ходе вителлогенеза в предшествующий отлову период активности. Такие фолликулы не описаны в ходе оогенеза у других углозубых – *H. nigrescens* [8] и *B. pinchonii* [22]. Причины формирования и дальнейшая судьба таких фолликулов неизвестны. В них может возобновиться накопление желтка в ходе следующего периода вителлогенеза, или они могут подвергнуться атрезии.

### Заключение

В оогенезе *S. keyserlingii* могут быть выделены 6 основных стадий на основе состояния ядра, *zona pellucida*, наличия желточных гранул и степени заполнения ими цитоплазмы ооцита, количеству меланиновых зёрен в кортикальном слое ооцита. Накопление меланина в овоцитах в ходе их созревания – особенность оогенеза сибирского углозуба, общая с другими представителями семейства Hynobiidae, характеризующимися лимнофильным типом размножения.

Авторы благодарны В.Л. Вершинину (г. Екатеринбург) за дополнительную информацию об изменчивости окраски яиц сибирского углозуба.

### Литература

1. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. Второе издание, переработанное. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.
2. Raffaëlli J. Les Urodèles du monde. 2e édition. Penclen Édition, 2013. 472 p.
3. Ярцев В.В. Репродуктивная биология хвостатых земноводных рода *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2014. 253 с.
4. Савельев С.В., Куранова В.Н., Бесова Н.В. Размножение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* // Зоологический журнал. 1993. Т. 72, вып. 8. С. 59–69.

5. Kuranova V.N., Saveliev S.V. Reproductive cycles of the Siberian newt *Salamandrella keiserlingii* Dybowsky, 1870 // Herpetologia Bonnensis II. Proceeding of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica. 2006. P. 73–76.
6. Ярцев В.В., Куранова В.Н. Состояние половой системы сибирского углозуба *Salamandrella keiserlingii* Dybowsky, 1870 на разных этапах репродуктивного цикла // Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии : тезисы докл. I Всерос. молодеж. науч. конф., посвящ. 125-летию биол. иссл-й ТГУ. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2010. С. 54.
7. Yartsev V.V., Kuranova V.N. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian Salamander, *Salamandrella keiserlingii* (Caudata, Hynobiidae) // Asian Herpetological Research. 2015. Vol. 6, № 3. P. 169–183.
8. Hasumi M. Seasonal fluctuations of female reproductive organs in the salamander *Hynobius nigrescens* // Herpetologica. 1996. Vol. 52, № 4. P. 598–605.
9. Гаранин В.И., Панченко И.М. Методы изучения амфибий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. М., 1987. С. 8–25.
10. Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба, *Hynobius keiserlingii*, на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран : Тр. Зоол. ин-та Академии наук СССР (Ленинград). 1984. Т. 124. С. 12–54.
11. Exbrayat J.M. Classical methods of visualization // Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization / ed. by J. M. Exbrayat. London ; New York : CRC Press Taylor and Francis Group, Boca Raton, 2013. P. 3–58.
12. Exbrayat J.M. Histochemical Methods // Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization / ed. by J. M. Exbrayat. London ; New York : CRC Press Taylor and Francis Group, Boca Raton, 2013. P. 59–138.
13. Delsol M. Appareil génital femelle. Anatomie–histologie. Cycle annuel et déterminisme du cycle // Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie. T. XIV, Fasc. 1A. / ed. par P.P. Grassé, M. Delsol. Paris : Masson, 1995. P. 1231–1264.
14. Uribe M.C.A. The ovary and oogenesis // Reproductive biology and phylogeny of Urodela / ed. by D.M. Sever. Science Publishers, 2003. P. 135–142.
15. Zhang Y., Jia L., Wang H. Microstructure and ultrastructure of atretic follicles in the Chinese giant salamander *Andrias davidianus* // Acta Zool. Sinica. 2004. Vol. 50, № 4. P. 615–621.
16. Ogielska M., Rozenblut B., Augustyn'ska R., Kotusz A. Degeneration of germline cells in amphibian ovary // Acta Zoologica. 2010. Vol. 91, № 3. P. 319–327.
17. Joly J. La reproduction de la Salamandre terrestre (*Salamandra salamandra* L.) // Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie. Vol. 14, Fasc. 1B: Batraciens / ed. par P.P. Grassé, M. Delsol. Paris : Masson, 1986. P. 471–486.
18. Vilter V. La reproduction de la Salamandre noire (*Salamandra atra*) // Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie. Vol. 14, Fasc. 1B: Batraciens / ed. par P.P. Grassé, M. Delsol. Paris : Masson, 1986. P. 487–495.
19. Dumont J.N. Oogenesis in *Xenopus laevis* (Daudin). I. Stages of oocyte development in laboratory maintained animals // J. Morph. 1972. Vol. 136, № 2. P. 153–179.
20. Sharon R., Degani G., Warburg M.R. Oogenesis and the ovarian cycle in *Salamandra salamandra infraimmaculata* Mertens (Amphibia; Urodela; Salamandridae) in fringe areas of the taxon's distribution // J. Morph. 1997. Vol. 231, № 2. P. 149–160.
21. Salthe S.N., Mechat J.S. Reproductive and courtship pattern // Physiology of the Amphibian / ed. by B.L. Lofts. N. Y. : Academic Press, 1974. P. 309–521.
22. Jia L., Zhang Y. Microstructure and ultrastructure of ovarian follicular cells in little salamander, *Batrachuperus pinchonii* // Zool. Res. 2000. Vol. 21, № 5. P. 419–421.

23. Ebrahimi R., Kami H.G., Stöck M. First description of egg sacs and early larval development in hynobiid salamanders (Urodela, Hynobiidae, *Batrachuperus*) from North-Eastern Iran // Asiatic Herpetol. Res. 2004. Vol. 10. P. 168–175.
24. Akita Y. Notes on the egg-laying site of *Onychodactylus japonicus* on Mt. Hodatsu // Japanese Journal of Herpetology. 1982. Vol. 9, № 4. P. 111–117.
25. Duellman W.E., Trueb L. Biology of Amphibians. N. Y. : McGraw-Hill, 1986. 670 p.

Поступила 19.09.2015 г.; повторно 10.10.2015 г.; принята 15.10.2015 г.

**Авторский коллектив:**

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

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

**Экброя Жан-Мари** – д-р наук (биология), профессор, зав. лабораторией общей биологии Католического университета Лиона, профессор; зав. лабораторией сравнительной репродукции и развития Практической школы высших исследований (г. Лион, Франция).

E-mail: [jmexbrayat@univ-catholyon.fr](mailto:jmexbrayat@univ-catholyon.fr); [jean-marie.exbrayat@ephe.sorbonne.fr](mailto:jean-marie.exbrayat@ephe.sorbonne.fr)

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

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

Yartsev VV, Exbrayat JM, Kuranova VN. Oogenesis in the Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):127-144. doi: 10.17223/19988591/32/7. In Russian, English summary

**Vadim V. Yartsev<sup>1</sup>, Jean-Marie Exbrayat<sup>2</sup>, Valentina N. Kuranova<sup>1</sup>**

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

<sup>2</sup> Université Catholique de Lyon, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Lyon, France

### **Oogenesis in the Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)**

Previous studies have described the possibility of biennial reproductive cycle in females of *Salamandrella keyserlingii*. To verify this statement, the detailed observation the females captured throughout the year or more and description of oogenic stages are necessary. In this study, we described all stages of oogenesis from oogonia to mature oocytes, also postovulatory and atretic follicles in *S. keyserlingii*. We studied females with a various reproductive system state captured in May-August 2005, 2006, and 2013 in the suburbs of Tomsk (the southeast of Western Siberia, Russia). We conducted histological and histochemical examinations of the ovaries using the Mayer's hematoxylin-eosin, modified azan, alcian blue (pH = 0.5 and 2.5), and PAS staining methods. We divided the oogenesis into 6 stages. Oogonia (stage 1) are the smallest of oogenic cells (Mean diameter: Mean, Range; 20.9  $\mu$ m, 14.2-26.4, n = 10), located singly or in groups in the ovarian wall. The stage 2 is previtellogenic oocytes (230.8  $\mu$ m, 93.7-372.9, n = 10). These cells did not have the yolk and zona pellucida. At stage 2, some regions of ooplasm are stained with alcian blue and PAS positive. At stage 3 (494.7  $\mu$ m, 389.4-598.6, n = 10), there are yolk granules in the peripheral parts of oocytes. The zona pellucida is visible and PAS positive. Females before spawning (gravid), during ovulation, and just after

breeding had early vitellogenic follicles with dispersal distribution of yolk granules in the ooplasm. At stage 4 (634.5  $\mu\text{m}$ , 527.8-711.7,  $n = 10$ ), oocytes have two parts in the ooplasm: large peripheral region rich yolk granules and central region without them and contained the nucleus. Oocytes of stage 5 (875.3  $\mu\text{m}$ , 647.6-1163.4,  $n = 10$ ) are rich yolk granules. In the submembranous zone of these cells, numerous small melanin granules are present. Stage 6 is mature oocytes (1534.3  $\mu\text{m}$ , 1258.6-1696.5,  $n = 10$ ). These cells were mesolecithal and telolecithal. Early postovulatory follicles are vascularized, have a thick wall. Inside of these follicles, there are follicle cells and numerous macrophages. Late postovulatory follicles are smaller. Follicle cells inside of them have several signs of degeneration (e.g., karyorhexis, hyperchromia). In several females after spawning and during maturation of the ovary, we detected atretic follicles. During atresia, follicle cells entered into the damaged oocyte. Presence of yolk granules in several atretic follicles is indicated, that vitellogenic follicles were involved into the process. The late atretic follicles contain the pigment or follicular cells having adipocyte-like morphology.

**Acknowledgments:** This work was supported by the Tomsk State University Competitiveness Improvement Program.

We thank Dr. VL Vershinin (Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences) for supplementary information about the coloration variability of eggs in *Salamandrella keyserlingii*.

*The article contains 4 Figures, 1 Tables, 25 References.*

**Key words:** Hynobiidae; ovary; oogonium; oocyte; ovarian follicle; atretic follicle; postovulatory follicle

### References

1. Kuz'min SL. Zemnovodnye byvshego SSSR [Amphibians of the former USSR]. 2<sup>nd</sup> edition, corrected. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2012. 370 p. In Russian
2. Raffaëlli J. Les Urodèles du monde. 2<sup>e</sup> édition. Condé-sur-Noireau, France: Penclen Édition; 2013. 472 p. In French
3. Yartsev VV. *Reproduktivnaya biologiya khvostatykh zemnovodnykh roda Salamandrella (Amphibia: Caudata, Hynobiidae)* [Reproductive biology of salamanders of genus *Salamandrella* (Amphibia: Caudata, Hynobiidae). CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 2014. 253 p. In Russian
4. Savel'ev SV, Kuranova VN, Besova NV. Reproduction of Siberian salamander *Salamandrella keyserlingii*. *Zoologicheskii zhurnal*. 1993;72(8):59-69. In Russian, English summary
5. Kuranova VN, Saveliev SV. Reproductive cycles of the Siberian newt *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870. In: *Herpetologia Bonnensis II*. Proc. of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica 27 September - 2 October 2005 Bonn, Germany. Vences M, Kohler J, Ziegler T, Bohme W, editors. 2006. pp. 73-76.
6. Yartsev VV, Kuranova VN. Sostoyanie polovoy sistemy sibirskogo uglozuba *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 na raznykh etapakh reproduktivnogo tsikla [State of male and female reproductive systems of *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 at different stages of reproductive cycles]. In: *Fundamental'nye i prikladnye aspekty sovremennoy biologii*. Tezisy dokl. I Vseross. molodezh. nauch. konf., posvyashchennaya 125 letiyu biol. issl-y TGU [Fundamental and applied aspects of Current Biology. Proc. of the 1<sup>st</sup> Russian Conference of Young Scientists dedicated to the 125<sup>th</sup> Anniversary of Biological Research at Tomsk State University]. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 2010. p. 54. In Russian

7. Yartsev VV, Kuranova VN. Seasonal dynamics of male and female reproductive systems in the Siberian Salamander, *Salamandrella keyserlingii* (Caudata, Hynobiidae). *Asian Herpetol. Res.* 2015;6(3):169-183. doi: [10.16373/j.cnki.ahr.140033](https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.140033)
8. Hasumi M. Seasonal fluctuations of female reproductive organs in the salamander *Hynobius nigrescens*. *Herpetologica.* 1996;52(4):598-605.
9. Garanin VI, Panchenko IM. Metody izucheniya amfibiy v zapovednikakh [Methods to study amphibians in reserves]. In: *Amfibii i reptilii zapovednykh territoriy*. Sbornik nauchnykh trudov TsNIIIL Glavokhoty RSFSR [Amphibians and Reptiles of Reserve Territories. Proceedings]. Moscow; 1987. pp. 8-25. In Russian
10. Basarukin AM, Borkin LJ. Distribution, ecology and morphological variability of the Siberian salamander, *Hynobius keyserlingii*, of the Sakhalin Island. In: *Ecology and Faunistics of Amphibians and Reptiles of the USSR and Adjacent Countries*. Proceedings of the Zoological Institute. Vol. 124. Borkin LJ, editor. Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1984. pp. 12-54. In Russian
11. Exbrayat JM. Classical methods of visualization. In: *Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization*. Exbrayat JM, editor. Boca Raton, London, New York: CRC Press Taylor and Francis Group; 2013. pp. 3-58.
12. Exbrayat JM. Histochemical Methods. In: *Histochemical and Cytochemical Methods of Visualization*. Exbrayat JM, editor. Boca Raton, London, New York: CRC Press Taylor and Francis Group; 2013. pp. 59-138.
13. Delsol M. Appareil génital femelle. Anatomie-histologie. Cycle annuel et déterminisme du cycle. In: *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie. T. XIV, Fasc. 1A*. Grassé PP, Delsol M, editors. Paris: Masson; 1995. pp. 1231-1264. In France
14. Uribe MCA. The ovary and oogenesis. In: *Reproductive biology and phylogeny of Urodela*. Vol. 1. 1<sup>st</sup> edition. Sever DM, editor. USA: Science Publishers; 2003. pp. 135-142.
15. Zhang Y, Jia L, Wang H. Microstructure and ultrastructure of atretic follicles in the Chinese giant salamander *Andrias davidianus*. *Acta Zool. Sinica.* 2004;50(4):615-621.
16. Ogielska M, Rozenblut B, Augustyn'ska R, Kotusz A. Degeneration of germline cells in amphibian ovary. *Acta Zoologica.* 2010;91(3):319-327. doi: [10.1111/j.1463-6395.2009.00411.x](https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2009.00411.x)
17. Joly J. La reproduction de la Salamandre terrestre (*Salamandra salamandra* L.). In: *Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie*. Vol. 14. Fasc. 1B: Batraciens. Grassé PP, Delsol M, editors. Paris: Masson; 1986. pp. 471-486. In France
18. Vilter V. La reproduction de la Salamandre noire (*Salamandra atra*). In: *Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie*. Vol. 14, Fasc. 1B: Batraciens. Grassé PP, Delsol M, editors. Paris: Masson; 1986. pp. 487-495. In France
19. Dumont JN. Oogenesis in *Xenopus laevis* (Daudin). I. Stages of oocyte development in laboratory maintained animals. *J. Morph.* 1972;136(2):153-179. doi: [10.1002/jmor.1051360203](https://doi.org/10.1002/jmor.1051360203)
20. Sharon R, Degani G, Warburg MR. Oogenesis and the ovarian cycle in *Salamandra salamandra infraimmaculata* Mertens (Amphibia; Urodela; Salamandridae) in fringe areas of the taxon's distribution. *J. Morph.* 1997;231(2):149-160. doi: [10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199702\)231:2<149::AID-JMOR4>3.0.CO;2-9](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199702)231:2<149::AID-JMOR4>3.0.CO;2-9)
21. Salthe SN, Mecham JS. Reproductive and courtship pattern. In: *Physiology of the Amphibian*. Lofts BL, editor. New York: Academic Press; 1974. pp. 309-521.
22. Jia L, Zhang Y. Microstructure and ultrastructure of ovarian follicular cells in little salamander, *Batrachuperus pinchonii*. *Zool. Res.* 2000;21(5):419-421.
23. Ebrahimi R, Kami HG, Stöck M. First description of egg sacs and early larval development in hynobiid salamanders (Urodela, Hynobiidae, *Batrachuperus*) from North-Eastern Iran. *Asiatic Herpetol. Res.* 2004;10:168-175.

24. Akita Y. Notes on the egg-laying site of *Onychodactylus japonicus* on Mt. Hodatsu. *Japanese Journal of Herpetology*. 1982;9(4):111-117.
25. Duellman WE, Trueb L. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill; 1986. 670 p.

Received 10 September, 2015;

Revised 10 October, 2015;

Accepted 15 October, 2015

**Author info:**

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

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

**Exbrayat Jean-Marie**, Ph.D. (Animal Biology), Dr. Sci. (Natural Sciences), Professor, Laboratory of General Biology, Catholic University of Lyon, Directeur d'Etudes; Professor, Laboratory of Comparative Reproduction and Development, Ecole Pratique des Hautes Etudes (Lyon, France).

E-mail: [jmexbrayat@univ-catholyon.fr](mailto:jmexbrayat@univ-catholyon.fr); [jean-marie.exbrayat@ephe.sorbonne.fr](mailto:jean-marie.exbrayat@ephe.sorbonne.fr)

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

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



## КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 557.11.113:579.254.26:633.71:633.4

doi: 10.17223/19988591/32/8

Н.В. Пермякова<sup>1</sup>, Е.В. Дейнеко<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия

<sup>2</sup> Национальный исследовательский  
Томский государственный университет, г. Томск, Россия

### Фрагменты векторной ДНК, интегрирующиеся в геном трансгенных растений моркови при агробактериальной трансформации

Работа выполнена при поддержке бюджетного проекта ИЦиГ СО РАН VI.62.1.5. «Разработка и совершенствование генетических конструкций для оптимизации экспрессии целевых генов и синтеза рекомбинантных белков медицинского назначения у трансгенных растений и животных».

*Установлено, что при агробактериальной трансформации в геном трансгенных растений могут быть интегрированы не только T-ДНК, включающие кассеты экспрессии с целевыми генами, но и участки нуклеотидных последовательностей, лежащие за пределами T-ДНК. В результате анализа геномной ДНК, выделенной из 119 трансгенных растений моркови (*Daucus carota* L.), выявлена частота переноса векторных ДНК в геном трансгенных растений, которая составила 36,1%. Анализ векторных последовательностей свидетельствовал о том, что обе границы T-ДНК могут быть определены эндонуклеазами и вырезаны неправильно. Однако наиболее важным этапом процессинга T-ДНК остается осуществление точного надреза в области правого концевой повтора. Показано, что в одно и то же растение, кроме T-ДНК, вырезанной с ошибкой, может встраиваться и последовательность вектора, не зависящая от T-ДНК. С помощью секвенирования подтверждены перенос и встраивание в геном трансгенных растений генов, находящихся за пределами T-ДНК.*

**Ключевые слова:** трансгенные растения; краевые векторные последовательности; встраивание T-ДНК, *Agrobacterium tumefaciens*.

### Введение

Агробактериальная трансформация – один из наиболее широко используемых методов введения чужеродных генов в геном не только двудольных, но и некоторых однодольных видов растений. Гены, представляющие интерес для исследователя, клонируются между двумя несовершенными краевыми повторами T-ДНК (левым и правым), единственными элементами в *цис*-положении,

необходимыми для переноса. Оба повтора опознаются в бактериальной клетке белками *vir*-комплекса VirD1/VirD2. Белок VirD2 осуществляет одноцепочечный надрез, обычно между 3-м и 4-м нуклеотидами краевого повтора. Затем, начиная со свободного 3' конца (надрез в области правого краевого повтора), путем замещения «нижней» нити ДНК образуется одноцепочечная нить Т-ДНК (Т-нить). Белок VirD2, выполняющий роль транспортного белка, доставляет Т-нить из бактериальной клетки в растительную [1].

До середины девяностых годов общепринятым оставалось представление о том, что в растительную клетку переносится только Т-ДНК, заключенная между краевыми повторами. Однако рядом исследователей было показано, что это не всегда так [2, 3]. Установлено, что перенос пограничных векторных последовательностей в растительный геном происходит достаточно часто и не зависит от вида трансгенных растений, использованных векторов (коинтегративные, бинарные) и типов присутствующих в генетической конструкции краевых участков (нопалиновые, октопиновые) [4–10]. Более того, в геноме трансгенных растений выявлялись различные типы векторных последовательностей, часть из которых интегрировалась в геном в виде последовательностей, сцепленных с Т-ДНК, тогда как часть других – независимо от Т-ДНК [4, 7, 9].

В настоящее время существуют две гипотезы, объясняющие возможный механизм переноса векторных последовательностей, основанные на ошибках опознавания белками *vir*-комплекса правого и левого повторов, фланкирующих Т-ДНК. В случае если левый концевой повтор не опознается белками *vir*-комплекса, то процессинг Т-ДНК не прерывается (проскакивается) на левом концевом повторе и вслед за Т-ДНК реплицируется векторная последовательность, сцепленная с Т-нитью [6, 9]. Согласно второй гипотезе левый концевой повтор неправильно опознается (как правый) и репликация ДНК начинается с него, проходит всю векторную последовательность, затем, минуя правый концевой повтор, проходит всю Т-ДНК и оканчивается на левом повторе [5, 10].

Встраивание векторных последовательностей в геном трансгенных растений представляется нежелательным явлением. Нуклеотидные последовательности прокариотического происхождения, интегрированные в растительный геном, подвергаются метилированию и, таким образом, инактивируются как чужеродные [11]. Метилирование чужеродных последовательностей, сцепленных с Т-ДНК, влияет у трансгенных растений на стабильность экспрессии перенесенных генов [8, 12]. Известны примеры, когда повторяющиеся участки, или *ori*-репликации, содержащиеся в векторной ДНК, стимулировали перестройки внутри инсерции Т-ДНК [13, 14]. Наличие векторных последовательностей затрудняет исследование районов растительной ДНК, прилежащих к Т-ДНК. Кроме того, перенос в растительный геном генов устойчивости к антибиотикам или селективных маркеров, входящих в состав векторной последовательности, также представляется нежелательным.

В настоящее время трансгенные растения широко используются в мире для различных целей, в том числе и как источники различных рекомбинантных белков (антител, цитокинов, факторов роста, гормонов, рекомбинантных ферментов, а также человеческих и ветеринарных вакцин) [15, 16]. Растения, которые можно употреблять в пищу без предварительной обработки, предоставляют широкие возможности для производства биофармацевтических препаратов. Ранее нами были получены трансгенные растения моркови, продуцирующие интерлейкины 10 и 18 человека, белки-иммуногены CFP10 и ESAT6 *Mycobacterium tuberculosis*, а также S- и M-антигены вируса гепатита В [17–19]. Согласно правилам коммерциализируемые сорта трансгенных растений не должны содержать никаких последовательностей векторной ДНК, лежащей за пределами Т-ДНК. В связи с этим выяснение частоты, с которой могут быть отобраны трансгенные растения, несущие в геноме фрагменты векторной ДНК, уточнение механизмов и особенностей их встраивания представляется актуальным и определяет цель настоящей работы.

### Материалы и методики исследования

В качестве исходного материала было использовано 119 трансгенных ( $T_0$ ) растений моркови, содержащих маркерный ген неомоцинофосфотрансферазы II (*nptII*) и целевые гены интерлейкина-18 человека, иммуногенов *M. tuberculosis* и вируса гепатита В. Все конструкции для трансформации растений были созданы на основе плазмиды pBI121. Трансгенные растения были получены стандартным методом агробактериальной трансформации [20]. Растительную ДНК выделяли стандартным методом [Там же].

Правый и левый концевые повторы Т-ДНК расположены в плазмиде pBI121 между 2454–2478 и 8621–8646 пн соответственно. Общая протяженность последовательности ДНК плазмиды pBI121, расположенной за пределами Т-ДНК, 8600 пн, она содержит восемь генов и два сайта инициации репликации.

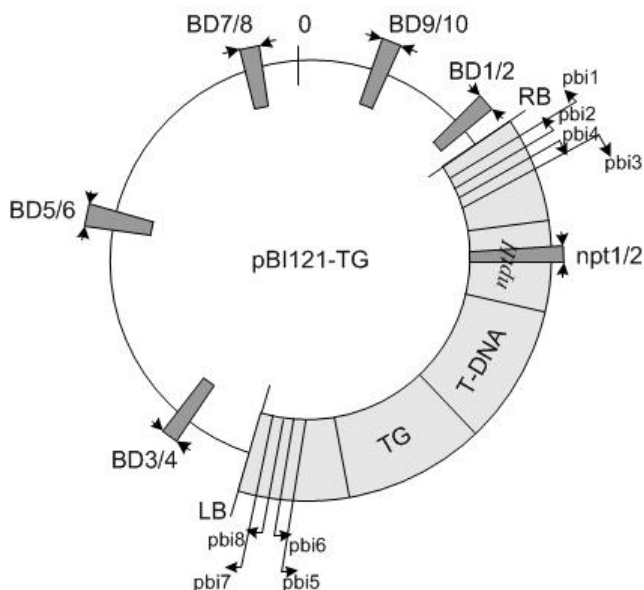
Для детального анализа схемы встраивания векторных фрагментов в геном трансгенных растений при помощи программы Oligo был сконструирован ряд праймеров. Используемые в работе праймеры представлены в табл. 1. Схема расположения мест прикрепления всех пар праймеров приведена на рис. 1. Праймеры на векторную ДНК BD1/2, BD3/4, BD5/6, BD 7/8 и BD 9/10 использовались в мультиплексном ПЦР конкурентно с двумя другими парами праймеров – на ген *nptII* и ген моркови, кодирующий экстенсин.

Реакционная смесь для амплификации объемом 20 мкл содержала: 60 mM Tris-HCl (pH 8,5), 1,5 mM MgCl<sub>2</sub>; 25 mM KCl; 10 mM 2 – меркаптоэтанол; 0,1% Тритон X-100; 0,2 mM каждого dNTP; по 0,25 pM праймера на векторную ДНК; по 0,12 pM праймера на геномную ДНК моркови соответственно; по 0,12 pM праймера на ген неомоцинофосфотрансферазы; 2 ед. термостабильной Taq-ДНК-полимеразы (СибЭнзим, Новосибирск); 30 нг выделенной ДНК.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Праймеры, используемые в эксперименте. Начальная позиция фрагмента указана относительно сайта инициации репликации плазмиды pBI121 [PCR primers used in this study. Starting position of the fragment is relative to the *ori* of plasmid pBI121]**

Обозначение фрагмента [Target]	Последовательность праймеров 5'-3' [Primer sequence 5'-3']	Начальная позиция (пн) [Starting position]	Длина фрагмента (пн) [Fragment length]
Фрагмент BD1/2, прилежащий к RB [Fragment BD1/2 adjacent to the RB]	BD1 ACGTGAAACCCAACATACCC BD2 ATGTGCATGCCAACACAG	1809 nt	284 bp
Фрагмент BD3/4, прилежащий к LB [Fragment BD3/4 adjacent to the LB]	BD3 GATACAGGCAGCCCATCAGTC BD4 TAGCGCCACTCAGTTCCCTCAG	8698 nt	331 bp
Фрагмент BD5/6 в середине векторной ДНК, ближе к LB [Fragment BD5/6 in the center of the vector sequence closer to the LB]	BD5 GCAATGAAGTCGGTCCC BD6 GCGGACAAGTGGTATGAC	11 494 nt	348 bp
Фрагмент BD7/8 в середине векторной ДНК, ближе к RB [Fragment BD7/8 in the center of the vector sequence closer to the RB]	BD7 CGCCATGAAGTCCGTGAATG BD8 TAAGTGCCCTGCGGTATTGA	13 867 nt	582 bp
Фрагмент BD9/10 в середине векторной ДНК, ближе к RB [Fragment BD9/10 in the center of the vector sequence closer to the RB]	BD9 CTGACGCCGTTGGATACAC BD10 GCTCACTCAAAGCGGTAAT	661 nt	519 bp
Ген <i>nptII</i> из T-ДНК области [Gene <i>nptII</i> , from T-DNA region]	<i>npt1</i> CGACGTTGCTACTGAAGCG <i>npt2</i> AAGCACGAGGAAGCGGTCAG	3080 nt	487 bp
Хозяйский ген моркови, кодирующий экстенсин [Carrot host gene encoding extensin]	<i>car1</i> ACCTCCTCCTCCTCACCCTAC <i>car2</i> TAAGTTGGCCTCCATCAGTGTC		249 bp
Ген <i>ftsA</i> <i>A. tumefaciens</i> [ <i>A. tumefaciens</i> gene <i>ftsA</i> ]	A <sub>1</sub> CATGATCGGCCGGTGACA A <sub>2</sub> TGCGCAGGTGCGTTGCTTC	2007165 nt	277 bp
Праймеры для секвенирования [Primers for sequencing]	<i>pbi1</i> GACCTGCAGTCTCATATCTACTCTCAATCC	2783 nt	
	<i>pbi2</i> GATGGATCCATAAATCCCTCGGTATCCA	2754 nt	
	<i>pbi3</i> GACCTGCAGTCGTTTCCCGCCTTCAGT	2513 nt	
	<i>pbi4</i> GATGGATCCTTAATCTCCGCTCATGATC	2540 nt	
	<i>pbi5</i> GACGGATCCACTACGTGAACCATCAC	8294 nt	
	<i>pbi6</i> CACGGATCCGTCTATCAGGGCGATGG	8314 nt	
	<i>pbi7</i> GACGGATCCAACGTCCGCAATGTGTATTAAG	8581 nt	
	<i>pbi8</i> CACAAGCTTGCCCGTCTCACTGGTGA	8535 nt	



**Рис. 1.** Схема мест посадки праймеров в конструкции, использованной для создания трансгенных растений, созданной на основе плазмиды pBI121. Область Т-ДНК (T-DNA) выделена светло-серым цветом. Обозначения: *nptII* – ген неомисинфосфотрансферазы II *Escherichia coli*; TG – целевой ген; LB, RB – повторы, окаймляющие Т-ДНК; 0 – *ori* репликации; BD1/2, BD3/4, BD5/6, BD7/8, BD9/10 – праймеры на векторные последовательности; pbi1, pbi2, pbi3, pbi4, pbi5, pbi6, pbi7, pbi8 – праймеры для секвенирования; npt1/2 – праймеры на ген неомисинфосфотрансферазы II *Escherichia coli* [Fig. 1. Location of the primers in the construction used for generating transgenic plants produced on the basis of the plasmid pBI121. T-DNA region is colored light gray. Abbreviations: *nptII*, gene encoding *Escherichia coli* neomycin phosphotransferase II; TG – target gene; LB and RB, the repeats encompassing T-DNA; 0, *ori*; BD1/2, BD3/4, BD5/6, BD7/8, and BD9/10 are primers for vector sequences; pbi1, pbi2, pbi3, pbi4, pbi5, pbi6, pbi7, and pbi8 are primers for sequencing; and, npt1/2, primers for *Escherichia coli* neomycin phosphotransferase II]

Амплификация осуществлялась в следующем режиме: денатурация 3 мин при 95°C, отжиг праймеров 30 с при 60°C, элонгация 1 мин при 72°C для первых 3 циклов, затем денатурация 30 с при 95°C, отжиг праймеров 30 с при 62°C, элонгация 1 мин при 72°C для последующих 32 циклов. Все амплификации проводились в программируемом амплификаторе «Терцик» фирмы «ДНК Технологии».

Для того чтобы исключить присутствие в анализируемых образцах почвенной бактерии *A. tumefaciens*, дополнительно использовали праймеры на фрагмент ДНК *A. tumefaciens*. Реакционная смесь объемом 15 мкл имела состав, аналогичный составу, описанному для ПЦР с праймерами на векторные последовательности. Амплификация осуществлялась в следующем режиме: 1 цикл денатурация 3 мин при 95°C, отжиг праймеров 30 с при 64°C,

элонгация 1 мин при 72°C, следующие 3 цикла, затем денатурация 40 с при 95°C, отжиг праймеров 30 с при 64°C, элонгация 1 мин при 72°C и затем денатурация 40 с при 95°C, отжиг праймеров 30 с при 62°C, элонгация 1 мин при 72°C для последующих 28 циклов.

Разделение продуктов ПЦР-реакции проводилось путем электрофореза в 6%-ном акриламидном геле. Был выбран полиакриламидный гель, поскольку он является более подходящим, чем агарозный, для разделения фрагментов ДНК, близких по длине.

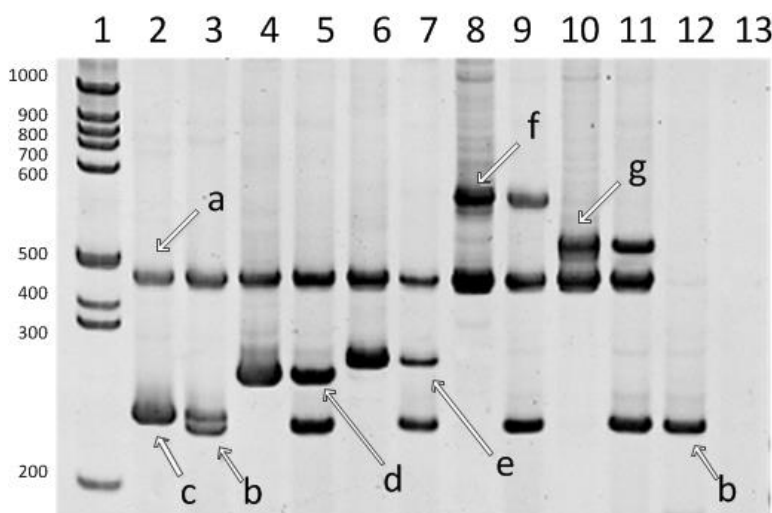
Для уточнения взаиморасположения фрагментов векторной ДНК относительно Т-ДНК у растений моркови № 33/2 и № 106 участки векторной ДНК были секвенированы. Клонирование и секвенирование фрагментов векторной ДНК проводилось методом «инвертированной» ПЦР [21].

Для секвенирования геномную ДНК трансгенных растений (100–200 нг) гидролизовали эндонуклеазами рестрикции TaqI, MspI, Bsp19I или EcoRI, смесь экстрагировали фенолом. ДНК растворяли в лигазном буфере (50 мМ Tris-HCl pH 7,5, 10 мМ MgCl<sub>2</sub>, 10 мМ дитиотрейтол, 1 мМ АТФ) (1–2 нг/мкл) и подвергали самолигированию в течение ночи при температуре 8°C. ДНК осаждали этанолом, растворяли в воде и использовали в качестве матрицы для ПЦР. ПЦР проводили в 50 мкл буфера, содержащего 67 мМ Tris-HCl (pH8,9), 16 мМ (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 1,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,01% Tween 20, 10 мМ β-меркаптоэтанол, 100 мкМ dNTP, 1 мкМ праймеров, 2 ед. акт. Taq-ДНК-полимеразы. Амплификацию осуществляли в течение 32 циклов в следующем режиме: денатурация 1 мин при 94°C, отжиг праймеров 1 мин при 52°C для первого цикла и 30 с при 62°C для всех последующих циклов, элонгация 3 мин при 72°C. Далее 1/10 амплификационных смесей использовали для второго раунда амплификации с «внутренними» праймерами в аналогичных условиях ПЦР. Нуклеотидные последовательности клонированных фрагментов ДНК определяли с использованием «ABI PRISM Big Dye Terminator v3.0 Ready Reaction Cycle Sequencing Kit» (Amersham, UK). Полученные с помощью секвенирования последовательности ДНК были проанализированы методом BLAST по базе данных GenBank.

### Результаты исследования и обсуждение

Результаты нашего исследования показали, что вследствие ошибок процессинга Т-ДНК в геном трансгенных растений переносятся различные фрагменты векторной ДНК. Фрагменты могут быть как совсем небольшими (300–400 пн), так и включать в себя всю векторную последовательность целиком (8 600 пн для плазмиды pV121). На рис. 2 представлена электрофореграмма разделения продуктов амплификации геномной ДНК трансгенных растений моркови. В каждой реакции амплификации участвовало одновременно три пары праймеров – праймеры на ген *nptII*, праймеры на ген экстенсина (хозяйский ген из генома моркови) и одна из пар праймеров

на векторную последовательность. Продукты амплификации, обозначенные на дорожках буквой *a*, соответствуют маркерному гену *nptII*, что свидетельствует о трансгенном статусе анализируемых растений. Фрагменты геномной ДНК, обозначенные на дорожках буквой *b*, соответствуют гену экстенсина, что подтверждает наличие в образцах геномной ДНК из растений моркови. Продукты амплификации, обозначенные буквами *c, d, e, f, g*, соответствуют фрагментам векторной ДНК: *c* – фрагменту BD1/2; *d* – фрагменту BD3/4; *e* – фрагменту BD5/6; *f* – фрагменту BD7/8 и *g* – фрагменту BD9/10.



**Рис. 2.** Взаиморасположение фрагментов, получаемых в результате ПЦР реакций и их последующего разделения путем электрофореза в 6%-ном акриламидном геле. Обозначения: *a* – фрагмент гена *nptII*; *b* – фрагмент гена экстенсина из генома моркови; *c* – векторный фрагмент BD1/2; *d* – векторный фрагмент BD3/4; *e* – векторный фрагмент BD5/6; *f* – векторный фрагмент BD7/8; *g* – векторный фрагмент BD9/10.

На дорожках: 1 – маркер 100 пн (Медиген, Россия), указана длина каждого фрагмента; 2, 4, 6, 8 и 10 – в виде матрицы использовалась ДНК плазмиды рВ1121, ПЦР с праймерами *nptII*, хозяйский ген моркови и BD1/2, BD3/4, BD5/6, BD7/8, BD9/10 (соответственно); 3, 5, 7, 9 и 11 – в виде матрицы использовалась ДНК трансгенных растений моркови, ПЦР с праймерами *nptII*, хозяйский ген моркови и BD1/2, BD3/4, BD5/6, BD7/8, BD9/10 (соответственно); 12 – в виде матрицы использовалась ДНК нетрансгенного растения моркови; 13 – отрицательный контроль, без матрицы

[Fig. 2. Fragments obtained by PCR and their subsequent electrophoretic fractionation in 6% acrylamide gel. Arrows: *a*, fragment of *nptII* gene; *b*, fragment of carrot host gene encoding extensin; *c*, vector fragment BD1/2; *d*, vector fragment BD3/4; *e*, vector fragment BD5/6; *f*, vector fragment BD7/8; *g*, vector fragment BD9/10. Lanes: 1, DNA-marker 100bp (Medigen, Russia), lengths of the fragments (bp) are indicated rightward; 2, 4, 6, 8 and 10 - DNA of plasmid pBi121 with primers for *nptII*, car and BD1/2, BD3/4, BD5/6, BD7/8, BD9/10 (correspondingly); 3, 5, 7, 9 and 11, DNA of transgenic carrot plant, PCR with primers *nptII*, car and BD1/2, BD3/4, BD5/6, BD7/8, BD9/10 (correspondingly); 12, DNA of nontransgenic carrot plant; 13, negative control (without template)]

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Распределение векторных фрагментов, интегрированных  
в геном трансгенных растений моркови**  
[Distribution of the vector sequences inserted into the genome of transgenic carrot plants]

Доля трансгенных растений, несущих различные фрагменты векторной ДНК, % [Fraction of transgenic plants carrying various fragments of vector DNA, %]	Фрагменты ДНК, выявленные с использованием следующих пар праймеров [DNA fragments detected using the following primer pairs]					Расположение векторных последовательностей относительно Т-ДНК [Location of vector sequences relative to T-DNA]
	BD 3/4	BD 5/6	BD 7/8	BD 9/10	BD 1/2	
5,0% (6)	+	+	+	+	+	1. Вся векторная последовательность [Entire vector sequence]
1,7% (2)	+	+	+	+		2. Векторная последовательность, прилежащая к левому повтору Т-ДНК [Vector sequence adjacent to the left border of T-DNA]
1,7% (2)	+	+	+			
5,0% (6)	+	+				
4,2% (5)	+					
Всего 12,6% (15) растений [Totally 12.6% (15) plants]						
2,5% (3)		+	+	+	+	3. Векторная последовательность, прилежащая к правому повтору Т-ДНК [Vector sequence adjacent to the right border of T-DNA]
0,8% (1)				+	+	
3,4% (4)					+	
Всего 6,7% (8) растений [Totally 6.7% (8) plants]						
0,8% (1)	+	+	+		+	4. Векторная последовательность, прилежащая к левому, и к правому повторам Т-ДНК [Vector sequences adjacent to both the left and right borders of T-DNA]
2,5% (3)	+	+			+	
1,7% (2)	+	+		+	+	
1,7% (2)	+		+	+	+	
1,7% (2)	+			+	+	
Всего 8,4% (10) растений [Totally 8.4% (10) plants]						
0,8% (1)	+	+		+		5. Векторная последовательность, прилежащая к левому повтору Т-ДНК, и векторная последовательность, интегрированная независимо от Т-ДНК [Vector sequence adjacent to the left border of T-DNA and vector fragment inserted independently]
0,8% (1)	+			+		
0,8% (1)		+				
0,8% (1)		+	+	+		
Всего 3,4% (4) растений [Totally 3.4% (4) plants]						
Всего 36,1% (43) из 119 проанализированных растений [Totally 36.1% (43) of 119 plants analyzed]						

*Примечание.* В скобках указано число растений, несущих тот или иной фрагмент  
[Note. The number of plants carrying one or another fragment is given in brackets].



При тестировании анализируемых образцов с праймерами на фрагмент ДНК *A. tumefaciens* ни в одном растении не было выявлено последовательностей агробактерии (данные не представлены), что подтверждало ее отсутствие в межклетниках исследуемых растений.

В табл. 2 приведены данные распределения векторных последовательностей у 119 независимо полученных трансгенных растений моркови с праймерами BD1/2, BD3/4, BD5/6, BD7/8, BD9/10. Всего было выявлено 17 типов фрагментов векторной ДНК. Векторные последовательности были обнаружены у 43 из 119 проанализированных растений, что составило 36,1%.

По результатам нашего исследования выявлено шесть растений, несущих все исследуемые фрагменты вектора, что составило 5,0% от общего числа проанализированных растений. Полученные результаты свидетельствуют о том, что векторная последовательность перенесена в геномы трансгенных растений целиком. У других видов растений частота такого переноса варьировала – от 6,8% [5] и 8,0% [9] до 38,6% [22]. Обсуждается гипотеза [22, 23], что синтез нити Т-ДНК в некоторых случаях может не останавливаться на левом краевом повторе Т-ДНК и проскакивать через него. В результате такого проскакивания вместе с Т-ДНК реплицируется вся последовательность вектора. В случае проскакивания и правого краевого повтора вновь начинается синтез Т-ДНК, в итоге в трансгенное растение может быть интегрирована последовательность, состоящая из двух копий Т-ДНК, соединенных между собой всей векторной последовательностью [6].

Пятнадцать растений (12,6%) несли фрагмент векторной ДНК, прилегающий к левому концевому повтору Т-ДНК. Из них шесть растений (5,0%) несли фрагмент вектора средней длины  $4200 \pm 1000$  пн (пары праймеров BD3/4 и BD5/6), пять растений несли небольшой фрагмент вектора длиной 400 до 2900 пн (BD3/4). Два растения (1,7%) несли протяженный векторный фрагмент длиной  $7500 \pm 300$  пн (BD3/4, BD5/6, BD7/8, и BD9/10), а два других несли менее протяженный фрагмент векторной ДНК  $6300 \pm 500$  пн (BD3/4, BD5/6, и BD7/8).

Восемь растений (6,7%) несли фрагмент векторной ДНК, прилегающий к правому концевому повтору Т-ДНК. Из них четыре растения (3,4%) несли короткий фрагмент векторной ДНК длиной  $1000 \pm 400$  пн (выявлен только участок с парой праймеров BD1/2). Три растения (2,5%) несли длинный фрагмент  $7000 \pm 1200$  пн (BD1/2, BD9/10, BD7/8, и BD5/6), и одно растение (0,8%) несло векторный фрагмент средней длины  $2300 \pm 500$  пн (BD1/2 и BD9/10).

Векторные последовательности, прилежащие как к левому, так и к правому концевому повтору Т-ДНК, были выявлены у десяти растений (8,4%) в пяти различных вариантах. У трех растений (2,5%) выявлен фрагмент, прилегающий к левому повтору длиной  $4200 \pm 1000$  пн (BD3/4 и BD5/6), и еще небольшой  $1000 \pm 400$  пн (BD1/2) фрагмент векторной ДНК, прилегающий к правому повтору Т-ДНК. Два растения (1,7%) несли два фрагмента вектор-

ной ДНК, один из которых, имеющий длину  $4200 \pm 1000$  пн (BD3/4 и BD5/6), прилежал к левому повтору Т-ДНК, а второй, длиной  $2300 \pm 500$  пн (BD1/2 и BD9/10), прилежал к правому повтору. Два растения (1,7%) несли два фрагмента векторной ДНК – один прилежал к левому повтору Т-ДНК длиной  $1650 \pm 1250$  пн (BD3/4), другой, длиной  $4300 \pm 1000$  пн (BD1/2, BD9/10, и BD7/8), прилежал к правому повтору Т-ДНК. Еще два (1,7%) растения несли сравнительно небольшие фрагменты векторной ДНК – прилежащий к левому повтору Т-ДНК длиной  $1650 \pm 1250$  пн (BD3/4) и прилежащий к правому повтору Т-ДНК длиной  $2300 \pm 500$  пн (BD1/2 и BD9/10). Одно растение (0,8%) несло два векторных фрагмента – протяженный фрагмент векторной ДНК, прилежащий к левому повтору, длиной  $6300 \pm 500$  пн (BD3/4, BD5/6, и BD7/8), и небольшой фрагмент длиной  $1000 \pm 400$  пн (BD1/2), прилежащий к правому повтору.

Наши данные подтверждают гипотезу, согласно которой при переносе всей векторной последовательности в геном растения происходит ошибка считывания левого концевого повтора – потому что векторных фрагментов, прилежащих к левому повтору, практически в два раза больше (22,7%), чем векторных фрагментов, прилежащих к правому повтору (15,1%). Более того, среди растений, содержащих векторную последовательность, прилежащую к левому концевому повтору, выше разнообразие схем встраивания, чем у растений, содержащих векторную последовательность, прилежащую к правому концевому повтору. Таким образом, мы считаем, что растения, несущие фрагменты вектора, прилежащие к левому концевому, как и растения, несущие все пять векторных фрагментов, образуются в результате ошибок определения левого концевого повтора при процессинге Т-ДНК. Полученные нами данные подтверждают гипотезу о том, что точность надреза в области правого концевого повтора является важным этапом процессинга Т-ДНК [9, 11, 24].

На сегодняшний день разработан ряд методов (введение селективных генов в векторную ДНК, создание специальных систем рекомбинации) [26], позволяющих выявлять и элиминировать растения, несущие фрагменты векторной ДНК. Встраивание гена, летального для растений, в область за границей Т-ДНК также позволяет элиминировать векторные последовательности, однако при трансформации растений подобной конструкцией падает частота трансформации [27]. Также существует метод конструирования, направленный на понижение частоты переноса векторных последовательностей в геном растений. Две или три копии последовательности левого краевого повтора встраиваются в плазмиду непосредственно рядом с исходным левым повтором. Таким образом, частота правильного определения левого повтора значительно возрастает, и Т-ДНК в большинстве случаев вырезается правильно [24]. Как можно заметить, большая часть этих методов направлена на выявление и элиминацию растений, несущих векторные последовательности, прилежащие к концевым векторным повторам. В связи с этим

особый интерес представляют растения, несущие фрагменты векторной ДНК, не сцепленные с Т-ДНК.

По результатам нашего исследования было выявлено 4 таких растения, что составило 3,4% от общего числа проанализированных растений. Среди них было выявлено 2 растения (1,6%), содержащих кроме последовательности вектора, встроившейся независимо от Т-ДНК, длиной 1300±900 пн (BD9/10), еще и фрагмент векторной последовательности, прилежащий к левому повтору, длиной 4200±1000 пн (BD3/4 и BD5/6) или 1 650±1 250 пн (BD3/4). Появление подобных растений могло быть связано с тем, что в процессе репарации участок встроившейся векторной ДНК был заменен на растительную ДНК, или небольшой фрагмент векторной ДНК встроился в растительную ДНК независимо от Т-ДНК. Также нами было выявлено два растения (1,6%), содержащих только один фрагмент векторной ДНК, встроившийся независимо от Т-ДНК, – длинный 5 900±1 600 пн (BD5/6, BD7/8, и BD9/10) и короткий 2 550±2 200 пн (BD5/6). Предполагаемый механизм образования подобных конструкций следующий: при процессинге Т-ДНК белок VirD2 после разрезания нити ДНК тесно связан не только с 5' концом Т-нити, но и с 5' концом не-Т-ДНК-овой части. Таким образом, белок VirD2 может инициировать перенос векторной части плазмиды так же, как и Т-ДНК [9].

Можно предположить, что частота переноса векторных фрагментов, независимых от Т-ДНК, при агробактериальной трансформации может быть еще выше. Так как часть трансформированных растений может нести только фрагмент вектора и не нести Т-ДНК, то при селективном отборе эти растения будут элиминированы. Для идентификации в растительном геноме фрагментов векторной ДНК, встроившихся независимо от Т-ДНК, необходимо создание новых векторов с дополнительными маркерами векторных фрагментов.

Встроившиеся в растительный геном участки векторной ДНК, окружающие Т-ДНК, были клонированы и просеквенированы у двух растений моркови (№33/2 и №106). Поиск гомологичных последовательностей в базе данных GenBank подтвердил их происхождение из плазмиды рВ1121, которую использовали для получения исследуемых трансгенных растений. Выравнивание различных вариантов последовательности, прилежащей к левому концевому повтору, для растения 106 показало, что все они имеют сходство между собой и, по-видимому, относятся к одной копии Т-ДНК. Встраивание таких фрагментов в растительный геном представляется крайне нежелательным событием, особенно принимая во внимание то, что Т-ДНК встраивается преимущественно в транскрипционно активные районы генома [12, 27], что делает теоретически возможным встраивание плазмидного гена под растительный промотор и последующую его экспрессию.

Присутствие векторных последовательностей затрудняет исследование прилежащих к Т-ДНК участков растительной ДНК и выявление рас-

тительных генов, функция которых была нарушена в результате встройки чужеродной инсерции. С точки зрения биобезопасности и коммерческого использования трансгенные растения не должны содержать генов устойчивости к антибиотикам и других «посторонних» фрагментов ДНК. В то же время перенос векторных последовательностей, по-видимому, является частью механизма переноса Т-ДНК, что необходимо принимать во внимание при получении трансгенных растений.

### Заключение

Проведенное нами исследование показывает, что при агробактериальной трансформации в ядерный геном трансгенных растений моркови с частотой 36,1% переносятся и стабильно интегрируются векторные последовательности, которые имеют сложную структуру и несут в себе различные плазмидные гены. Показано, что обе границы Т-ДНК могут определяться и вырезаться неправильно, что приводит к образованию растений, несущих Т-ДНК, с обеих сторон окруженную векторными последовательностями. Показано, что в одно и то же растение, кроме Т-ДНК, вырезанной с ошибкой, может встраиваться и последовательность вектора, не зависящая от Т-ДНК. Встраивание векторных последовательностей подтверждено секвенированием.

### Литература

1. Tzfira T., Citovsky V. *Agrobacterium*-mediated genetic transformation of plants: biology and biotechnology // Curr. Opin. Biotechnol. 2006. Vol. 17, № 2. P. 147–154.
2. Stachel S.E., Timmerman B., Zambryski P. Activation of *Agrobacterium tumefaciens* vir gene expression generates multiple single-stranded T-strand molecules from the pTiA6 T-region: requirement for 5' virD gene products // EMBO J. 1987. Vol. 6, № 4. P. 857–863.
3. Martineau B., Voelker T.A., Sanders R.A. On Defining T-DNA // Plant Cell. 1994. Vol. 6, № 8. P. 1032–1033.
4. Ramanathan V., Veluthambi K. Transfer of non-T-DNA portions of the *Agrobacterium tumefaciens* Ti plasmid pTiA6 from the left terminus of TL-DNA // Plant Mol. Biol. 1995. Vol. 28, № 6. P. 1149–1154.
5. Van der Graaff E., den Dulk-Ras A., Hooykaas P.J. Deviating T-DNA transfer from *Agrobacterium tumefaciens* to plants // Plant Mol. Biol. 1996. Vol. 31, № 3. P. 677–681.
6. Wenck A., Czako M., Kanevski I., Márton L. Frequent collinear long transfer of DNA inclusive of the whole binary vector during *Agrobacterium*-mediated transformation // Plant Mol. Biol. 1997. Vol. 34, № 6. P. 913–922.
7. Kononov M.E., Bassuner B., Gelvin S.B. Integration of T-DNA binary vector “backbone” sequences into the tobacco genome: evidence for multiple complex patterns of integration // Plant J. 1997. Vol. 11, № 5. P. 945–957.
8. Jakowitsch J., Papp I., Moscone E.A., van der Winden J., Matzke M., Matzke A.J.M. Molecular and cytogenetic characterization of a transgene locus that induces silencing and methylation of homologous promoters in trans // Plant J. 1999. Vol. 17, № 2. P. 131–140.
9. De Buck S., de Wilde C., van Montagu M., Depicker A. T-DNA vector backbone sequences are frequently integrated into the genome of transgenic plants obtained by *Agrobacterium* -mediated transformation // Mol. Breed. 2000. Vol. 6. P. 459–468.

10. Yin Z., Wang G.-L. Evidence of multiple complex patterns of T-DNA integration into the rice genome // *Theor. Appl. Genet.* 2000. Vol. 100, № 3–4. P. 461–470.
11. Meza T.J., Stangeland B., Mercy I.S., Skärn M., Nymoer D.A., Berg A., Butenko M.A., Håkelién A.-M., Haslekås C., Meza-Zepeda L.A., Aalen R.B. Analyses of single-copy *Arabidopsis* T-DNA-transformed lines show that the presence of vector backbone sequences, short inverted repeats and DNA methylation is not sufficient or necessary for the induction of transgene silencing // *Nucleic Acids Res.* 2002. Vol. 30, № 20. P. 4556–4566.
12. Iglesias V.A., Moscone E.A., Papp I., Neuhuber F., Michalowski S., Phelan T., Spiker S., Matzke M., Matzke A.J.M. Molecular and cytogenetic analyses of stably and unstably expressed transgene loci in tobacco // *Plant Cell.* 1997. Vol. 9, № 8. P. 1251–1264.
13. Müller A.E., Kamisugi Y., Grüneberg R., Niedenhof I., Hörold R.J., Meyer P. Palindromic sequences and A+T-rich DNA elements promote illegitimate recombination in *Nicotiana tabacum* // *J. Mol. Biol.* 1999. Vol. 291, № 1. P. 29–46.
14. Linden R.M., Ward P., Giraud C., Winocour E., Berns K.I. Site-specific integration by adeno-associated virus // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1996. Vol. 93, № 21. P. 11288–11294.
15. Paul M., Ma J.K.-C. Plant-made pharmaceuticals: leading products and production platforms // *Biotechnol. Appl. Biochem.* 2011. Vol. 58, № 1. P. 58–67.
16. Guan Z., Guo B., Huo Y., Guan Z., Dai J., Wei Y. Recent advances and safety issues of transgenic plant-derived vaccines // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2013. Vol. 97, № 7. P. 2817–2840.
17. Uvarova E.A., Belavin P.A., Permyakova N.V., Zagorskaya A.A., Nosareva O.V., Kakimzhanova A.A., Deineko E.V. Oral immunogenicity of plant-made *Mycobacterium tuberculosis* ESAT6 and CFP10 // *Biomed Res. Int.* 2013. P. 316304.
18. Yakushenko E., Lopatnikova J., Khrapov E., Deineko E., Filipenko M., Voronina E., Turchinovich A., Filipenko E., Pukhnatcheva N., Tukavin G., Schmikova N., Shumny V., Sennikov S., Kozlov V. Use of transgenic carrot plants producing human interleukin-18 for modulation of mouse immune response // *New Research on Biotechnology in Biology and Medicine* /ed. by A.M. Egorov и G. Zaikov. New York, USA : Nova Science Publishers, 2006. P. 97–107.
19. Дейнеко Е.В., Загорская А.А., Поздняков С.Г., Филипенко Е.А., Пермякова Н.В., Сидорчук Ю.В., Уварова Е.А., Позднякова Л.Д., Шумный В.К., Власов В.В., Хэммонд Р.В., Щелкунов С.Н. Анализ продукции М-антигена вируса гепатита В в листьях трансгенных растений моркови // Доклады Академии наук. 2009. № 3. С. 76–79.
20. Draper J., Scott R., Armitidge F. Plant genetic transformation and gene expression: a laboratory manual. Boston : Blackwell Scientific Publications, 1988. 355 p.
21. Ochman H., Ajioka J.W., Garza D., Hartl D.L. Inverse polymerase chain reaction // *BioTechnology.* 1990. Vol. 8, № 8. P. 759–760.
22. Kim S.-R., Lee J., Jun S.-H., Park S., Kang H.-G., Kwon S., An G. Transgene structures in T-DNA-inserted rice plants // *Plant Mol. Biol.* 2003. Vol. 52, № 4. P. 761–773.
23. Lamphear B.J., Barker D.K., Brooks C.A., Delaney D.E., Lane J.R., Beifuss K., Love R., Thompson K., Mayor J., Clough R., Harkey R., Poage M., Drees C., Horn M.E., Streatfield S.J., Nikolov Z., Woodard S.L., Hood E.E., Jilka J.M., Howard J.A. Expression of the sweet protein brazzein in maize for production of a new commercial sweetener // *Plant Biotechnol. J.* 2005. Vol. 3, № 1. P. 103–114.
24. Kuraya Y., Ohta S., Fukuda M., Hiei Y., Murai N., Hamada K., Ueki J., Imaseki H., Komari T. Suppression of transfer of non-T-DNA vector backbone sequences by multiple left border repeats in vectors for transformation of higher plants mediated by *Agrobacterium tumefaciens* // *Mol. Breed.* 2004. Vol. 14, № 3. P. 309–320.
25. Podevin N., De Buck S., De Wilde C., Depicker A. Insights into recognition of the T-DNA border repeats as termination sites for T-strand synthesis by *Agrobacterium tumefaciens* // *Transgenic Res.* 2006. Vol. 15, № 5. P. 557–571.

26. Kondrák M., van der Meer I.M., Bánfalvi Z. Generation of marker- and backbone-free transgenic potatoes by site-specific recombination and a bi-functional marker gene in a non-regular one-border *agrobacterium* transformation vector // *Transgenic Res.* 2006. Vol. 15, № 6. P. 729–737.
27. Hanson B., Engler D., Moy Y., Newman B., Ralston E., Gutterson N. A simple method to enrich an *Agrobacterium*-transformed population for plants containing only T-DNA sequences // *Plant J.* 1999. Vol. 19, № 6. P. 727–734.
28. Zhang J., Guo D., Chang Y., You C., Li X., Dai X., Weng Q., Zhang J., Chen G., Li X., Liu H., Han B., Zhang Q., Wu C. Non-random distribution of T-DNA insertions at various levels of the genome hierarchy as revealed by analyzing 13 804 T-DNA flanking sequences from an enhancer-trap mutant library // *Plant J.* 2007. Vol. 49, № 5. P. 947–959.

Поступила в редакцию 15.07.2015 г.; повторно 05.10.2015 г.; принята 15.10.2015 г.

**Авторский коллектив:**

**Пермякова Наталья Владиславовна** – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории биоинженерии растений Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: [puh@bionet.nsc.ru](mailto:puh@bionet.nsc.ru)

**Дейнеко Елена Викторовна** – профессор, д-р биол. наук, зав. лабораторией биоинженерии растений Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (г. Новосибирск, Россия); профессор кафедры физиологии растений и биотехнологии Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: [deineko@bionet.nsc.ru](mailto:deineko@bionet.nsc.ru)

Permyakova NV, Deineko EV. Vector DNA fragments integrating into transgenic carrot genome during *Agrobacterium*-mediated transformation. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2015;4(32):145-161. doi: 10.17223/19988591/32/8. In Russian, English summary

**Natalya V. Permyakova<sup>1</sup>, Elena V. Deineko<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

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

### **Vector DNA fragments integrating into transgenic carrot genome during *Agrobacterium*-mediated transformation**

Insertion of foreign genes into plants using T-DNA is one of the major techniques for creating stable strains of transgenic plants. This technique, however, is prone to errors, in which vector backbone sequences are also inserted into the plant genome. In present work we assess the rate and diversity of such undesirable vector insertion using sampling of transgenic carrot (*Daucus carota* L.) plants. We have demonstrated that various fragments of vector DNA are transferred to the genome of transgenic carrot plants due to the errors in T-DNA processing. Totally, 17 types of vector DNA fragments were detected. We found vector sequences in 43 of the 119 analyzed plants (36.1%). The fragments can either be very small (300-400 bp) or contain the entire vector sequence (8600 bp in the case of plasmid pBi121). We have also demonstrated that both T-DNA borders can be erroneously determined and cut. Our data confirm the hypothesis that the error in identification of the left terminal repeat occurs during transfer of the entire vector sequence into the plant genome, as the number of the vector sequences adjacent to the left terminal repeat (22.7% 27 plants carrying such fragments) exceeds the number

of those adjacent to the right terminal repeat (15.1% 18 plants carrying such fragments). Our data comply with the published data, stating that a precise cut in the region of the right terminal repeat is an important stage in T-DNA processing. Our work also showed that a vector sequence can be inserted independently of T-DNA into the same plant that carries an incorrectly excised T-DNA. We have found four plants (3.4%) which carry vector fragments that were inserted independently of T-DNA. Presumably, the transfer rate of the vector fragments independently of T-DNA during *Agrobacterium*-mediated transformation can be even higher. Some part of the transformed plants may contain only a vector fragment and lack T-DNA, such plants will be eliminated during selection. The regions of vector DNA from two carrot plants inserted adjacent to T-DNA into the genome of two carrot plants were cloned and sequenced. The search for homologous sequences in GenBank confirmed that they originated from the plasmid pBI121, used for producing these transgenic plants. Thus, the transfer of vector sequences that is an undesirable, but apparently at present unavoidable part of the mechanism of T-DNA transfer, should be kept in mind when producing transgenic plants.

**Acknowledgments:** This work was partially supported by ICiG SB RAS budget Project “Fundamental bases of biotechnology creating therapies and diagnosis of diseases”, VI.62.1.5.

*The article contains 2 Figures, 2 Tables, 28 References.*

**Key words:** transgenic plants; vector backbone sequences; T-DNA integration; *Agrobacterium tumefaciens*.

### References

1. Tzfira T, Citovsky V. *Agrobacterium*-mediated genetic transformation of plants: biology and biotechnology. *Curr. Opin. Biotechnol.* 2006;17(2):147-154. doi: [10.1016/j.copbio.2006.01.009](https://doi.org/10.1016/j.copbio.2006.01.009)
2. Stachel SE, Timmerman B, Zambryski P. Activation of *Agrobacterium tumefaciens vir* gene expression generates multiple single-stranded T-strand molecules from the pTiA6 T-region: requirement for 5' *virD* gene products. *EMBO J.* 1987;6(4):857-863
3. Martineau B, Voelker TA, Sanders RA. On Defining T-DNA. *Plant Cell.* 1994;6(8):1032-1033. doi: [10.1105/tpc.6.8.1032](https://doi.org/10.1105/tpc.6.8.1032)
4. Ramanathan V, Veluthambi K. Transfer of non-T-DNA portions of the *Agrobacterium tumefaciens* Ti plasmid pTiA6 from the left terminus of TL-DNA. *Plant Mol. Biol.* 1995;28(6):1149-1154. doi: [10.1007/BF00032676](https://doi.org/10.1007/BF00032676)
5. Van der Graaff E, den Dulk-Ras A, Hooykaas PJ. Deviating T-DNA transfer from *Agrobacterium tumefaciens* to plants. *Plant Mol. Biol.* 1996;31(3):677-681. doi: [10.1007/BF00042239](https://doi.org/10.1007/BF00042239)
6. Wenck A, Czakó M, Kanevski I, Márton L. Frequent collinear long transfer of DNA inclusive of the whole binary vector during *Agrobacterium*-mediated transformation. *Plant Mol. Biol.* 1997;34(6):913-922. doi: [10.1023/A:1005849303333](https://doi.org/10.1023/A:1005849303333)
7. Kononov ME, Bassuner B, Gelvin SB. Integration of T-DNA binary vector “backbone” sequences into the tobacco genome: evidence for multiple complex patterns of integration. *Plant J.* 1997;11(5):945-957. doi: [10.1046/j.1365-313X.1997.11050945.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1997.11050945.x)
8. Jakowitsch J, Papp I, Moscone EA, van der Winden J, Matzke M, Matzke AJM. Molecular and cytogenetic characterization of a transgene locus that induces silencing and methylation of homologous promoters in trans. *Plant J.* 1999;17(2):131-140. doi: [10.1046/j.1365-313X.1999.00357.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1999.00357.x)
9. De Buck S, de Wilde C, van Montagu M, Depicker A. T-DNA vector backbone sequences are frequently integrated into the genome of transgenic plants obtained by *Agrobacterium*-mediated transformation. *Mol. Breed.* 2000;6:459-468. doi: [10.1023/A:1026575524345](https://doi.org/10.1023/A:1026575524345)

10. Yin Z, Wang G-L. Evidence of multiple complex patterns of T-DNA integration into the rice genome. *TAG Theor. Appl. Genet.* 2000;100(3-4):461-470. doi:[10.1007/s001220050060](https://doi.org/10.1007/s001220050060)
11. Meza TJ, Stangeland B, Mercy IS, Skårn M, Nymoén DA, Berg A, Butenko MA, Håkelién A-M, Haslekås C, Meza-Zepeda LA, Aalen RB. Analyses of single-copy *Arabidopsis* T-DNA-transformed lines show that the presence of vector backbone sequences, short inverted repeats and DNA methylation is not sufficient or necessary for the induction of transgene silencing. *Nucleic Acids Res.* 2002;30(20):4556-4566. doi: [10.1093/nar/gkf568](https://doi.org/10.1093/nar/gkf568)
12. Iglesias VA, Moscone EA, Papp I, Neuhuber F, Michalowski S, Phelan T, Spiker S, Matzke M, Matzke AJM. Molecular and cytogenetic analyses of stably and unstably expressed transgene loci in tobacco. *Plant Cell.* 1997;9(8):1251-1264. doi: [10.1105/tpc.9.8.1251](https://doi.org/10.1105/tpc.9.8.1251)
13. Müller AE, Kamisugi Y, Grüneberg R, Niedenhof I, Hörold RJ, Meyer P. Palindromic sequences and A+T-rich DNA elements promote illegitimate recombination in *Nicotiana tabacum*. *J. Mol. Biol.* 1999;291(1):29-46. doi: [10.1006/jmbi.1999.2957](https://doi.org/10.1006/jmbi.1999.2957)
14. Linden RM, Ward P, Giraud C, Winocour E, Berns KI. Site-specific integration by adeno-associated virus. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1996;93(21):11288-11294.
15. Paul M, Ma JK-C. Plant-made pharmaceuticals: leading products and production platforms. *Biotechnol. Appl. Biochem.* 2011;58(1):58-67. doi: [10.1002/bab.6](https://doi.org/10.1002/bab.6)
16. Guan Z, Guo B, Huo Y, Guan Z, Dai J, Wei Y. Recent advances and safety issues of transgenic plant-derived vaccines. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2013;97(7):2817-40. doi: [10.1007/s00253-012-4566-2](https://doi.org/10.1007/s00253-012-4566-2)
17. Uvarova EA, Belavin PA, Permyakova NV, Zagorskaya AA, Nosareva OV, Kakimzhanova AA, Deineko EV. Oral immunogenicity of plant-made *Mycobacterium tuberculosis* ESAT6 and CFP10. *Biomed Res. Int.* 2013;2013:316304. doi: [10.1155/2013/316304](https://doi.org/10.1155/2013/316304)
18. Yakushenko E, Lopatnikova J, Khrapov E, Deineko E, Filipenko M, Voronina E, Turchinovich A, Filipenko E, Pukhnatcheva N, Tukavin G, Schmikova N, Shumny V, Sennikov S, Kozlov V. Use of transgenic carrot plants producing human interleukin-18 for modulation of mouse immune response. In: *New Research on Biotechnology in Biology and Medicine*. Egorov AM, Zaikov G, editors. New York, USA: Nova Science Publ.; 2006. pp. 97-107.
19. Deineko EV, Zagorskaya AA, Pozdnyakov SG, Filipenko EA, Permyakova NV, Sidorchuk YV, Uvarova, EA, Pozdnyakova LD, Shumny VK, Vlasov VV, Hammond RV, Shchelkunov SN. Comparative analysis of HBV M-antigen production in leaves of individual transgenic carrot plants. *Dokl. Biochem. Biophys.* 2009;425(1):76-79. doi: [10.1134/S1607672909020057](https://doi.org/10.1134/S1607672909020057)
20. Draper J, Scott R, Armitidge F, Walden R. Plant genetic transformation and gene expression: a laboratory manual. Oxford: Blackwell; 1988. 355 p.
21. Ochman H, Ajioka JW, Garza D, Hartl DL. Inverse polymerase chain reaction. *Bio/Technology.* 1990;8(8):759-760. doi:[10.1038/nbt0890-759](https://doi.org/10.1038/nbt0890-759)
22. Kim S-R, Lee J, Jun S-H, Park S, Kang H-G, Kwon S, An G. Transgene structures in T-DNA-inserted rice plants. *Plant Mol. Biol.* 2003;52(4):761-773. doi: [10.1023/A:1025093101021](https://doi.org/10.1023/A:1025093101021)
23. Lamphear BJ, Barker DK, Brooks CA, Delaney DE, Lane JR, Beifuss K, Love R, Thompson K, Mayor J, Clough R, Harkey R, Poage M, Drees C, Horn ME, Streatfield SJ, Nikolov Z, Woodard SL, Hood EE, Jilka JM, Howard JA. Expression of the sweet protein brazzein in maize for production of a new commercial sweetener. *Plant Biotechnol. J.* 2005;3(1):103-114. doi: [10.1111/j.1467-7652.2004.00105.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2004.00105.x)
24. Kuraya Y, Ohta S, Fukuda M, Hiei Y, Murai N, Hamada K, Ueki J, Imaseki H, Komari T. Suppression of transfer of non-T-DNA vector backbone sequences by multiple left border repeats in vectors for transformation of higher plants mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. *Mol. Breed.* 2004;14(3):309-320. doi: [10.1023/B:MOLB.0000047792.77219.bb](https://doi.org/10.1023/B:MOLB.0000047792.77219.bb)
25. Podevin N, De Buck S, De Wilde C, Depicker A. Insights into recognition of the T-DNA border repeats as termination sites for T-strand synthesis by *Agrobacterium tumefaciens*. *Transgenic Res.* 2006;15(5):557-71. doi: [10.1007/s11248-006-9003-9](https://doi.org/10.1007/s11248-006-9003-9)



26. Kondrák M, van der Meer IM, Bánfalvi Z. Generation of marker- and backbone-free transgenic potatoes by site-specific recombination and a bi-functional marker gene in a non-regular one-border agrobacterium transformation vector. *Transgenic Res.* 2006;15(6):729-37. doi: [10.1007/s11248-006-9021-7](https://doi.org/10.1007/s11248-006-9021-7)
27. Hanson B, Engler D, Moy Y, Newman B, Ralston E, Gutterson N. A simple method to enrich an *Agrobacterium*-transformed population for plants containing only T-DNA sequences. *Plant J.* 1999;19(6):727-34. doi: [10.1046/j.1365-313x.1999.00564.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00564.x)
28. Zhang J, Guo D, Chang Y, You C, Li X, Dai X, Weng Q, Zhang J, Chen G, Li X, Liu H, Han B, Zhang Q, Wu C. Non-random distribution of T-DNA insertions at various levels of the genome hierarchy as revealed by analyzing 13 804 T-DNA flanking sequences from an enhancer-trap mutant library. *Plant J.* 2007;49(5):947-59. doi: [10.1111/j.1365-313X.2006.03001.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.03001.x)

Received July 15, 2015;

Revised October 10, 2015;

Accepted October 15, 2015

#### Author info:

**Permyakova Natalya V**, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Plant Bioengineering, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Lavrentieva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: [puh@bionet.nsc.ru](mailto:puh@bionet.nsc.ru)

**Deineko Elena V**, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Plant Bioengineering, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Lavrentieva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation; Professor, Department of Plant Physiology & Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [deineko@bionet.nsc.ru](mailto:deineko@bionet.nsc.ru)

## ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.29 (571.150-25)  
doi: 10.17223/19988591/32/9

Е.В. Романова

*Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия*

### **Закономерности распространения лишайников по территории г. Барнаула (Западная Сибирь, Россия)**

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, проект 14-04-31597 мол. а.

*Выявлены основные закономерности распространения лишайников на городской территории – наибольшее видовое богатство отмечено для городских парков и соснового бора. При этом во всех изученных местообитаниях обнаружено высокое таксономическое разнообразие лишайников на коре древесных растений и низкое – на искусственных субстратах. Кроме того, в искусственных насаждениях наблюдалась смена некоторыми видами лишайников предпочитаемого субстрата. Анализ факторов, влияющих на разнообразие эпифитных лишайников, показал, что видовое богатство и обилие на пробной площадке демонстрируют наибольшую положительную корреляцию с высотой от основания ствола, а доля деревьев, не заселенных лишайниками, имеет максимальную положительную корреляцию с трафиком автотранспорта и максимальные отрицательные корреляции с высотой травянистого покрова и площадью зеленого насаждения. Результаты исследования свидетельствуют о том, что эпифитные лишайносинузии претерпели негативные изменения не только в искусственных насаждениях в пределах жилых и промышленных районов города, но и в естественных фитоценозах пригородной зоны.*

**Ключевые слова:** лишайники; лишенофлора; таксономическое разнообразие; распространение; лишеносинузии; Западная Сибирь.

### **Введение**

Изучение разнообразия лишайников на урбанизированных территориях представляет большой интерес как в фундаментальном, так и в прикладном аспекте, однако данные о лишайниках для большинства крупных и малых городов Западной Сибири являются недостаточными и не позволяют выявить характерные для региона закономерности распространения этих организмов в городских условиях. Одним из таких слабо обследованных в лишенологическом отношении городов является Барнаул – к настоящему времени по литературным данным известно о находках 35 видов [1], и опубликован список лишайников в городских парках, содержащий 23 вида [2]. Эти сведения о лишайниках г. Барнаула являются явно не достаточными для

обоснованных выводов об их таксономическом разнообразии и закономерностях распространения по урбанизированной территории, поэтому цель данного исследования – дополнить имеющиеся литературные данные о лишайниках г. Барнаула и выявить закономерности их распространения на городской территории.

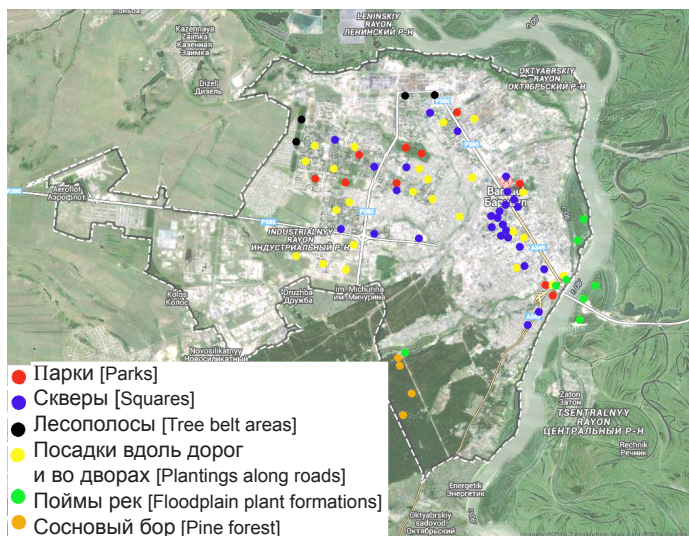
### Материалы и методики исследования

**Характеристика района исследования.** Барнаул является административным центром Алтайского края, расположен в восточной части Приобского плато, в зоне лесостепи, на левом берегу р. Обь в устье р. Барнаулка. Географические координаты центра города: 53°20'49" с. ш., 83°46'37" в. д., абсолютная высота над уровнем моря колеблется от 130 до 250 м. Климат исследуемой территории резко континентальный, средняя температура января составляет  $-17,5^{\circ}\text{C}$ , июля  $+19,8^{\circ}\text{C}$ , среднегодовое количество осадков 477 мм, преобладающие направления ветра: южное, западное и юго-западное. Территория города составляет 322 км<sup>2</sup> и включает в себя пять административных районов: Железнодорожный, Индустриальный, Ленинский, Октябрьский, Центральный [3]. Население в 2013 г. – 632 848 человек [4]. Растительность Барнаула и его окрестностей относится к подзоне южной лесостепи. Коренная растительность представлена степными, лесными и пойменно-луговыми типами [5]. Однако практически во всех городских районах характерные для данных климатических условий фитоценозы заменены искусственными насаждениями со значительной долей древесных растений, интродуцированных из других регионов. Городская территория характеризуется высоким уровнем атмосферного загрязнения, при этом выбросы от автотранспорта составляют приблизительно половину суммарной эмиссии загрязняющих веществ [6].

Учет лишайников и сбор лишенологического материала проводились в течение полевого сезона 2013 г. в административных границах г. Барнаула (рис. 1). Обследованы все искусственные и естественные растительные сообщества на городской территории.

В насаждениях возле промышленных комплексов Октябрьского и Индустриального районов и в жилых кварталах Индустриального района лишайники не обнаружены. В естественных растительных сообществах (сосновый бор, пойменные ивово-тополевые заросли) заложено 11 пробных геоботанических площадей размером 40×40 м (4 – в сосновом бору на правом берегу р. Барнаулка, 2 – в пойме р. Барнаулка, 5 – в пойме р. Обь), на которых случайным образом выбирались пробные деревья по 10 экземпляров каждого вида. Если какой-либо форофит представлен менее чем десятью взрослыми экземплярами, учет эпифитных лишайников осуществлялся на самых крупных стволах в непосредственной близости пробной площади. В парках, скверах и других искусственных насаждениях древесные растения высажены рядами или моновидовыми группами, и метод пробных площадей не

позволил бы охватить все разнообразие форофитов, поэтому для учета эпифитных лишайников выбраны по 10 пробных стволов среди самых крупных экземпляров всех присутствующих видов древесных растений.



**Рис. 1.** Места учета эпифитных лишайников и сбора лихенологических образцов на территории г. Барнаула (источник топографической основы: <https://www.google.ru/maps>)  
 [Fig. 1. Registration and collection places of epiphytic lichens in Barnaul  
 (Source of the topographic base: <https://www.google.ru/maps>)]

Если какой-либо вид представлен менее чем десятью экземплярами, в качестве пробных взяты все имеющиеся в данном местообитании стволы. Образцы лишайников собраны с древесных растений, относящихся к 25 видам (7 местных и 18 интродуцированных из других природных зон). На стволах ещё трех (*Picea abies* (L.) Н. Karst., *P. obovata* Ledeb., *Syringa josikaea* J. Jacq.) лишайники не обнаружены ни в одном из обследованных местообитаний. На каждом пробном стволе на стороне с максимально развитым лишайниковым покровом закладывались по две учетные площадки размером 20×20 см – в нижней части ствола (на высоте около 0,3 м от комля) и на стволе (на высоте 1,2–1,3 м от комля). Встречаемость каждого вида лишайников оценивалась как процент площадок, на которых он присутствовал, от общего числа площадок, заложенных в данном сообществе. Обилие (проективное покрытие) оценивалось как для каждого вида отдельно, так и суммарное для всех лишайников на площадке. Для определения лишеносинузий использовались так называемые «верные виды», встречаемость которых равна или превышала 50%. Собранные образцы обработаны в Лаборатории низших растений ЦСБС СО РАН с использованием стандартных лихенологических методик. Всего обработано и депонировано в NS 1 200 гербарных образцов.

Для определения таксономической принадлежности лишайников использованы Определитель лишайников СССР [7] и Определитель лишайников России [8]. Виды из группы *Lecania cyrtella* (Ach.) Th.Fr. определены с использованием публикации R.R. Naesborg [9], посвященной таксономической ревизии этой группы. Спорные определения проверены в ноябре 2014 г. в ходе работы с образцами, депонированными в LE. Современные названия таксонов лишайников приведены по базе данных Mucobank [10]. В исследование включены также некоторые грибы, которые, по современным представлениям, считаются нелихенизированными, но традиционно входят в определители лишайников и региональные лишайниковые сводки.

Для характеристики разнообразия лишайников в каждом обследованном сообществе использован индекс Шеннона–Уивера [11]. Уровень сходства лишайнофлоры г. Барнаула с лишайнофлорами других крупных городов Западной Сибири оценен с помощью асимметричных мер сходства (мер включения), позволяющих сравнивать таксономические списки различных размеров [12]. Помимо учета лишайников, оценивались показатели, характеризующие их местообитания и не требующие для измерения трудоемких методов или специального оборудования: диаметр ствола форофита, высота, на которой заложена площадка (расстояние от комля), сомкнутость крон деревьев первого яруса, высота и проективное покрытие травянистого покрова, трафик автотранспорта в непосредственной близости каждого местообитания, площадь зеленой зоны и общее число видов древесных растений в ее пределах. Трафик автотранспорта является одной из ключевых характеристик местообитаний лишайников на городской территории. Если выбросы от стационарных источников загрязнения поступают в атмосферу на значительной высоте и поллютанты воздействуют на живые организмы после частичного преобразования и рассеивания, то выбросы от автотранспорта характеризуются максимальной концентрацией в приземном слое атмосферы и воздействуют на живые системы локально, в местах своего образования. От передвижных источников в приземный слой атмосферы поступают продукты высокотемпературного сгорания углеводородов, в том числе сернистый газ и оксиды азота [13], являющиеся наиболее опасными для лишайников компонентами атмосферного загрязнения [14]. Для оценки трафика выбирались пятнадцатиминутные интервалы в периоды максимальной загрузки автомагистралей города (утренние и вечерние «часы пик»), на протяжении которых учитывались все единицы автотранспорта, пересекающие учетную точку (наиболее типичный участок дороги вне зоны пешеходного перехода и перекрестка). В случае если зеленая зона была окружена несколькими автодорогами, в расчётах использовался их суммарный трафик. Статистическая обработка полученных данных, характеризующих местообитания лишайников, осуществлялась в программе StatSoft STATISTICA for Windows 6.1.

### Результаты исследования и обсуждение

Всего на территории г. Барнаула найден 151 вид лишайников из 24 семейств и 58 родов. Из 23 видов, опубликованных ранее для городских парков [3], два (*Xanthoria polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber и *Physcia tribacia* (Ach.) Nyl.) не найдены на обследованной городской территории и один (*Lecanora carpinea* (L.) Vain.) не выявлен в парках, но однократно отмечен в искусственных насаждениях на площади Октября («Зеленый сквер») на стволе клена ясенелистного (координаты местообитания 53°21'27.9" с. ш., 83°46'05.5" в. д.).

Лихенофлора г. Барнаула демонстрирует высокое сходство с обследованными ранее городскими территориями Западной Сибири: меры включения таксономического списка лишайников г. Барнаула в списки г. Новосибирска и г. Кемерово составляют 80 и 70% соответственно [15, 16].

Наибольшее видовое разнообразие лишайников зафиксировано для городских парков и соснового бора, расположенного в пределах административных границ города, а наименьшее – для искусственных насаждений в жилых кварталах (табл. 1). Наибольшие встречаемость, видовое богатство и обилие лишайников на учетных площадках выявлены в естественных фитоценозах. Древесные стволы, на которых лишайники не найдены даже в виде фрагментов слоевищ, выявлены на всех обследованных участках, включая естественные растительные сообщества, расположенные на удалении от источников загрязнения, хотя в этих местообитаниях их процент наименьший. При этом индекс Шеннона–Уивера, показывающий выравненность сообщества и косвенно учитывающий долю редких видов в анализируемых лишайниковых группировках, одинаково невысокий как для естественных фитоценозов, так и для искусственных насаждений на городской и пригородной территориях – это дает основания заключить, что эпифитные лишайники претерпели существенные негативные изменения под действием антропогенных факторов во всех обследованных растительных сообществах.

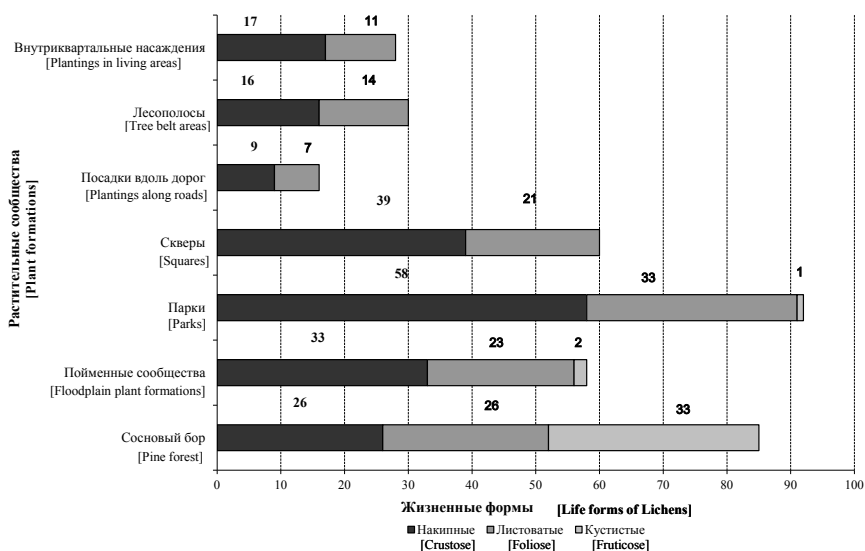
Практически все виды кустистых лишайников отмечены в сосновом бору (рис. 2), только два найдены в пойменных сообществах (*Evernia mesomorpha* Nyl. и *Ramalina sinensis* Jatta) и один (*Evernia mesomorpha*) – в довольно крупных парках (Юбилейный, парк Целинников, «Лесная сказка»), где отмечен редко, в виде фрагментов слоевищ. В остальных искусственных насаждениях на территории города кустистые лишайники отсутствовали, а преобладающей группой являлись накипные. На территории г. Барнаула встречены лишайники, относящиеся к трем экологическим группам по отношению к влажности. Во всех изученных растительных сообществах преобладали мезофиты (рис. 3), но доля ксеромезофитов увеличивалась в искусственных насаждениях по сравнению с естественными. Наличие ксерофитов в том или ином местообитании определялось присутствием заселенных лишайниками искусственных субстратов, таких как бетон и штукатурка.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

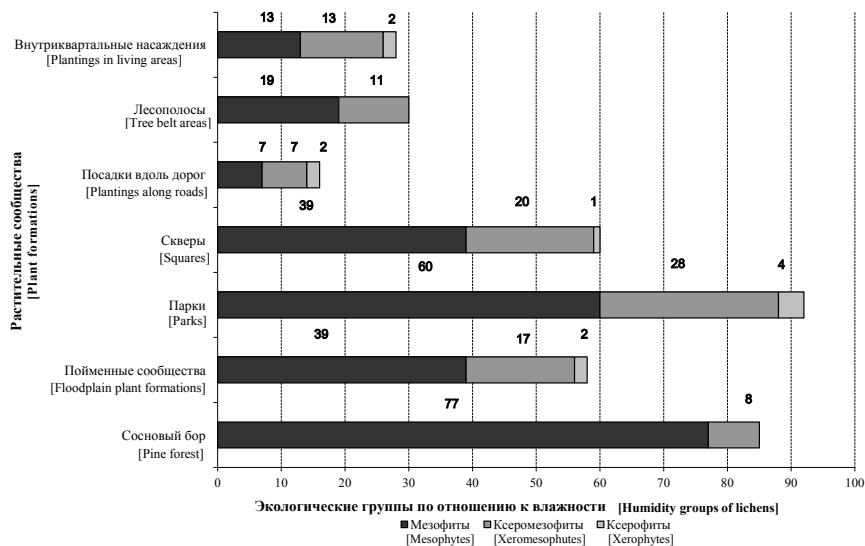
**Характеристики лишайниковых группировок в различных  
растительных сообществах на территории г. Барнаула**  
[Characteristics of lichen communities in different plant formations in Barnaul]

Характеристики лишайниковых группировок [Characteristics of lichen communities]	Сосновый бор [Pine forest]	Пойменные сообщества [Floodplain plant formations]	Парки [Parks]	Скверы [Squares]	Внутриквартальные насаждения [Plantings in living areas]	Лесополосы [Tree belt areas]	Насаждения вдоль дорог [Plantings along roads]
Общее число видов лишайников в сообществе [Total number of lichen species in the plant formation]	85	58	92	60	16	30	30
Среднее число видов на площадке 20×20 см (мин-макс) [Average number of species on the 20×20 cm plot (min-max)]	5,4 (0–25)	5,8 (0–17)	3,1 (0–21)	1,9 (0–16)	2 (0–6)	2,4 (0–14)	1,4 (0–10)
Среднее проективное покрытие (мин-макс) [Average projective cover (min-max)]	26 (0–88)	25,7 (0–94)	8,8 (0–84,5)	2,9 (0–41)	3,4 (0–12,3)	4,2 (0–34,5)	2 (0–25)
Доля деревьев без лишайников, % [Proportion of lichen-free trees, %]	8,7	23	39,1	55,2	47,1	47,8	72,1
Индекс Шеннона [The Shannon entropy]	1,39	1,76	1,44	1,3	1,24	1,3	1,13

Среди обследованных субстратов, пригодных для поселения лишайников, наибольшее число видов во всех фитоценозах отмечено на коре лиственных древесных растений (табл. 2, 3). Видовое богатство и обилие лишайников на коре хвойных деревьев резко снижалось в парках и скверах по сравнению с сосновым бором, а в других искусственных насаждениях лишайники на этом субстрате отсутствовали. Сходные закономерности распределения лишайников по форофитам в пригородных сосновых борах и городских насаждениях известны и для других территорий Западной Сибири [15, 16]. Что касается смешанных лесных массивов других регионов, наибольшее видовое богатство лишайников отмечается как на листопадных древесных растениях [17, 18], так и на хвойных [19].



**Рис. 2.** Спектр жизненных форм лишайников в естественных и искусственных насаждениях г. Барнаула  
 [Fig. 2. Range of lichen life-forms in native and artificial plantings in Barnaul]



**Рис. 3.** Экологические группы лишайников по отношению к влажности в естественных и искусственных насаждениях г. Барнаула  
 [Fig. 3. Humidity groups of lichens in native and artificial plantings in Barnaul]

Анализ распределения эпифитных видов по форофитам показал, что наиболее предпочитаемым субстратом в городских условиях является кора березы (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.) и тополя бальзамического



(*Populus balsamifera* L.). Напочвенные лишайники выявлены только в одном местообитании – на крутом песчаном склоне надпойменной террасы р. Барнаулка неподалеку от бывшей парковой зоны «Лесной пруд», где сохранились фрагменты сосняка-белошника (координаты местообитания: 53°18'19.6" с. ш., 83°43'13" в. д.). На других обследованных участках соснового бора эпигейные виды не обнаружены.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Распределение лишайников по субстратам  
в растительных сообществах на территории г. Барнаула  
[Distribution of lichens according to substrates within plant formations in Barnaul]**

Субстрат [Substrate]	Число видов [Number of species]						
	Сосновый бор [Pine forest]	Пойменные сообщества [Floodplain plant formations]	Парки [Parks]	Скверы [Squares]	Внутриквартальные насаждения [Plantings in living areas]	Лесополосы [Tree belt areas]	Насаждения вдоль дорог [Plantings along roads]
Всего на коре лиственных древесных растений [Total on the bark of deciduous woody plants]	42	54	84	59	13	30	21
Всего на коре хвойных древесных растений [Total on the bark of coniferous woody plants]	38	–	27	20	0	0	9
Почва [Soil]	21	0	0	0	0	0	0
Валежник и пни [Fallen deadwood and stumps]	26	0	6	2	0	0	0
Плодовое тело трутовика [ <i>Polyporus</i> fruit body]	0	0	0	2	0	0	0
Обработанная древесина [Manufactured wood]	–	–	13	0	1	0	0
Бетон [Concrete]	–	3	8	2	4	0	0
Штукатурка [Plaster]	–	–	2	0	0	–	2
Хлопчатобумажная ткань [Cotton fabric]	–	2	0	–	–	–	–

*Примечание.* «–» данный субстрат отсутствовал в растительном сообществе.

[Note. “–” the substrate wasn’t present in the plant formation].

**Распределение лишайников по видам форофитов  
в растительных сообществах на территории г. Барнаула  
[Distribution of lichens according to tree species within plant formations in Barnaul]**

Форофит [Phorophyte]	Число видов [Number of species]						
	Сосновый бор [Pine forest]	Пойменные сообщества [Floodplain plant formations]	Парки [Parks]	Скверы [Squares]	Внутриквартальные насаждения [Plantings in living areas]	Лесополосы [Tree belt areas]	Насаждения вдоль дорог [Plantings along roads]
<i>Acer ginnala</i> Maxim.	–	–	29	28	0	–	0
<i>A. negundo</i> L.	–	36	44	39	5	–	4
<i>A. tataricum</i> L.	–	–	12	12	–	–	–
<i>Betula pendula</i> Roth + <i>B. pubescens</i> Ehrh.	25	–	54	41	0	30	18
<i>Elaeagnus argentea</i> Pursh	–	–	22	20	–	–	–
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	–	–	37	35	0	–	–
<i>Juglans mandshurica</i> Maxim.	–	–	35	32	–	–	0
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	–	–	12	12	0	–	1
<i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	–	28	34	28	0	0	0
<i>Padus maackii</i> (Rupr.) Kom.	–	–	10	0	0	–	0
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	–	–	13		0	–	–
<i>P. sylvestris</i> L.	39	–	19	16	0	–	9
<i>Populus balsamifera</i> L.	42	43	57	44	12	0	14
<i>P. nigra</i> L.	–	35	34	32	–	8	–
<i>P. alba</i> L.	–	11	11	11	0	–	0
<i>P. laurifolia</i> Ledeb.	–	–	2	2	–	–	–
<i>Quercus robur</i> L.	–	–	17	17	–	–	–
<i>Salix alba</i> L.	–	42	41	35	0	–	0
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	0	–	17	17	0	–	0
<i>Syringa amurensis</i> Rupr.	–	–	7	–	–	–	–
<i>S. vulgaris</i> L.	–	–	0	5	0	–	0
<i>Tilia cordata</i> Mill.	–	–	34	31	0	–	0
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	–	27	29	28	0	0	3
<i>U. pumila</i> L.	–	–	29	27	0	–	0

Примечание. «–» данный субстрат отсутствовал в растительном сообществе.

[Note. “–” the substrate wasn’t present in the plant formation].

Вероятно, их отсутствие в сосновом бору на городской территории связано не с атмосферным загрязнением, а с интенсивной рекреационной нагрузкой, которой подвергается этот фитоценоз, – на обследованных участках обнаружена плотная тропинопная сеть, и травянистый покров частично вытоптан. Отмечены два интересных факта поселения лишайников на нехарактерных для них субстратах. В ивово-тополевоом сообществе в пойме р. Обь неподалеку от автомагистрали М52 два вида лишайников (*Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. и *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach.) найдены на ткани старых джинсовых брюк, лежащих на почве на открытом солнечном месте (координаты: 53°19'21,6" с. ш., 83°48'43" в. д.).

Данное местообитание сохранено в неизменном виде, в качестве гербарного образца взят лишь небольшой фрагмент субстрата. Второе необычное местообитание для лишайников зафиксировано на территории Нагорного парка: два эпилитных вида (*Verrucaria deversa* Vain. и *V. nigrescens* Pers.) отмечены на побеленной бетонной лестнице поверх слоя извести (координаты: 53°19'29" с. ш., 83°47'44,9" в. д.). В целом на искусственных субстратах зафиксировано довольно низкое видовое разнообразие: как правило, лишайники на бетоне и штукатурке поселялись под древесным пологом в парках и лесных массивах и практически отсутствовали на большей части городской территории в районах многоэтажной застройки. На металлических, стеклянных и пластиковых поверхностях лишайники не найдены ни в одном из обследованных местообитаний, а шиферные кровли жилых и административных зданий обследовать не удалось. Поскольку в городах с более мягким морским климатом искусственные субстраты заселяются лишайниками довольно активно даже в условиях интенсивной урбанизации [20, 21], можно предположить, что резко континентальный климат исследуемого региона является одной из основных причин низкого разнообразия лишайников на бетоне, штукатурке, стеклянных и металлических поверхностях.

Доминанты и верные виды лихеносинузий в различных фитоценозах на территории г. Барнаула приведены в табл. 4. Сведения о трансформации эпифитных лихеносинузий в естественных насаждениях и искусственных посадках на территории г. Барнаула вполне согласуются с данными, полученными для других городов [22, 23]: по мере усиления антропогенного воздействия происходит выпадение из лихеносинузий чувствительных видов семейства Parmeliaceae и их замещение сравнительно устойчивыми видами семейства Physciaceae. Другим механизмом трансформации лихеносинузий является смена лишайниками предпочитаемого субстрата в искусственных насаждениях по сравнению с естественными. В городских парках и скверах на коре сосны развивались лишайниковые группировки, характерные для коры лиственных древесных растений, с доминантами: *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau, *Ph. stellaris* (L.) Nyl. и сопутствующими видами: *Lecania cyrtellina* (Nyl.) Sandst., *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th.Fr., *C. holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A.E. Wade и *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau. В искусственных на-

саждениях вдоль ул. Исакова на коре сосны однократно найден лишайник *Naetrocymbe punctiformis* (Pers.) R.C. Harris, который не является обычным для данного субстрата (координаты местообитания: 53°22'03,6" с. ш., 83°40'18,1" в. д.). Замена типичных лишеносинузий на коре сосны нехарактерными для данного субстрата видами наблюдалась и в других городах Западной Сибири, где это явление выражено сильнее. Например, на территории Новосибирска на коре сосны замену видов из семейства Parmeliaceae лишайниками *Physcia stellaris*, *Ph. dubia* и *Lecania cyrtellina* можно наблюдать уже в искусственных сосновых массивах на значительном расстоянии от источников загрязнения, а в парках и скверах лишайники на этом субстрате отсутствовали [22].

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Доминанты и верные виды лишайниковых группировок в различных растительных сообществах на территории г. Барнаула**  
**[Dominants and true species in lichen communities within different plant formations in Barnaul]**

Таксон [Taxon]	Сосновый бор [Pine forest]	Пойменные сообщества [Floodplain plant formations]	Парки [Parks]	Скверы [Squares]	Внутриквартальные насаждения [Plantings in living areas]	Лесополосы [Tree belt areas]	Насаждения вдоль дорог [Plantings along roads]
<i>Caloplaca cerina</i> (Hedw.) Th. Fr.	+	T	T	T	+	+	+
<i>C. flavorubescens</i> (Huds.) J.R. Laundon	+	+	T	+	-	+	-
<i>C. holocarpa</i> (Hoffm.) A.E. Wade	+	T	T	T	+	+	+
<i>Candelariella aurella</i> (Hoffm.) Zahlbr.	-	+	T	T	+	+	+
<i>C. xanthostigma</i> (Pers. ex Ach.) Lettau	-	T	T	T	-	T	+
<i>Flavopunctelia</i> <i>soredica</i> (Nyl.) Hale	T,D	T	T	+	+	+	+
<i>Physciella chloantha</i> (Ach.) Essl.	+	+	T	T	-	-	+
<i>Hypocenomyce</i> <i>scalaris</i> (Ach. ex Lilj.) M. Choisy	T	-	-	-	-	-	-
<i>Hypogymnia</i> <i>physodes</i> (L.) Nyl.	T	-	+	-	-	-	-
<i>Lecania cyrtellina</i> (Nyl.) Sandst.	+	+	+	+	+	T	+
<i>Lecanora</i> <i>chlarotera</i> Nyl.	-	+	T	T	-	+	-
<i>L. symmicta</i> (Ach.) Ach.	T	-	T	+	-	+	-

Окончание табл. 4 [Table 4 end]

Таксон [Taxon]	Сосновый бор [Pine forest]	Пойменные сообщества [Floodplain plant formations]	Парки [Parks]	Скверы [Squares]	Внутриквартальные насаждения [Plantings in living areas]	Лесополосы [Tree belt areas]	Насаждения вдоль дорог [Plantings along roads]
<i>Opegrapha rufescens</i> Pers.	–	–	T	+	–	D	–
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	D	+	+	+	–	+	–
<i>Phaeophyscia hirsuta</i> (Mereschk.) Essl.	T	+	+	+	–	–	–
<i>Ph. nigricans</i> (Flörke) Moberg	T	T,D	T	T	+	+	+
<i>Ph. orbicularis</i> (Neck.) Moberg	–	T,D	T,D	T,D	+	+	T
<i>Physcia aipolia</i> (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr.	+	T	+	+	–	+	–
<i>Ph. dubia</i> (Hoffm.) Lettau	+	T,D	T,D	+	–	T	+
<i>Ph. stellaris</i> (L.) Nyl.	+	T	T,D	T,D	+	D	+
<i>Ph. tenella</i> (Scop.) DC.	T	T	T	+	–	+	+
<i>Rinodina pyrina</i> (Ach.) Arnold	+	+	T	T	–	D	+
<i>R. sophodes</i> (Ach.) A. Massal.	–	+	+	+	–	+	+
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vezda	T	–	–	–	–	–	–
<i>Usnea hirta</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.	T	–	–	–	–	–	–
<i>Xanthoria candelaria</i> (L.) Th. Fr.	–	T	T	+	–	–	–
<i>X. parietina</i> (L.) Beltr.	–	T	T	+	+	+	+

Примечание. D – доминант (встречаемость выше 50%, максимальное проективное покрытие); T – верный вид (встречаемость выше 50 %, проективное покрытие низкое); «+» – вид найден в сообществе, но имел низкие встречаемость и проективное покрытие; – вид не выявлен.

[Note. D - dominant (frequency of occurrence is more than 50%, projective cover is maximal), T - true species (frequency of occurrence is more than 50%, projective cover is low), + the species was present in the plant formation with low frequency of occurrence and projective cover, – the species wasn't found in the plant formation]

Анализ факторов, влияющих на разнообразие эпифитных лишайников, показал, что видовое богатство и проективное покрытие на пробной площадке зависели как от параметров форофита (высота уровня поселения лишайников на стволе, диаметр ствола), так и от свойств растительного со-

общества (сомкнутость крон, высота и проективное покрытие травянистого покрова, видовое разнообразие древесных растений в сообществе и его площадь), а также от трафика автотранспорта (табл. 5). При этом высота от основания ствола являлась наиболее значимым фактором, определяющим видовое разнообразие и обилие лишайников на пробной площадке, – оба этих показателя статистически значимо выше на площадках, заложенных на уровне 1,3 м, по сравнению с площадками, заложенными в нижней части ствола. Возможно, подобный результат есть следствие того, что почти во всех районах города практикуется побелка древесных стволов известью до высоты 0,7–1 м от комля, что препятствует развитию эпифитных лишайников в нижней части ствола.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

**Коэффициент корреляции Спирмена**  
[Spearman correlation coefficient]

Показатель	H	D	T	CD	HC	CC	N	S
Число видов лишайников на пробной площадке 20×20 см [Number of lichen species on the 20×20 cm sample plot]	<b>0,44</b>	0,15	-0,19	0,15	0,22	0,07	0,05	0,27
Общее проективное покрытие лишайников на пробной площадке 20×20 см [Total projective cover on the 20×20 cm sample plot]	<b>0,42</b>	0,19	-0,21	0,16	0,24	0,08	0,05	0,28
Доля древесных стволов без лишайников [Proportion of lichen-free tree stems]	<i>-0,001</i>	<i>-0,04</i>	<b>0,35</b>	<i>-0,24</i>	<b>-0,47</b>	<i>-0,18</i>	<i>-0,12</i>	<b>-0,61</b>

*Примечание.* H – высота от комля; D – диаметр ствола; T – трафик автотранспорта; CD – сомкнутость крон; HC – высота травянистого покрова; CC – проективное покрытие травянистого покрова; N – число видов древесных растений; S – площадь зеленой зоны; статистически незначимые отличия ( $p > 0,05$ ) выделены курсивом, максимальные значения – жирным шрифтом.

[Note. H - height from the stem-base, D - diameter of the stem, T - traffic of motor vehicles, CD - crown density, HC - height of carpet plants, CC - projective cover of carpet plants, N - number of woody plant species, S - dimension of the planting; insignificant values ( $p > 0.05$ ) are italicized, maximal values are in bold].

Доля деревьев, не заселенных лишайниками, также зависит от всех перечисленных характеристик, за исключением высоты уровня поселения лишайников (достоверная корреляция не выявлена), а самыми значимыми факторами являются трафик (по мере увеличения трафика возрастает доля стволов без лишайников), высота травянистого покрова и площадь зеленой зоны (встречаемость лишайников возрастала по мере увеличения высоты травянистого покрова и размеров насаждения).

### Заключение

Результаты исследования существенно дополняют литературные данные о лишайниках г. Барнаула и позволяют выявить закономерности их распространения. В городских условиях уменьшаются разнообразие и обилие лишайников, происходит смена доминантов и верных видов в лишайносинузиях, некоторые виды поселяются на несвойственном им субстрате. При этом негативные изменения лишайниковых группировок можно наблюдать не только в искусственных насаждениях, но и в естественных лесных массивах пригородной зоны. Показатели, характеризующие разнообразие лишайников, демонстрировали максимальные корреляции с уровнем поселения (расстоянием от комля), высотой травянистого покрова, площадью зеленой зоны и трафиком автотранспорта.

*Автор выражает благодарность сотруднику лаборатории низших растений ЦСБС СО РАН Р.Е. Романову за помощь при полевых исследованиях, представителям администрации парков г. Барнаула за любезное разрешение на сбор лишайнологических образцов, а также сотрудникам лаборатории лишайнологии и биологии БИН РАН за консультации и замечания.*

### Литература

1. Стась Е.Ю., Терехина Т.А. Влияние города Барнаула на состояние эпифитных лишайниковых синузий // Флора и растительность Алтая: Труды Южно-Сибирского ботанического сада. Барнаул, 1999. Т. 4, вып. 1. С. 11–18.
2. Скачко Е.Ю. Лишайники степной и лесостепной зон Алтайского края и их использование для биоиндикации состояния окружающей среды : дис. ... канд. биол. наук. Барнаул : Алтайский государственный университет, 2003. 258 с.
3. Барнаул. Научно-справочный атлас / под ред. В.С. Ревякина. 2-е изд. Новосибирск : ПО Инжгеодезия, 2007. 112 с.
4. Алтайский край. Предварительная оценка численности населения на 1 января 2014 года и в среднем за 2013 год. URL: [http://akstat.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat\\_ts/akstat/resources](http://akstat.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat_ts/akstat/resources) (архивировано из первоисточника: 10.01.2015).
5. Олькова О.А. Урбанофлора г. Барнаула и его окрестностей // Региональное природопользование и экологический мониторинг. Барнаул, 1996. С. 265–267.
6. О состоянии и охране окружающей среды Российской Федерации в 2013 году: Государственный доклад Федерального центра геоэкологических систем по заказу Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации. С. 363. URL: <http://www.ecogosedoklad.ru/2013/Default.aspx> (архивировано из первоисточника: 10.01.2015).
7. Определитель лишайников СССР / под ред. И.И. Абрамова. Л., 1971. Вып. 1. 411 с.; 1974. Вып. 2. 283 с.; 1973. Вып. 3. 275 с.; 1977. Вып. 4. 343 с.; 1978. Вып. 5. 304 с.
8. Определитель лишайников России / под ред. Н.С. Голубковой. СПб. : Наука, 1996. Вып. 6. 202 с.; 1998. Вып. 7. 165 с.; 2003. Вып. 8. 275 с.; 2004. Вып. 9. 338 с.; 2008. Вып. 10. 515 с.
9. Naesborg R.R. Taxonomic revision of the *Lecania cyrtella* group based on molecular and morphological evidence // Mycologia. 2008. Vol. 100, № 3. P. 397–416.
10. Mycobank. URL: [www.mycobank.org](http://www.mycobank.org) (дата обращения: 25.12.2014).

11. Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana, 1963. P. 53–54.
12. Сёмкин Б.И., Орешко А.П., Гориков М.В. Об использовании биоинформационных технологий в сравнительной флористике. II : Меры включения дескриптивных множеств и их использование // Бюллетень БСИ ДВО РАН. 2009. Вып. 4. С. 58–70.
13. Матерна Я. Воздействие атмосферного загрязнения на природные экосистемы // Загрязнение воздуха и жизнь растений / под ред. М. Трешоу. Л. : Гидрометеиздат, 1988. С. 436–459.
14. Van Dobben H.F., Wolterbeek H.Th., Wamelink G.W.W., Ter Braak C.J.F. Relationship between epiphytic lichens, trace elements and gaseous atmospheric pollutants // Environmental Pollution. 2001. Vol. 112, iss. 2. P. 163–169.
15. Романова Е.В. Лишайники города Кемерово (Западная Сибирь) // Растительный мир Азиатской России. 2011. № 1. С. 9–16.
16. Романова Е.В., Седельникова Н.В. Лишайники – биоиндикаторы атмосферного загрязнения Новосибирской городской агломерации. Новосибирск : Гео, 2010. 99 с.
17. Евстигнеева А.С. Материалы к лишенофлоре Республики Татарстан // Фундаментальные исследования. Биологические науки. 2008. № 8. С. 18–24.
18. Шяхметова З.М. Лишайники сосновых лесов Предуралья (Пермский край) // Живые и биокосные системы. Электронное периодическое издание ЮФУ. 2014. № 6. URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-6/article-1> (архивировано из первоисточника: 20.06.2015).
19. Пауков А.Г., Михайлова И.Н. Лишайники природного парка «Самаровский Чугас» (Тюменская область) // Новости систематики низших растений. 2011. Т. 45. С. 202–212.
20. Мальшиева Н.В. Лишайники Санкт-Петербурга // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Сер. 3. Т. 79. СПб., 2003. 97 с.
21. Nascimbene J., Salvadori O., Nimis P.L. Monitoring lichen recolonization on a restored calcareous statue // Science of the total environment. 2009. № 407. P. 2420–2426.
22. Romanova E.V. Lichen Synusiae in Forest and Park Communities of Novosibirsk // Contemporary Problems of Ecology. 2009. Vol. 2, № 6. P. 1–7.
23. Романова Е.В. Лишайники – биоиндикаторы атмосферного загрязнения г. Кемерово // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 4 (20). С. 203–204.

Поступила в редакцию 15.01.2015 г.; повторно 27.05.2015 г.; принята 15.10.2015 г.

**Романова Екатерина Владимировна** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории низших растений Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск, Россия).  
E-mail: [korr@ngs.ru](mailto:korr@ngs.ru)

Romanova E.V. Trends of lichen distribution in Barnaul (West Siberia, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):162–179. doi: 10.17223/19988591/32/9. In Russian, English summary

### **Ekaterina V. Romanova**

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

### **Trends of lichen distribution in Barnaul (West Siberia, Russia)**

The aim of this work was to update the published data on lichens and to assess trends of lichen distribution in Barnaul. We registered and collected lichens in all



plant formations within Barnaul city-line in 2013. All substrates were examined for the presence of lichens; epiphytic lichens were collected from 10 biggest trees of each species found within artificial planting or on 40×40m plot within native plant formation (a total of 7 native tree species and 18 introduced tree species were examined). We measured lichen species frequency and abundance (projective cover) for epiphytes only (including crustose) on 20×20 cm plots, which had been based on the side with maximal lichen covering on 2 steam levels: near the steam base (up to 0.3 m) and 1.2-1.3 m height. Statistical estimates were assessed with StatSoft STATISTICA for Windows 6.1. Lichen diversity was assessed with Shannon entropy and the measures of inclusion.

A total of 151 species of lichens and lichenicolous fungi of 24 families and 58 genera were found within the examined area. Lichen checklist of Barnaul was similar to checklists of other Siberian big cities (up to 80% of similarity). The most of lichen species diversity was found in pine forests and parks and the least lichen species richness and abundance were in artificial planting within living districts. Communities of epiphytic lichens degraded under human impact both in native planting located at a distance from emission sources and in artificial planting near factories and roads. Crustose lichens had the largest percentage in species lists of all plant formations. Fruticose lichens were found in pine forests, mainly. The proportion of mesophytes was maximal in all of localities and the presence of xerophytes depended on artificial substrates within a plant community (mainly concrete or plaster). Deciduous tree bark was the most lichen-covered substrate (up to 84 lichen species) in all studied localities. The most lichen species richness was noted on the bark of the birch (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.) and the poplar (*Populus balsamifera* L.). Lichens on soil (21 species) were found only once within pine forest plot located on a stiff slope of the Barnaulka river normal flood plain terrace (53°18'19.6"N 83°43'13"E). Total of 10 lichen species was found on artificial substrates. Twice these were substrates unusual for lichens: 2 species were investigated on cotton dress material located on soil of the Ob' riverside (53°19'21.6"N 83°48'43"E) and 2 species were found on white-lime covered surface (53°19'29"N 83°47'44.9"E). Epiphytic lichen communities changed under human impact. Parmeliaceae species degraded and were replaced by Physciaceae species. Lichen communities usual for deciduous tree bark with dominating *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau, *Physcia stellaris* (L.) Nyl. and codominating *Lecania cyrtellina* (Nyl.) Sandst., *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th.Fr., *Caloplaca holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A.E. Wade, *Candelariella xanthostigma* (Ach.) Lettau replaced common for pine lichen communities with dominating *Flavopunctelia soledica* Hale, *Parmelia sulcata* Taylor, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. and survived on pine stems (*Pinus sylvestris* L.) in artificial planting. *Naetrocymbe punctiformis* (Pers.) R.C. Harris was found on pine bark within a single locality in planting along Isakova avenue (53°22'03.6"N 83°40'18.1"E). Lichen species richness and projective cover on a plot had the maximal positive correlations with the height of habitation (from the stem base). The percentage of lichen-free stems had the maximal positive correlation with the traffic of motor vehicles and the maximal negative correlations with the height of carpet plants and dimension of the green zone.

**Acknowledgments:** The reported study was partially supported by the grant RFBR № 14-04-31597-mol\_a.

The author thanks RE Romanov (the Laboratory of Cryptogamous Plants, Central Siberian Botanical Garden of the SB RAS Novosibirsk, Russia) for assistance in field studies, managers of city parks in Barnaul for permission to collect lichens and researchers of the Laboratory of Lichenology and Bryology (Komarov Botanical Institute of the RAS, Saint Petersburg) for consulting and comments.

*The article contains 3 Figures, 5 Tables, 23 References.*

**Key words:** lichens; lichen flora; taxonomical diversity; distribution; lichen sinusiae; West Siberia.

### References

1. Stas' EYu, Terekhina TA. Vliyanie goroda Barnaula na sostoyanie epifitnykh lishaynikovyykh sinuziy [Influence of Barnaul city on the condition of epiphytic lichen communities]. In: *Flora i rastitel'nost' Altaya*. Trudy yuzhno-sibirskogo botanicheskogo sada [Flora and vegetation of the Altai. Proc. of the South-Siberian Botanical Garden]. Barnaul. 1999;4(1):11-18. In Russian
2. Skachko EYu. Lishayniki stepnoy i lesostepnoy zon Altayskogo kraya i ikh ispol'zovanie dlya bioindikatsii sostoyaniya okruzhayushchey sredy [Lichens of steppe and forest-steppe zones of Altai Region and their applying for environmental bioindication. Cand. Sci. Dissertation, Botany]. Barnaul: Altai State University Publ.; 2003. 258 p. In Russian
3. Barnaul. Nauchno-spravochnyy atlas [Barnaul. Atlas of scientific information]. 2<sup>nd</sup> ed. Revyakin VS editor. Novosibirsk: PO Inzhgeodeziya; 2007. 112 p. In Russian
4. Altayskiy kray. Predvaritel'naya otsenka chislennosti naseleniya na 1 yanvarya 2014 goda i v srednem za 2013 god [Altai Region. Preliminary estimation of population as of 01.01.2014 and the average for 2013] [Electronic resource]. Available at: [http://akstat.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat\\_ts/akstat/resources/](http://akstat.gks.ru/wps/wcm/connect/rosstat_ts/akstat/resources/) (accessed 10.01.2015).
5. Ol'kova OA. Urbanoflora g. Barnaula i ego okrestnostey [The urban flora of Barnaul and its suburbs]. In: *Regional'noe prirodopol'zovanie i ekologicheskii monitoring*. Materialy nauch. konf. [Regional environmental management and ecological monitoring. Proc. of the Sci. Conf.]. Barnaul. 1996. pp. 265-267. In Russian
6. O sostoyanii i okhrane okruzhayushchey sredy Rossiyskoy Federatsii v 2013 godu. Gosudarstvennyy doklad Federal'nogo tsentra geoekologicheskikh sistem po zakazu Ministerstva prirodnnykh resursov i ekologii Rossiyskoy Federatsii [On the state and protection of the environment of the Russian Federation in 2013. State Report of the Federal Center for geoenvironmental systems commissioned by the Ministry of Natural Resources and Environment] [Electronic resource]. Available at: <http://www.ecogosdoklad.ru/2013/Default.aspx> (accessed 10.01.2015) In Russian
7. Opredelitel' lishaynikov SSSR [Handbook of lichens of the USSR]. Vol. 1. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1971. 411 p.; Vol. 2. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. 283p.; Vol. 3. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 275p.; Vol. 4. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1977. 343p. Vol. 5. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 304 p. In Russian
8. Opredelitel' lishaynikov Rossii [Handbook of lichens of Russia]. Vol. 6. Golubkova NS, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1996. 202 p.; Vol. 7. Golubkova NS, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1998. 165 p.; Vol. 8. Golubkova NS, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2003. 275 p.; Vol. 9. Golubkova NS, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2004. 338 p.; Vol. 10. Golubkova NS, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2008. 515 p. In Russian
9. Naesborg RR. Taxonomic revision of the *Lecania cyrtella* group based on molecular and morphological evidence. *Mycologia*. 2008;100(3):397-416. PMID: 18751548
10. Mycobank [Electronic resource]. Available at: [www.mycobank.org](http://www.mycobank.org) (accessed 25.12.2014).
11. Shannon CE, Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press; 1963. pp. 53-54.
12. Semkin BI, Oreshko AP, Gorshkov MV. On the use of bioinformation technologies in comparative floristic studies. II. Measures of inclusion of descriptive sets and their application. *Byulleten' botanicheskogo sada-institutu Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk*. 2009;4:58-70. In Russian, English summary

13. Materna Ya. Impact of air pollution on natural ecosystems. Air pollution and plant life. Bell JNB, Treshow M, editors. Chichester: John Wiley&Sons Ltd; 1988 (reprinted April 2003). pp. 436-459. In Russian
14. Van Dobben HF, Wolterbeek HTH, Wamelink GWW, Ter Braak CJF. Relationship between epiphytic lichens, trace elements and gaseous atmospheric pollutants. *Environmental Pollution*. 2001;112(2):163-169. doi: [10.1016/S0269-7491\(00\)00121-4](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00121-4)
15. Romanova EV. Lichens of Kemerovo (West Siberia). *Rastitel'nyj mir Aziatskoj Rossii*. 2011;1(1):9-16. In Russian, English summary
16. Romanova EV, Sedel'nikova NV. Lishayniki - bioindikatory atmosfernogo zagryazneniya Novosibirskoy gorodskoy aglomeratsii [Lichens as bioindicators of atmospheric pollution of Novosibirsk city agglomeration]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2010. 99 p. In Russian
17. Yevstigneyeva AS. Materialy k likhenoflore respubliky Tatarstan [Materies ad lichenofloram of Republic of Tatarstan]. *Fundamental'nye issledovaniya – Fundamental Research*. 2008;8:18-24. In Russian
18. Shayakhmetova Z.M. Lishayniki sosnovykh lesov Predural'ya (Permskiy kray) [Pine forests's lichens of Ural foothills (Perm region)]. *Zhivye i biokosnye sistemy*. 2014;6. Available at: <http://www.jbks.ru/archive/issue-6/article-1> (accessed 20.06.2015). In Russian
19. Paukov AG, Mikhailova IN. Lichens of “Samarovskiy Chugas” Nature Park (Tyumen Region). *Novosti sistematiki nizshih rastenii – Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 2011;45:202-212. In Russian, English summary
20. Malysheva NV. Lishayniki Sankt-Peterburga [Lichens of Saint Petersburg]. Yurkovskaya TK, editor. *Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytateley – Proceedings of the Society of Naturalists*. 2003;79(3):86-96. In Russian
21. Nascimbene J, Salvadori O, Nimis PL. Monitoring lichen recolonization on a restored calcareous statue. *Science of the Total Environment*. 2009;407:2420-2426. doi: [10.1016/j.scitotenv.2008.12.037](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.12.037)
22. Romanova EV. Lichen Synusiae in Forest and Park Communities of Novosibirsk. *Contemporary Problems of Ecology*. 2009;2(6):549-555. doi: [10.1134/S1995425509060101](https://doi.org/10.1134/S1995425509060101)
23. Romanova EV. Lichens as bioindicators of atmospheric pollution in Kemerovo. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;4(20):203-214. In Russian, English summary

Received 15 January, 2015;

Revised 27 May, 2015;

Accepted 15 October, 2015

**Author info:**

**Romanova Ekaterina V**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Cryptogamous Plants, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

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