МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2016 № 1 (33)

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

ISSN online 2311-2077
ISSN print 1998-8591

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершенных оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. 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. Внесен 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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Издательство: Издательский дом ТГУ

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

Подписано в печать 19.03.2016. Формат 70х108$^{1}/_{16}$. Усл. печ. л. 13,8. Тираж 250 экз. Заказ № 1752.

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

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

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

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) kylizhskiy@yandex.ru

EDITORIAL COUNCIL

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

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 19.03.2016. Format 70x108$^{1}/_{16}$. Conventional printed sheets 13,8. Circulation - 250 copies. Order N 1752.
634050, 36 Lenina St.,Tomsk, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-53-15-28. http://publish.tsu.ru. E-mail: rio.tsu@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология
2016 № 1 (33)

СОДЕРЖАНИЕ

БОТАНИКА

ЗООЛОГИЯ

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И БИОХИМИЯ

Tomsk State University Journal of Biology
2016 № 1 (33)

CONTENTS

BOTANY

ZOOLOGY

CELL BIOLOGY & GENETICS

PIANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

БОТАНИКА

УДК 581.524.4 (571.1)
doi: 10.17223/19988591/33/1

Н.В. Ветлужских

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

Встречаемость древесных пород в лесных фитоценозах Западной Сибири по широтному градиенту

Исследовались географические закономерности изменения флористического состава лесных фитоценозов Западно-Сибирской равнины по широтному градиенту от 55 до 68° с.ш. Проанализирован видовой состав лесных сообществ 13 широтных отрезков. Выявлен процент встречаемости по описаниям девяти древесных видов растений. Впервые дана характеристика зональных лесных сообществ конкретных широтных отрезков Западно-Сибирской равнины и определено, насколько относительная встречаемость лесообразующих древесных видов отображает описанные границы зон и подзон.

Ключевые слова: встречаемость древесных видов; лесная растительность; широтные границы; зональные сообщества.

Введение

Значительная протяженность западно-сибирских лесов в долготном направлении определяет их дифференциацию в зонально-секторальном отношении, что обусловлено климатом, а также особенностями рельефа, геологического строения и историей освоения территории человеком. Своеобразие и самостоятельный тип зональности растительного покрова Западной Сибири отмечали многие исследователи [1–9], лесам как основному элементу растительности уделено особое внимание [10–18]. Региональное своеобразие лесных фитоценозов выражается в первую очередь в изменении флористического состава и структуры древесного и подчиненных ярусов.

В связи с тем, что при аэро- и космической съемке древесный ярус наиболее различим, ему уделяется особое внимание. Но проследить границы зон и подзон только по снимкам не представляется возможным, поэтому необходим поиск других маркеров.

Встречаемость вида – один из объективных способов характеристики роли вида в фитоценозе [19]. Изменение процента встречаемости видов по описаниям (относительная встречаемость вида) по географическому градиенту является наглядным показателем при характеристике пространственных закономерностей распространения растительности.

Для выявления широтной специфики флористического состава лесных сообществ Западно-Сибирской равнины проведен анализ относительной встречаемости высших сосудистых растений (травы, кустарнички, кустарники) и определены растения, диагностирующие зональные лесные сообщества от 55 до 68° с.ш. [20].

Популяции доминирующих растений в той или иной степени способны изменять или создавать фитосреду [21]. Древесные виды в лесной зоне являются сильными эдификаторами, их популяции формируют наиболее крупные и длительно существующие комплексы и влияют на все ярусы растительного сообщества, а также животное население и верхние горизонты почвы [22, 23].

Цель данной работы – охарактеризовать зональные лесные сообщества конкретных широтных отрезков Западно-Сибирской равнины и определить, насколько относительная встречаемость лесообразующих древесных видов отображает описанные границы зон и подзон.

Материалы и методики исследования

Исследования проводились в центральной части Западно-Сибирской равнины в субмеридиальном направлении с 55 до 68° с.ш. на территории Новосибирской, Омской, Томской и Тюменской областей (Ханты-Мансийский и Ямало-Ненецкий автономные округа).

Согласно зонально-провинциальному делению растительного покрова Западно-Сибирской равнины обследованная территория приходится на Обь-Иртышскую геоботаническую провинцию, здесь проходят границы двух геоботанических зон: степной с лесостепной подзоной, бореальной (таежной) с 5 подзонами: подтаежной, южно-, средне-, северо-таежной и подзоной редколесий (рис. 1) [6].

При выполнении описаний растительных сообществ использованы методики, являющиеся общепринятыми в геоботанике [24, 25].

Для каждого геоботанического описания точно определены координаты, что позволило привязать его к конкретной точке на карте или космическом снимке. Массив геоботанических данных насчитывает 838 описаний, сделанных сотрудниками лаборатории геосистемных исследований ЦСБС СО РАН в период с 2007 по 2012 г. Хранение и обработка материалов проводились в пакете «IBIS» [26].

Во время сбора полевого материала выбирались лесные фитоценозы дренированных местообитаний без явных следов антропогенной нагрузки на суглинистых субстратах. Проанализирован видовой состав лесных сообществ 13 широтных отрезков. Выявлен процент встречаемости по описаниям девяти древесных видов растений. Латинские названия высших сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова [27], листостебельных мхов – по сводке «Список мхов Восточной Европы и Северной Азии» [28], лишайников – по «Определителю лишайников России» [29].

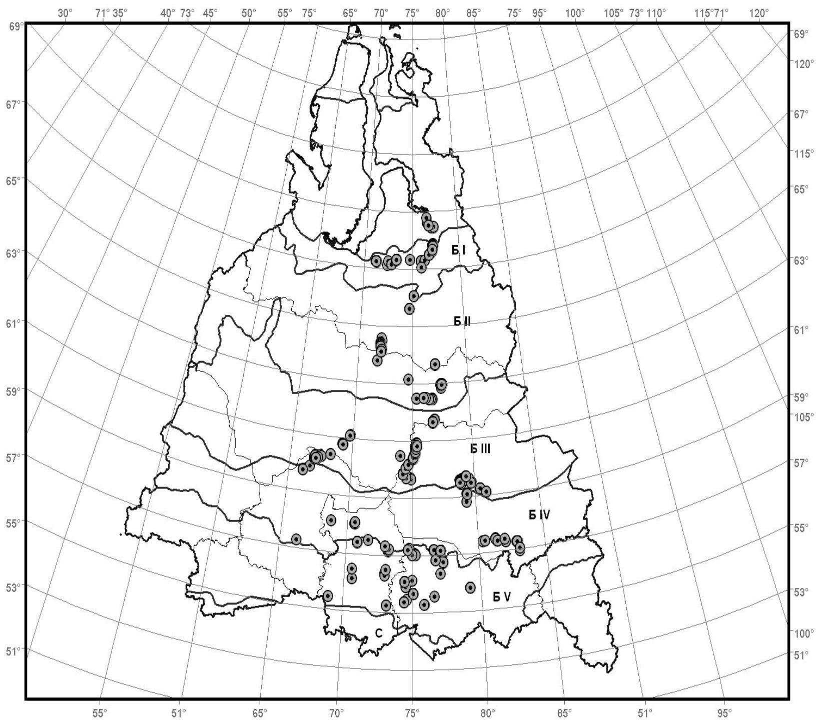


Рис. 1. Карта-схема Западной Сибири. Биоклиматические зоны [3]:
Б – бореальная (таежная): Б I – подзона редколесий (лесотундра), Б II – северная тайга, Б III – средняя тайга, Б IV – южная тайга, Б V – подтайга; С – степная зона (лесостепная подзона). Геоботанические описания обозначены серыми точками
[**Fig. 1.** Sketch map of West Siberia. Bioclimatic zones [3]: Б - Boreal (taiga): Б I - Woodland subzone (forest tundra), Б II - Northern taiga, Б III - Middle taiga, Б IV - Southern taiga, Б V - Subtaiga; С - Steppe zone (forest steppe subzone). Geobotanical descriptions are marked by grey dots]

Результаты исследования и обсуждение

Основные результаты работы демонстрирует таблица, в которой приводится встречаемость древесных растений (с учетом яруса) по широтному градиенту (таблица).

В лесах, описанных в широтном отрезке 55–56° с.ш., древостой представлен *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. высотой до 20 м. Диаметр деревьев иногда достигает 50 см, сомкнутость крон – 0,4. Высота второго яруса редко более 14 м при сомкнутости крон 0,1. Подрост березы и осины не активный до 1,5 м. Южнее 56-й параллели в древостое отсутствуют темнохвойные породы.

Кустарниковый ярус развит слабо (*Salix bebbiana* Sarg., *S. caprea* L., *S. cinerea* L.), и лишь *Rosa acicularis* Lindl. и *R. majalis* Herrm. иногда имеют до 20% проективного покрытия.

Относительная встречаемость (%) древесных пород лесных фитоценозов Западной Сибири по широтному градиенту (°с.ш.)
[Relative occurrence (in %) of tree species of forest phytocenoses in West Siberia along a latitudinal gradient (° N)]

Вид [Species]	Ярус [Layer]	55–56	56–57	57–58	58–59	59–60	60–61	61–62	62–63	63–64	64–65	65–66	66–67	67–68
Betula pubescens	a1	29	37	20	19	70	39	81	67	73	50	24	37	24
	a2	2	4	2	1	20	28	36	29	35	21	6	37	6
	a3	5	23	6	4	42	42	78	88	61	86	10	40	15
Betula pendula	a1	76	57	89	40	5				10			19	12
	a2	5	14	36	15									
	a3	8	23	56	21	3				12	7			3
Populus tremula	a1	43	90	97	60	56	96	43	46	24				
	a2	11	21	31	6	5	7	7		14				
	a3	26	57	75	42	35	55	43	35	25	7			
Picea obovata	a1		3	8	64	57	46	62	58	89	86	9	12	21
	a2		7	8	25	45	36	29	25	33	14	6	4	18
	a3		18	8	64	66	62	47	27	63	64	10	16	12
Abies sibirica	a1		13	3	62	45	34	22	4					
	a2		2	11	28	40	23	11	2	4				
	a3		7	8	75	83	74	46	23	10				
Pinus sibirica	a1		3	3	78	67	68	98	71	73	100	12		
	a2		1	19	19	45	43	44	27	29	14			
	a3		17	17	4	74	18	83	79	73	93	3	5	
Pinus sylvestris	a1		4	6	28	37	50	64	69	14	14			
	a2		1	8	4	10	11	18	13	2				
	a3		2		7	3	18	17	21	8				
Larix sibirica	a1							38	71	97	100	100	96	91
	a2							3	8	18	14	26	38	21
	a3								10	16	14	39	60	56
Tilia cordata	a1			6										
	a2			17										
	a3			14										

Примечание. а1 – первый древесный ярус; а2 – второй древесный ярус; а3 – третий древесный ярус (подрост).
[*Note.* a1 - the first tree layer, a2 - the second tree layer, a3 - the third tree layer (undergrowth)]

Травостой высокий, до 1 м, проективное покрытие 90%. Доминируют в травяном ярусе *Rubus saxsatilis* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Iris ruthenica* Ker–Gawl., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Эти растительные сообщества описаны как лесостепные березовые и осиновые леса [6]. В связи с этим можно считать, что северная граница распространения лесостепных мелколиственных лесов проходит примерно по 56° с.ш.

В пределах с 56 по 57° с.ш. первый древесный ярус описанных осиновых или березово-осиновых лесов имеет среднюю высоту 24 м, диаметр стволов 40 см и сомкнутость 0,6. Единично в первом ярусе можно встретить хвойные породы (*Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb.). Второй ярус сформирован березой и осиной и достигает высоты 10 м при сомкнутости 0,2. Подрост березы и осины с примесью пихты, кедра, ели, сосны имеет высоту до 2 м и покрытие более 10%.

Кустарниковый ярус обычно развит слабо, но представлен большим числом видов (*Rubus idaeus* L., *Rosa acicularis, R. majalis, Padus avium* Mill., *Sorbus sibirica* Hedl., *Ribes nigrum* L., *R. spicatum* Robson, *Lonicera xylosteum* L., *Viburnum opulus* L., *Salix cinerea, Spiraea media* Franz Schmidt, *S. salicifolia* L.). Только *Caragana arborescens* Lam. в некоторых сообществах может достигать 30% покрытия.

Травяной покров высотой 1 м, проективное покрытие 70–90%. Доминируют *Aegopodium podagraria* L., *Carex macroura* Meinsh., злаки *Brachypodium pinnatum, Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., виды таежного разнотравья *Aconitum septentrionale* Koelle, *Angelica sylvestris* L. Такие леса описаны как подтаежные таежной зоны [6].

Можно предположить, что широтный отрезок с 57 по 58° с.ш. – это зона распространения лесной растительности южно-таежной подзоны, поскольку севернее 57° с.ш. меняется характер растительных сообществ. В этом широтном отрезке описаны березовые, осиновые, темнохвойно-мелколиственные леса. В первом ярусе – береза, осина, ель, сосна. Высота древостоя 24 м, диаметр стволов примерно 30 см, сомкнутость крон 0,5. Второй ярус развит хорошо и его высота в среднем 12 м, сомкнутость 0,2; чаще, чем на южном отрезке, встречаются пихта, кедр и липа. Те же породы хорошо возобновляются и формируют подрост до 2 м высотой при сомкнутости 0,2 (иногда 0,4).

Высота кустарникового яруса 1–3 м, сомкнутость почти всегда больше 0,1. *Lonicera xylosteum* и *Spiraea media* встречены только в пределах с 56 по 58° с.ш.

В травяном ярусе доминируют *Aegopodium podagraria* (с высоким процентом встречаемости с 56 по 58° с.ш.), *Brachypodium pinnatum, Calamagrostis arundinacea, C. langsdorffii*. Такие леса с кедром, липой во втором ярусе и участием в покрове зеленых мхов описаны в центральных районах тайги Западной Сибири как южно-таежные зонально-плакорные типы лесных сообществ [6].

Если особенной разницы по встречаемости древесных растений (исключение – *Tilia cordata* Mill.) между отрезками 56–57° и 57–58° с.ш. не наблюдается, что позволяет некоторым исследователям рассматривать их как гемибореальную подзону [13], то севернее 58-й параллели происходит смена доминантов древесного яруса с мелколиственных на хвойные деревья. Описанные сообщества в широтном отрезке с 58 по 61° с.ш. представляют собой темнохвойные полидоминантные леса. Первый ярус 28 м высотой, сомкнутость 0,7. Основные породы – пихта, кедр, ель. Лиственница в первом ярусе чаще встречается севернее 59° с.ш. Диаметр стволов 30–50 см. Второй ярус практически всегда выражен. Высота 14 м, сомкнутость 0,2–0,4. Подрост темнохвойных пород высотой до 1,5 м, иногда до 50% покрытия.

Кустарниковый ярус не более 10% покрытия. В 90% описаний встречена *Sorbus sibirica*.

Доминантами в травяном ярусе являются *Carex macroura*, *Oxalis acetosella* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Rubus saxsatilis, Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt.

Моховой покров не сомкнут, проективное покрытие его 40–60%. В его основе – *Hylocomium splendens* (Hedw) Bruch et al., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not с куртинами *Polytrichum commune* L. в понижениях. Фитоценозы рассматриваемого широтного отрезка описаны как среднетаежные елово-кедровые леса [6].

Растительные сообщества, описанные с 61 по 65° с.ш., это темнохвойные лишайниково-зеленомошно-кустарничковые леса. Первый ярус полидоминантный, почти всегда присутствуют кедр, ель, сосна и начинает встречаться лиственница. Высота его обычно 16 м (не более 22 м), сомкнутость крон 0,5. Если выражен второй ярус (примерно в 30% описаний), то в первом – лиственница, а во втором – ель, кедр с примесью березы. Его высота 10–12 м, сомкнутость 0,2. Подрост до 2 м высотой, сомкнутость до 0,2.

Кустарниковый ярус практически не выражен. Единично, но часто встречаются *Juniperus communis* L., *Rosa acicularis*, *Sorbus sibirica.* В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Carex globularis* L., *Ledum palustre* L., *Vaccinium myrtillus, V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea.* Проективное покрытие этого яруса достаточно велико, до 70%. Мхи, где преобладают *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Ptilium crista-castrensis, Polytrichum commune,* и пятна лишайников (*Cladonia* Web. , *Cladina* Nyl., *Cetraria* Ach.) формируют сплошной покров. Такие леса описаны как северотаежные лиственнично-еловые или лиственнично-елово-кедровые [6]. И если относительная встречаемость недревесных растений показала, что южная граница распространения этих лесов проходит между 60 и 61° с.ш. [20], то встречаемость *Larix sibirica* хорошо маркирует границу между лесами средней и северной тайги по 61° с.ш. (см. таблицу).

Лесные фитоценозы, описанные севернее 65° с.ш., это лиственничные кустарничково-мохово-лишайниковые редколесья. Древостой редкий. Его средняя сомкнутость 0,2. В описанных лиственничных лесах обычна небольшая примесь ели и березы. В местах прошлых пожаров древостой имеет смешанный характер, иногда преобладает береза. В подлеске отмечена *Betula nana* L.*,* покрытие может быть до 60%.

Травяно-кустарничковый ярус разрежен (проективное покрытие не больше 30%). Почти всегда в нем присутствуют *Empetrum nigrum* L., *Ledum palustre, Vaccinium vitis-idaea.* Мохово-лишайниковый покров практически сплошной. В нем преобладает *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda, в значительном количестве *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot*, C. rangiferina* (L.) Wigg.*, Cetraria islandica* (L.) ACH.*, C. laevigata* Rassad.*,* из мхов – *Pleurozium* *schreberi, Polytrichum juniperinum* Hedw*., P. commune.* Такие леса описаны как лиственничные кустарничково-мохово-лишайниковые с субарктическими элементами редколесья [6]. После анализа встречаемости трав, кустарничков и кустарников выяснено, что ботанико-географический рубеж между северной тайгой и подзоной редколесий проходит между 64 и 65° с.ш. [20], но тот факт, что *Larix sibirica* севернее 65° с.ш. практически полностью сменяет темнохвойные породы, показывает, что южная граница распространения подзоны редколесий проходит по этой параллели.

Выводы

В результате анализа встречаемости по описаниям древесных видов зональных лесных сообществ Западно-Сибирской равнины по широтному градиенту с 55 до 68° с.ш. выяснено:

– самый широкий диапазон встречаемости у *Betula pubescens* (с 55-й по 68-ю параллель);

– *Betula pendula,* заметно снижая встречаемость севернее 58° с.ш., маркирует границу между южно- и среднетаежными лесами;

– северную границу распространения среднетаежных лесных сообществ показывает снижение процента встречаемости *Populus tremula* после 61° с.ш.;

– севернее 56° с.ш. начинают встречаться темнохвойные деревья, что демонстрирует начало распространения подтайги, а повышение процента их встречаемости севернее 58-й параллели показывает границу между южно- и среднетаежными лесами;

– *Picea obovata* дальше всех заходит на север и после 65-го градуса так же, как береза, является примесью в нарушенных лиственничных лесах;

– *Abies sibirica*, демонстрируя высокий процент встречаемости в первом ярусе с 58 по 61° с.ш., может являться маркером лесных фитоценозов средней тайги;

– *Pinus sibirica*, практически не встречаясь после 65-й параллели, маркирует границу между северотаежными лесами и подзоной редколесий;

– *Pinus sylvestris* повышает процент встречаемости в зональных северотаежных лесах, это связано с тем, что в окружающих интрозональных сообществах, сформированных на супесчаной разновидности суглинистых почв, сосна является доминирующей древесной породой;

– по 61° с.ш. проходит граница между лесами средней и северной тайги, что хорошо маркируется встречаемостью *Larix sibirica*, а то, что севернее 65° с.ш. она сменяет темнохвойные породы, показывает границу между северной тайгой и подзоной редколесий;

– *Tilia cordata*, преимущественно во втором ярусе, встречена в сообществах только с 56 по 57° с. ш. и может считаться маркером зональных южнотаежных лесов.

Литература

1. *Городков Б.Н.* Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области // Ежегодник Тобольского губернского музея. Тобольск, 1916. Вып. 27. С. 1–56.
2. *Шумилова Л.В.* Ботаническая география Сибири / под ред. Л.П. Сергиевской. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1962. 439 с.
3. *Лапшина Е.И.* Геоботаническое картографирование таежной зоны Западной Сибири // Геоботаническое картографирование. Л. : Наука, 1973. С. 49–60.
4. *Сочава В.Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск : Наука, 1979. 190 с.
5. *Сочава В.Б.* Географические аспекты сибирской тайги / отв. ред. В.А. Снытко. Новосибирск : Наука, 1980. 256 с.
6. *Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Е.А., Романова Е.А., Богоявлинский Б.А., Махно В.Д.* Растительный покров Западно-Сибирской равнины / отв. ред. В.В. Воробьев, А.В. Белов. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
7. *Куминова А.В.* Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1987. 160 с.
8. *Королюк А.Ю.* Классификация территориальных единиц растительности равнинных территорий для целей создания геоинформационной системы «Растительность Сибири» // Геоботаническое картографирование 1997. СПб., 1999. С. 3–13.
9. *Юрковская Т.К., Ильина И.С., Сафронова И.Н.* Макроструктура растительного покрова России : анализ карты // Геоботаническое картографирование 2001–2002. СПб., 2002. С. 3–15.
10. *Толмачев А.И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги / отв. ред. А.П. Шенников. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
11. *Крылов Г.В.* Леса Западной Сибири / под ред. Н.Е. Кабанова. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.
12. *Горожанкина С.М., Константинов В.Д.* География тайги Западной Сибири / отв. ред. В.Н. Смагин. Новосибирск : Наука, 1978. 190 с.
13. *Hämet-Ahti L.* The boreal zone and its biotic subdivision // Fennia. Helsinki, 1981. Vol. 159, № 1. P. 69–75.
14. *Burton P.J., Messier C., Weetman G.F., Prepas E.E., Adamowicz W.L., Tittler R.* The current state of boreal forestry and the drive for change // Towards sustainable management of the boreal forest. Ottawa, 2003. P. 1–40.
15. *Ермаков Н.Б.* Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация / отв. ред. И.Ю. Коропачинский. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
16. *Ермаков Н.Б., Лапшина Е.Д.* Синтаксоны темнохвойных лесов из южной тайги Западно-Сибирской равнины // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Биология, клинич. медицина. 2013. Т. II, вып. 1. С. 75–82.
17. *Лащинский Н.Н.* Леса Западной Сибири – зонально-подзональная структура и синтаксономия // Растительность Восточной Европы и Северной Азии : материалы Международной научной конференции (Брянск, 28 сентября – 3 октября 2014 г.). Брянск, 2014. С. 87.
18. *Лащинский Н.Н., Королюк А.Ю.* Синтаксономия темнохвойных зональных лесов южной тайги Западно-Сибирской равнины и гумидных низкогорий Алтае-Саянской горной области // Растительность России. СПб., 2015. № 26. С. 85–107.
19. *Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Толковый словарь современной фитоценологии / отв. ред. Т.А. Работников. М. : Наука, 1983. 135 с.

20. *Ветлужских Н.В.* Широтный анализ относительной встречаемости высших сосудистых растений в лесных фитоценозах Западной Сибири // Растительный мир Азиатской России. 2014. № 3(15). С. 72–80.
21. *Быков Б.А.* Проблема эдификаторов растительного покрова // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 9. С. 1231–1243.
22. *Карпачевский Л.О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М. : Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
23. *Носова Л.М., Гельцер Ю.Г., Холопова Л.Б., Раськова Н.В., Чернова Н.М., Бобров А.А., Матвеева В.М., Запрометова К.М., Скворцова К.М.* Влияние смены древесной породы на биологические свойства дерново-позолистых почв // Биология почв Северной Европы / под ред. Д.А. Криволуцкого. М. : Наука, 1988. С. 154–184.
24. *Юннатов 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.
25. *Ипатов В.С.* Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб. : СПб. гос. ун-т, 1998. 93 с.
26. *Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
27. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств / под ред. Г.С. Розенберга, С.В. Саксонова. СПб. : Мир и семья, 1995. 990 с.
28. *Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А. и др.* Список мхов Восточной Европы и Северной Азии // Arctoa. 2006. Т. 15. С. 1–130.
29. *Определитель* лишайников России / под ред. Н.С. Голубковой. СПб. : Наука, 1996. Вып. 6. 202 с.

Поступила в редакцию 15.12.2015 г.; повторно 02.03.2016 г.; принята 10.03.2016 г.

Ветлужских Наталья Владимировна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории геосистемных исследований Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).
E-mail: dvetl@mail.ru

Vetluzhskikh NV. Occurrence of tree species in forest phytocenoses of West Siberia along a latitudinal gradient. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):6-17. doi: 10.17223/19988591/33/1 In Russian, English summary

Natalia V. Vetluzhskikh

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

Occurrence of tree species in forest phytocenoses of West Siberia along a latitudinal gradient

The aim of this work was to describe zonal forest communities of concrete latitudinal segments of the West-Siberian plain and define how the relative occurrence of forest-forming tree species corresponds to the described boundaries of zones and subzones.

We studied geographical pattern changes of floristic composition of forest communities over the West-Siberian plain (from 55 to 68° n.l.). Our research was conducted in the central part of West Siberia on the territories of Novosibirsk, Omsk, Tomsk and Tyumen oblasts. To collect field material, we selected forest phytocenoses of drained habitats without obvious signs of anthropogenic loading on loamy substrates, where sample plots were laid (10 x 10 = 100 sq. m), on which we fixed the total

vegetation projective cover, specified the height and the density of the tree layer and determined the species composition of the community and the projective cover of each species in percentage terms.

We analyzed 13 latitudinal sections of forest-forming trees and described the main characteristics of forest communities. Basing on descriptions of nine woody species we defined the percentage of occurrence. It was for the first time that the relative occurrence of forest-forming tree species and characteristics of forest communities were shown for particular latitudinal sections. It allowed us to define the limits of forest-steppe and forest zones of the West Siberian plain. It turned out that *Betula pubescens* has the widest section range of occurrence. Significantly reducing the occurrence north of 58º n.l, *Betula pendula* marks the boundary between the southern and middle taiga forests. The northern boundary of the middle taiga forest communities occurrence shows a decline in the percentage of *Populus tremula* occurrence after 61º n.l. North of 56º n.l. there are coniferous trees, which prove the beginning of subtaiga distribution, and the increase in the percentage of their occurrence to the north of 58 parallel shows the boundary between the southern and middle taiga forests. *Picea obovata* is situated farthest to the north, and after the 65º, as well as the birch, is admixture in disturbed larch forests. *Abies sibirica*, demonstrating a high percentage of occurrence in the first layer from 58 to 61º n.l. may be a marker of forest communities of the middle taiga. *Pinus sibirica*, rarely occurring after the 65th parallel, marks the boundary between the north-taiga forests and woodland subzones. Pinus sylvestris increases the percentage of occurrence in zonal north-taiga forests. At 61º n.l. is the boundary between forests of the northern and the middle taiga, which is well marked by *Larix sibirica* occurrence, and the fact that it replaces coniferous species to the north of 65º n.l. of the parallel, shows the boundary between the northern taiga and woodland subzones.

The article contains 1 Figure, 1 Table, 29 References.

Key words: occurrence of tree species; forest vegetation; latitudinal limits; zonal community.

References

1. Gorodkov BN. Opyt deleniya Zapadno-Sibirskoy nizmennosti na botaniko-geograficheskie oblasti [Experience of dividing the West Siberian lowland into botanical and geographical areas]. *Ezhegodnik Tobol'skogo Gubernskogo Muzeya – Year-book of Tobolsk provincial museum.* 1916;27:1-56. In Russian
2. Shumilova LV. Botanicheskaya geografiya Sibiri [Botanical geography of Siberia]. Sergievskaya LP, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1962. 439 p. In Russian
3. Lapshina EI. Geobotanical cartography in the taiga of West Siberia. *Geobotanical mapping 1973.* Sochava VB, Isachenko TI, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1973. pp. 49-60. In Russian
4. Sochava VB. Rastitel'nyy pokrov na tematicheskikh kartakh [Vegetative cover on thematic maps]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. 190 p. In Russian
5. Sochava VB. Geograficheskie aspekty sibirskoy taygi [Geographical aspects of the Siberian taiga]. Snytko VA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1980. 256 p. In Russian
6. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser EA, Romanova EA, Bogoyavlinskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetative cover of the West Siberian plain]. Vorob'yev VV, Belov AV, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. 251 p. In Russian
7. Kuminova AV. Geobotanicheskie issledovaniya v Zapadnoy i Sredney Sibiri [Geobotanical studies in West and Central Siberia]. Novosibirsk: SB AS USSR Publ.; 1987. 160 p. In Russian

8. Korolyuk AJu. Classification of the territorial vegetation units of plant territories with the aim of creating of the geographic information system “Vegetation of Siberia”. *Geobotanical mapping 1997*. Yurkovskaya TK, Kholod SS, editors. St. Petersburg: Academy of Sciences of Russia Komarov Botanical Institute; 1999. pp. 3-13. In Russian
9. Yurkovskaya TK, Il’ina IS, Safronova IN. Macrostructure of vegetation cover in Russia: analysis of map. *Geobotanical mapping 2001-2002*. Yurkovskaya TK, Kholod SS, editors. Yurkovskaya TK, Kholod SS, editors. St. Petersburg: Academy of Sciences of Russia Komarov Botanical Institute; 2002. pp. 3-15. In Russian
10. Tolmachev AI. K istorii vozniknoveniya i razvitiya temnokhvoynoy taygi [On the history of taiga forest origin and development]. Shennikov AP, editor. Moscow, Leningrad: AS USSR Publ.; 1954. 156 p. In Russian
11. Krylov GV. Lesa Zapadnoy Sibiri [Forests of West Siberia]. Kabanov NE, editor. Moscow: AS USSR Publ.; 1961. 255 p. In Russian
12. Gorozhankina SM, Konstantinov VD. Geografiya taygi Zapadnoy Sibiri [Geography of the West Siberian taiga]. Smagin VN, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 190 p. In Russian
13. Hämet-Ahti L. The boreal zone and its biotic subdivision. *Fennia.* 1978;159(1):69-75
14. Burton PJ, Messier C, Weetman GF, Prepas EE, Adamowicz WL, Tittler R. The current state of boreal forestry and the drive for change. In: *Towards sustainable management of the boreal forest.* Burton PJ, Messier C, Smith DW, Adamowicz WL, editors. Ottawa, Ontario, Canada: NRC Research Press: 2003. pp. 1-40.
15. Ermakov NB. Raznoobrazie boreal’noy rastitel’nosti Severnoy Azii. Gemiboreal’nye lesa. Klassifikatsiya i ordinatsiya [Diversity of boreal vegetation in Northern Asia. Hemiboreal forests. Classification and ordination]. Koropachinskiy IYu, editor. Novosibirsk: Siberian Branch of Russian Academy of Sciences Publ.; 2003. 232 p. In Russian
16. Ermakov NB, Lapshina ED. Syntaxa of dark-coniferous forests from south-boreal subzone of West Siberian plain. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya, klinich. meditsina*. 2013;11(1):75-82. In Russian, English Summary
17. Lashchinskiy NN. West Siberian forests - zonal structure and syntaxonomy. In: *Rastitel’nost’ Vostochnoy Evropy i Severnoy Azii. Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii* [Vegetation of the East Europe and Northern Azia. Proc. of the Int. Sci. Conf. (Bryansk, Russia, 28 September - 3 October, 2014)]. Bryansk: Bryanskoe poligraficheskoe ob”edinenie Publ.; 2014. p. 87. In Russian
18. Lashchinskiy NN, Korolyuk AYu. Syntaxonomy of zonal dark-coniferous forests of the West Siberian of the southern taiga and the Altai-Sayan humid low-mountains. *Rastitel’nost’ Rossii – Vegetation of Russia*. 2015;26:85-107. In Russian, English Summary
19. Mirkin BM, Rozenberg GS. Tolkovyy slovar’ sovremennoy fitotsenologii [Explanatory dictionary of modern phytocenology]. Rabotnikov TA, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 135 p.
20. Vetluzhskikh NV. Latitudinal analysis of the relative occurrence of higher vascular plants of the forest phytocenosis of Western Siberia. *Rastitel’nyy mir Aziatskoy Rossii – Vegetation world of the Asian Russia*. 2014;3(15):72-80. In Russian, English Summary
21. Bykov BA. Problema edifikatorov rastitel’nogo pokrova [Problem of vegetative cover edificators]. *Botanicheskij zhurnal – Botanical Journal.* 1966;51(9):1231-1315. In Russian
22. Karpachevskiy LO. Pestrota pochvennogo pokrova v lesnom biogeotsenoze [Diversity of soil cover in a forest biogeocenosis]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1977. 312 p. In Russian

23. Nosova LM, Gel'tser YuG, Kholopova LB, Ras'kova NV, Chernova NM, Bobrov AA, Matveeva VM, Zaprometova KM, Skvortsova KM. Vliyanie smeny drevesnoy porody na biologicheskie svoystva dernovo-pozolistykh pochv [Influence of tree species change on

biological properties of sod-podzolic soils]. In: *Biologiya pochv Severnoy Evropy* [Biology of soils in Northern Europe]. Krivolutskiy DA, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1988. pp. 154-184.
24. Yunnatov AA. Tipy i soderzhanie geobotanicheskikh issledovaniy. Vybor probnykh ploshchadey i zalozhenie ekologicheskikh profiley [The types and 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. Vol. 3. pp. 9-36. In Russian
25. Ipatov V.S. Opisanie fitotsenoza. Metodicheskie rekomendatsii [Description of phytocenosis. Methodical recommendations]. St. Petersburg: SPb State University Publ.; 1998. 93 p.
26. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel’nogo pokrova [Information technologies in vegetative cover studies]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
27. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel’nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. Rozenberg GS, Saksonov SV, editors. St. Petersburg: Mir & Sem’ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
28. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa.* 2006;15:1-130.
29. Opredelitel’ lishaynikov Rossii [Keys to lichens of Russia]. Vol. 6. Golubkova NS, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1996. 202 p.

Received 15 December, 2015;
Revised 2 March 2016;
Accepted 10 March 2016

Author info:
Vetluzhskikh Natalia V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geosystem Research, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: dvetl@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 18–38

УДК 634.0.416.1: 582.475.4
doi: 10.17223/19988591/33/2

С.Н. Горошкевич

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

Структура и развитие годичного побега кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour)

Работа выполнена за счет базового бюджетного финансирования (ФАНО) при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03924).

Проанализированы собственные и литературные данные о структуре годичного побега мужского и женского типа у кедра сибирского (Pinus sibirica Du Tour) в связи с адаптивным значением различных морфологических элементов. На побегах мужского типа формируется лишь одна (зимующая) почка, а годичный побег состоит из одного (весеннего) элементарного побега. На побегах женского типа из зимующей почки развивается первый, весенний, побег. Кроме того, в начале сезона закладывается временная почка, из которой без периода покоя развивается второй, летний, побег. Весенний и летний побеги существенно различаются по структуре и функциям. Плодоношение осуществляется исключительно на весеннем побеге. Нарастание и фотосинтез осуществляются, в основном, за счет весеннего побега. Главной функцией летнего побега является ветвление. Лишь функция регенерации, за которую «ответственны» криптобласты (спящие почки), разделена между элементарными побегами примерно поровну. Анализ изменчивости длины междоузлий на сложном (дициклическом) годичном побеге впервые проведен в настоящей работе. Минимальная длина междоузлий была отмечена не у полюсов годичного побега, а в переходной зоне от весеннего побега к летнему. Следовательно, циклы формирования элементарных побегов совершенно не влияют на растяжение междоузлий, которое зависит исключительно от годичного цикла побегообразования.

Ключевые слова: *Pinus sibirica; годичный побег; структура и развитие побега.*

Введение

Настоящая статья является второй в данной серии. Первая [1] содержала общее введение и характеристику объектов исследования, а также анализ структуры элементарных побегов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в женском ярусе кроны. В данной работе рассматриваются структура годичного побега и различия между половыми типами побегов. У однодомных древесных растений исследование принципиальных вопросов морфогенеза обычно начинают с наиболее просто устроенных вегетативных побегов, а остальные половые типы описывают в сравнении с ними [2]. По нашему мнению, это вряд ли оправдано. Сроки, состав и последовательность этапов морфогенеза в большой мере определяются размером побегов и их положением в кроне [3]. У большинства древесных растений, в том числе и у кедра сибирского, вегетативные побеги очень разнообразны по размеру и могут располагаться в любой части кроны [4]. Поэтому говорить о вегетативных побегах *вообще* бессмысленно. Мужские и женские побеги, напротив, относительно однородны и локализованы в соответствующих ярусах кроны [5]. Исходя из этого обстоятельства, мы сначала проведем сравнительный анализ мужских и женских побегов, а затем сосредоточимся на структуре годичного побега у последних как наиболее сложноорганизованных.

Терминология

Используемые термины, в основном, определены нами ранее [1]. У сосен есть два типа вегетативных побегов – удлиненные (ауксибласты) и укороченные (брахибласты). Ауксибласт представляет собой ось с растянутыми междоузлиями и однообразными чешуйчатыми листьями (катафиллами). Катафиллы подразделяются на стерильные (без пазушных образований) и фертильные. В пазухах последних встречаются 5 основных типов пазушных образований: криптобласты (или латентные почки), латеральные ауксибласты, брахибласты, микростробилы и шишки. Элементарный цикл побегообразования – это формирование отдельной почки (от заложения первого стерильного катафилла до заложения последнего фертильного катафилла с пазушным примордием) + формирование элементарного побега, который у сосен в норме состоит из одной серии стерильных катафиллов, расположенных в его проксимальной части, и одной серии фертильных катафиллов с пазушными образованиями. Побег, растяжение которого произошло на протяжении одного вегетационного периода, мы называем годичным побегом. Он может состоять из одного (моноциклический) или нескольких (полициклический) элементарных побегов. Последние делятся на два типа по происхождению: весенние (заложение почки и растяжение побега разделены периодом зимнего покоя) и летние (заложение почки и растяжение побега происходит на протяжении одного вегетационного периода).

Материалы и методики исследования

Материал был собран в двух припоселковых кедровниках: Яйлинском и Нижне-Сеченовском. Эти насаждения, а также способ отбора деревьев и ретроспективного анализа структуры побегов описаны ранее [1]. В каждом насаждении с 10 деревьев отбирали по пять 10-летних ветвей с женскими и мужскими побегами из средней части соответствующих ярусов кроны. Из 1 000 побегов, взятых в женском ярусе, собственно женскими, т.е.

имеющими хотя бы одну шишку, были 96% побегов. Среди 1 000 побегов из мужского яруса собственно мужские составили 89%. Таким образом, приведенные данные основаны на анализе 960 женских и 890 мужских побегов. Для анатомических исследований использовали свежие (не фиксированные) побеги текущего года на тех же самых ветвях: 100 мужских и 100 женских побегов. Размер апикальной меристемы определяли в проходящем свете под микроскопом AxioStar Plus (Zeiss, Германия) на срединном продольном срезе. Тканевую структуру стебля исследовали в падающем свете под бинокуляром Микромед МС-2 zoom на поперечном срезе в средней части годичного побега.

Изучение органогенеза побегов обычно производится методом микрофенологических наблюдений за развитием почек. Это позволяет установить календарный срок дифференциации различных элементов побега. Вместе с тем отдельные типы морфоструктур на ранних этапах развития, как правило, очень похожи друг на друга и с трудом поддаются идентификации. Поэтому анализ развития почек имеет смысл только в том случае, когда он сопровождается описанием структуры зрелого дифференцированного побега. Непосредственно под микроскопом установив сроки наступления ключевых этапов органогенеза, вполне возможно весь его ход в полном объеме восстановить по числу и расположению органов на зрелом побеге. Именно так мы и поступили, использовав в качестве основы фундаментальную работу Т.П. Некрасовой [4], а также наши собственные наблюдения [5, 6].

О различиях между вариантами судили по результатам дисперсионного анализа (метод линейных контрастов Шефе). Статистически значимыми считались различия при Р = 0,95.

Результаты исследования

Побеги одного полового типа из двух насаждений очень похожи (табл. 1). По всем параметрам, характеризующим активность органогенеза и роста, мужские побеги статистически значимо уступают женским. Уже покоящиеся апикальные меристемы на женских побегах значительно выше и шире, чем на мужских. Особенно велики различия по диаметру апекса. Зрелые женские побеги в 2,5–3 раза превосходят мужские по диаметру и в 3–5 раз – по длине оси.

Состав и взаиморасположение тканей одинаковое у двух типов побегов, а их соотношение – резко различное. Так, площадь поперечного сечения первичной коры мужских побегов составляет 18–19, флоэмы – 11–12, ксилемы – 5–6, а сердцевины – всего 2–2,5% от площади этих тканей у женских побегов. Большую часть объема стебля у обоих типов побегов занимают первичные паренхимные ткани (рис. 1). Доля вторичных проводящих тканей значительно выше у женских побегов (22–23%), чем у мужских (8–9%). Доля первичной коры у всех побегов многократно выше, чем доля сердцевины, однако по соотношению этих двух тканей налицо огромные различия. У мужских побегов отношение площадей коры и сердцевины на поперечном срезе составляет 100 : 1, а у женских – 10 : 1. Из вторичных тканей у обоих типов побегов лучше развита ксилема. Различия по соотношению вторичных тканей не столь велики, как по соотношению первичных, но достаточно существенны. У мужских побегов доля флоэмы в 4–5, а у женских – в 11–12 раз меньше, чем доля ксилемы.

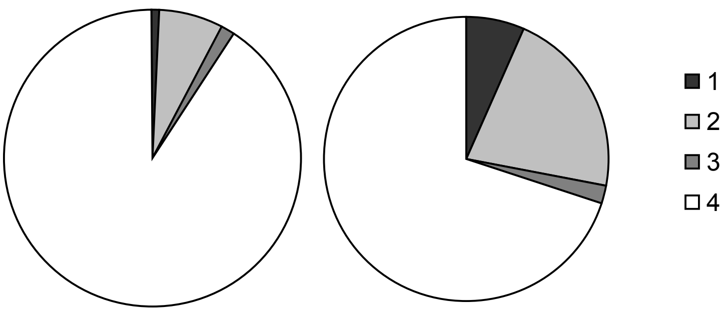
Таблица 1 [Table 1]

Размер и структура мужских и женских годичных побегов
[Size and structure of male and female annual shoots of *Pinus sibirica*]

Признаки [Characteristics]		Яйля [Yaylya]		Нижне-Сеченово [Nizhne-Sechenovo]	
		Мужские побеги [Male shoots]	Женские побеги [Female shoots]	Мужские побеги [Male shoots]	Женские побеги [Female shoots]
Высота апикальной меристемы, мк [Apical meristem height, µm]		–	–	75а*	95б
Диаметр апикальной меристемы, мк [Apical meristem diameter, µm]		–	–	190а	360б
Диаметр оси побега, мм [Diameter of shoot axis, mm]		3,5а	9,1б	3,3а	8,6б
Площадь поперечного сечения тканей оси побега, мм² [Cross section square of shoot axis tissues, mm²]	Первичная кора [Cortex]	8,45а	44,7б	7,79а	40,4б
	Флоэма [Phloem]	0,15а	1,3б	0,13а	1,1б
	Ксилема [Xylem]	0,85а	14,1б	0,60а	12,3б
	Сердцевина [Pith]	0,12а	4,9б	0,08а	4,0б
Длина оси, см [Axis length, cm]		1,8а	9,1в	1,23а	5,23б
Число пазушных структур, шт. [Number of axial structures]	Микростробилы [Pollen cones]	14,9а	0	12,4а	0
	Брахибласты [Short shoots]	7,3а	65,2в	5,6а	33,0б
	Криптобласты [Dormant buds]	0,85а	1,79б	0,85а	1,91б
	Ауксибласты [Long shoots]	0,25а	2,8б	0,15а	2,19б
	Шишки [Seed cones]	0	2,11а	0	2,4а
	Всего [Total]	23,3а	62,9в	19,0а	39,5б

* Буквы при числах демонстрируют статистическую значимость различий между средними значениями признаков в строках.
[* Letters with numbers show a statistical significance of differences between the mean values of characteristics in the lines].

Различия по общему числу пазушных структур несколько меньше, чем по длине и диаметру оси. Тем не менее мужские побеги и по этому показателю в 2–3 раза уступают женским. Первые элементы мужского побега, стерильные катафиллы, закладываются в самом конце сезонного цикла активности апикальной меристемы примерно за 21 месяц до начала растяжения побега. По окончании роста катафиллы опадают, оставляя на коре стебля неглубокие слегка изогнутые рубцы. Междоузлия в этой части побега почти не растягиваются. Все остальные элементы мужского побега закладываются в вегетационный период, предшествующий его растяжению. Они формируются и располагаются на зрелом побеге всегда в одном и том же порядке: стерильные катафиллы → фертильные катафиллы с микростробилами → с брахибластами → с криптобластами → с латеральными ауксибластами. В этой части побега междоузлия всегда более или менее растянуты. Из пазушных структур обязательны и наиболее многочисленны микростробилы. Их число варьирует от 3 до 35. Брахибласты имеются почти всегда (у 98% побегов). Их обычно значительно меньше, чем микростробилов (до 16 шт.). Криптобласты отмечены на 83% побегов. В подавляющем большинстве случаев на побеге был единственный криптобласт. Латеральные ауксибласты редки. Их имели лишь 15–25% побегов. На каждом из них был только один латеральный ауксибласт. Он всегда был расположен строго дистально в пазухе самого последнего фертильного катафилла.



a *b*

Рис. 1. Доля сердцевины (*1*), ксилемы (*2*), флоэмы (*3*) и первичной коры (*4*) в площади поперечного сечения стебля мужских (*a*) и женских (*b*) побегов из Нижне-Сеченовского кедровника

[**Fig. 1.** Proportion of pith (*1*), xylem (*2*), phloem (*3*) and cortex (*4*) in stem cross section square of male (*a*) and female (*b*) shoots in Nizhne-Sechenovo stone pine forest]

В женском ярусе кроны годичный побег имеет более сложное строение, так как состоит из двух элементарных побегов: весеннего и летнего. Прежде чем приступить к анализу его внутренней структуры, сравним два половых типа побегов по количеству и соотношению пазушных структур. Если на мужских побегах большая часть их (63–65%) являются генеративными, то на женских побегах доля шишек составляет в среднем всего 3–6% (рис. 2). Из вегетативных структур на обоих типах побегов численно преобладают брахибласты, но на мужских побегах их в 6–8 раз меньше, чем на женских. Общая доля криптобластов и латеральных ауксибластов невелика: 5–6% на мужских побегах и 8–10% на женских. Соотношение этих двух типов пазушных структур резко различно. У мужских побегов на один криптобласт приходится латеральных ауксибластов в среднем 0,2–0,3, у женских – 1,2–1,6.

Формирование годичного побега женского типа начинается в конце лета с заложения серии стерильных катафиллов. Они прикрывают апикальную меристему в течение зимы. Весной (примерно в середине мая) заложение катафиллов возобновляется, причем первые 5–6 катафиллов весеннего заложения оказываются фертильными. Вместе с перезимовавшими катафиллами они образуют временную почку, из которой спустя месяц (в конце июня – начале июля) развивается летний побег [3]. Период дифференциации этой почки (июнь) совпадает с активным растяжением весеннего побега из почки возобновления, заложившейся в июле–августе прошлого года [4].

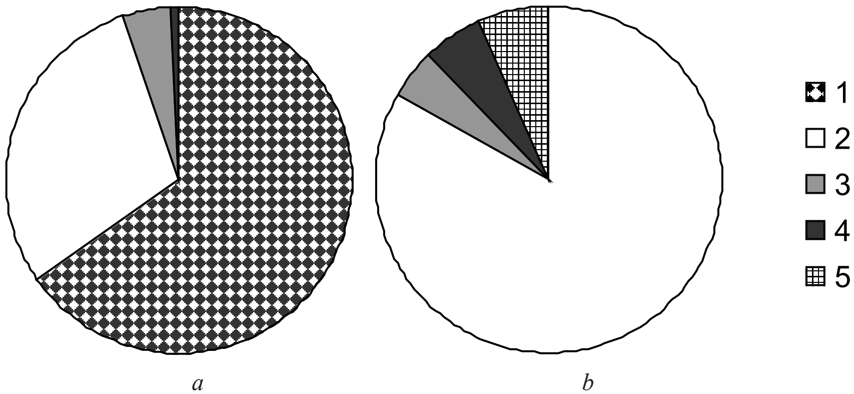


Рис. 2. Доля микростробилов (*1*), брахибластов (*2*), криптобластов (*3*), латеральных ауксибластов (*4*) и шишек (*5*) от общего числа пазушных структур на мужских (*a*) и женских (*b*) годичных побегах из Нижне-Сеченовского кедровника
[**Fig. 2.** Proportion of pollen cones (*1*), short shoots (*2*), dormant buds (*3*), lateral long shoots (*4*) and seed cones (*5*) of the total number of axial structures on male (*a*) and female (*b*) annual shoots in Nizhne-Sechenovo stone pine forest]

Два элементарных побега – весенний и летний – сильно различаются по большинству морфометрических признаков (табл. 2). Общее число пазушных структур на летнем побеге в 7–10 раз меньше, чем на весеннем. Различия по длине оси выражены еще ярче. Летний побег практически вообще не имеет длины. Его междоузлия очень короткие. Поэтому создается впечатление, что все пазушные структуры располагаются на одном уровне. Напротив, междоузлия весеннего побега даже в его проксимальной части, занятой СКФ, всегда хорошо растянуты, а длина составляет в среднем 96–97% от общей длины годичного побега. Очень велики различия и по размеру хвои. Хвоя летнего побега короткая, прямая и ориентирована под острым углом к оси побега. Хвоя весеннего побега примерно в два раза длиннее и, как правило, более или менее изогнута. Ее основание располагается обычно под прямым, а медиальная и особенно дистальная часть – под тупым углом к оси побега.

Таблица 2 [Table 2]

Структура годичного побега в женском ярусе кроны
[Structure of annual shoot in the female crown layer of *Pinus sibirica*]

Признак [Characteristic]	Яйля [Yaylya]		Нижне-Сеченово [Nizhne-Sechenovo]	
	Весенний побег [Spring shoot]	Летний побег [Summer shoot]	Весенний побег [Spring shoot]	Летний побег [Summer shoot]
Длина оси, см [Axis length, cm]	8,76в*	0,35а	5,02б	0,21а
Длина хвои, см [Needle length, cm]	12,2б	6,4а	10,3б	5,1а
Общее число пазушных структур, шт. [Total number of axial structures]	57,0	5,9	34,6	5,0
Число брахибластов, шт. [Number of short shoots]	53,0в	3,2а	30,6б	2,4а
Число криптобластов, шт. [Number of dormant buds]	0,85а	0,94а	0,93а	0,98а
Число латеральных ауксибластов, шт. [Number of lateral long shoots]	1,0а	1,8б	0,59а	1,6б
Число шишек, шт. [Number of seed cones]	2,11а	0	2,43а	0

* Буквы при числах демонстрируют статистическую значимость различий между средними значениями признаков в строках.
[* Letters with numbers show a statistical significance of differences between the mean values of characteristics in the lines]

На весеннем побеге число брахибластов всегда измеряется десятками. Их не бывает меньше 20 шт. (рис. 3). Они составляют 90–95% от общего числа пазушных структур и занимают большую часть поверхности стебля. На летнем побеге брахибласты имеются не всегда, а лишь в 80–90% случаев. Их никогда не бывает больше 10 шт. Тем не менее и на летнем побеге брахибласты являются наиболее многочисленным типом пазушных структур, составляют в среднем половину от их общего числа. Между брахибластами и латеральными ауксибластами как на весеннем, так и на летнем побеге располагаются криптобласты. Они имеются у абсолютного большинства побегов (80–85% весенних и 85–90% летних). На каждом чаще всего есть единственный криптобласт. Латеральные ауксибласты являются обычным компонентом летнего побега (90–95%) и часто встречаются на весеннем (50–65%). На летнем побеге их число достигает 6, и они всегда закладываются последними. На весеннем побеге их число не превышает 2–3, обычно же единственный латеральный ауксибласт располагается на генетической спирали строго между криптобластом и первой шишкой. По всем показателям роста (длина оси, хвои, общее число метамеров и др.) латеральные ауксибласты весеннего побега статистически значимо (в 1,5–2 раза) уступают таким же органам летнего побега. Шишки имеются только на весеннем побеге. Они всегда являются его последними по времени заложения пазушными структурами и располагаются на дистальном полюсе осевого побега.

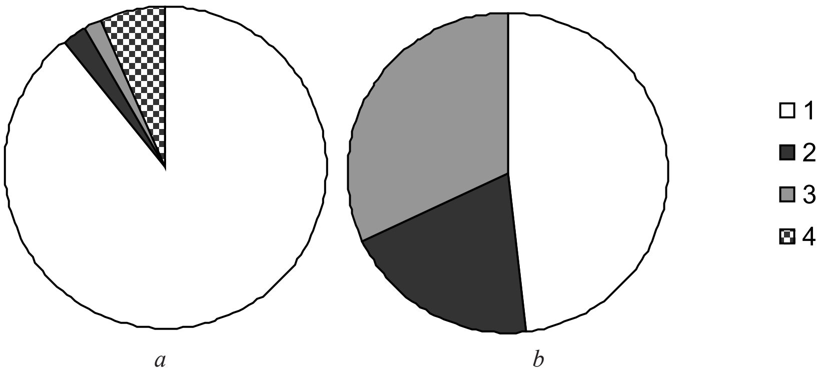


Рис. 3. Доля брахибластов (*1*), криптобластов (*2*), латеральных ауксибластов (*3*) и шишек (*4*) от общего числа пазушных структур на весеннем (*a*) и летнем (*b*) побегах из женского яруса кроны в Нижне-Сеченовском кедровнике
[**Fig. 3.** Proportion of short shoots (*1*), dormant buds (*2*), lateral long shoots (*3*) and seed cones (*4*) of the total number of axial structures on spring (*a*) and summer (*b*) elementary shoots from the female crown zone in Nizhne-Sechenovo stone pine forest]

Таким образом, в женском ярусе кроны весенний и летний побеги принципиально различаются по структуре и функциям. Плодоношение происходит исключительно на весеннем побеге. «Вегетативные функции» совмещены, но распределяются между элементарными побегами крайне асимметрично. Нарастание и фотосинтез осуществляются почти исключительно за счет весеннего побега: на него приходится 96% длины и 92% брахибластов годичного побега. Главной функцией летнего побега является ветвление: на нем располагаются 73% латеральных ауксибластов. Лишь функция регенерации, за которую «ответственны» криптобласты, разделена между элементарными побегами примерно поровну.

Для кедра сибирского характерно очередное (спиральное) листорасположение. Абсолютное большинство побегов имеют формулу филлотаксиса 13/34. Смежные катафиллы и, следовательно, их пазушные структуры, располагаются на единой (генетической) спирали под углом 137,65° друг к другу. Это означает, что число оборотов генетической спирали между двумя катафиллами, расположенными друг над другом (на одной прямой, параллельной оси стебля, – ортостихе), составляет 13, а число катафиллов на этом участке генетической спирали (листовой цикл) – 34. Иными словами, если мы возьмем в качестве точки отсчета любой катафилл, то строго над ним, в самом конце 13-го витка генетической спирали, будет располагаться 35-й по счету катафилл. Средняя длина междоузлия даже при очень хорошем росте обычно не превышает 2 мм. Однако абсолютная стабильность угла расхождения последовательных катафиллов позволяет легко восстановить последовательность заложения в почке и расположения на зрелом побеге всех без исключения боковых органов. Исходя из формулы филлотаксиса, на побеге имеется 34 ортостихи. Они визуально неразличимы и не имеют практического значения. Напротив, кривые линии, соединяющие последовательно расположенные катафиллы (вторичные спирали или контактные парастихи), очень хорошо видны на зрелом побеге. Для анализа морфоструктуры побега наиболее удобны 3-кратные и 5-кратные парастихи. Если, например, на побеге имеется 60 катафиллов, то они организованы следующим образом: 3 парастихи по 20 катафиллов и 5 парастих по 12 катафиллов. Эти парастихи всегда направлены в противоположные стороны: когда 3-кратные закручены по часовой стрелке, 5-кратные – против, и наоборот.

Рассмотрим изменение некоторых признаков вдоль 5-кратной парастихи годичного побега с длиной оси 20–25 см и общим числом метамеров около 125 шт., из которых 100 относятся к весеннему и 25 – к летнему побегу. Расстояние между последовательными узлами в основании весеннего побега невелико, но резко (почти в 3 раза) возрастает на протяжении первых семи междоузлий (рис. 4, *a*). Наиболее растянутая часть побега приходится на проксимальную часть зоны брахибластов весеннего побега. От 7-го междоузлия к дистальному полюсу весеннего побега расстояние между узлами снижается вначале медленно, затем все быстрее. В результате этого снижения последнее междоузлие весеннего побега оказывается даже несколько короче первого. Наименее растянуты первые междоузлия летнего побега. По направлению к дистальному полюсу летнего побега длина междоузлий увеличивается до характерной для проксимальной части весеннего побега.

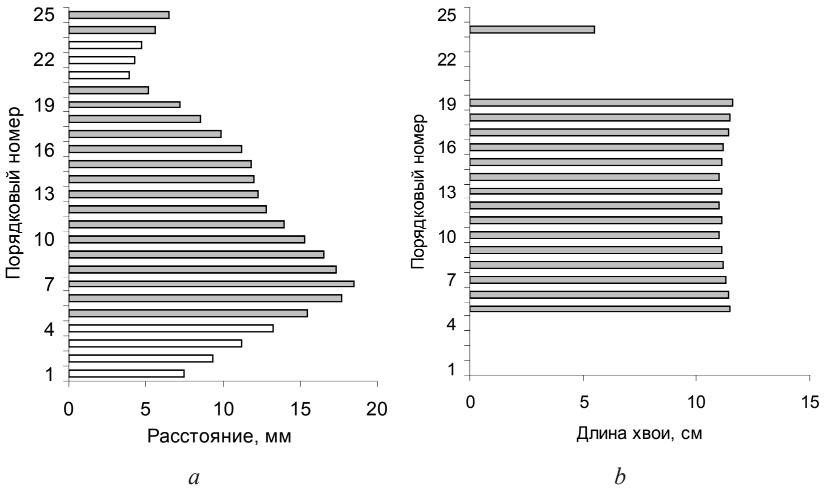


Рис. 4. Изменение длины междоузлий (*a*) и длины хвои (*b*) вдоль 5-кратной парастихи годичного побега женского типа. Светлые полосы – узлы со стерильными катафиллами, темные – с фертильными

[**Fig. 4.** Shoot unit length (*a*) and needle length (*b*) variation along the 5-fold parastich of a female annual shoot. Light stripes are nodes with empty axils and dark stripes are nodes with thick axils. *a* - On the Y-axis - Sequence number, on the X-axis - Distance, mm. *b* - On the Y-axis - Sequence number, on the X-axis - Needle length, mm]

Таким образом, длина междоузлий изменяется вдоль оси годичного побега исключительно постепенно, без резких скачков. Она явно не зависит от наличия и характера пазушных структур в соответствующих узлах. Более того, она связана не с последовательностью растяжения, а с последовательностью заложения (!) элементов годичного побега. Ведь самые короткие междоузлия характерны не для тех его частей, которые растягиваются первыми и последними (соответственно основание весеннего и конец летнего побегов), а для тех, которые закладываются первыми и последними (соответственно конец весеннего и основание летнего побегов).

Длина хвои, измеренная у брахибластов, расположенных на той же 5-кратной парастихе, практически не меняется вдоль оси весеннего побега (рис. 4, *b*). Некоторое увеличение значения признака от медиальной части побега к проксимальному и дистальному полюсам статистически незначимо. Хвоя на летнем побеге, как уже было отмечено выше, примерно в два раза короче, чем на весеннем.

Таким образом, оба рассмотренных признака подвержены значительной изменчивости вдоль оси годичного побега. Длина междоузлий изменяется плавно и больше зависит от срока заложения, чем от срока растяжения метамеров. Длина хвои изменяется очень резко при переходе от весеннего побега к летнему, но относительно постоянна в пределах каждого из элементарных побегов.

Обсуждение результатов

Судя по приведенным выше результатам, между мужскими и женскими побегами кедра сибирского имеются большие различия не только по собственно половому статусу, но и по многим другим признакам. Рассмотрим их на последовательных этапах побегообразовательного цикла и начнем с покоящейся (зимней) апикальной меристемы. Практически у всех изученных в этом отношении растений размер побега положительно и довольно тесно связан с размером породившей его апикальной меристемы. Однако уже простое выражение последнего двумя показателями – высотой и диаметром – показывает, что изменчивы они в разной степени: с увеличением размера побега диаметр апикальной меристемы увеличивается гораздо больше, чем высота. Это, в частности, показано на примере многих видов *Pinus* [7–9] и подтверждено для кедра сибирского в настоящей работе.

В основании апикальной меристемы, где измеряется ее диаметр, она состоит у голосеменных из двух цитогистологических зон – стержневой, порождающей сердцевину стебля, и периферической, ответственной за формирование первичной коры и боковых органов [10, 11]. С увеличением диаметра апекса размер обеих зон увеличивается, но в разной степени: у стержневой гораздо больше, чем у периферической; поэтому и в закончивших первичный рост осях доля сердцевины многократно выше у крупных побегов по сравнению с мелкими [12, 13]. Кедр сибирский, судя по результатам настоящей работы, не является исключением из этого правила. Соотношение вторичных проводящих тканей у побегов разного размера было впервые изучено в настоящей работе. Оказалось, что отношение ксилема / флоэма гораздо выше у крупных (женских) побегов по сравнению с мелкими (мужскими). С одной стороны, это, по-видимому, является следствием снижения корнеобеспеченности побегов с уменьшением их размера, с другой стороны, еще больше затрудняет водоснабжение мелких побегов. Из различий в метамерной структуре побегов прежде всего обращает на себя внимание сложное устройство крупных и простое – мелких годичных побегов. У всех без исключения полициклических видов *Pinus* с увеличением размера годичных побегов увеличивается число составляющих его элементарных побегов: от 1 у самых мелких до 3–4 у самых крупных [14–16].

Если бы с увеличением размера годичного побега увеличивалось число весенних побегов, как это характерно, например, для *Pinus banksiana* Lamb. [8] и *P. contorta* Dougl. [17], то обсуждаемое явление можно было бы объяснить легко и просто: большей продолжительностью и более поздним окончанием морфогенеза крупных побегов. У кедра сибирского образуются не более двух ЭП, причем второй (дополнительный) побег всегда летний, т.е. закладывается в самом начале сезонного цикла морфогенеза. Получается парадокс: крупные побеги позже других выходят из состояния покоя [5], но первым проявлением их сезонной активности является заложение не стерильных катафиллов, как у всех остальных побегов и как это определяется стандартной «логикой» морфогенеза (от мелких и простых органов к крупным и сложным), а фертильных катафиллов летнего побега с мощными пазушными меристемами. Этот интересный факт пока не поддается убедительной интерпретации. Однако можно предположить, что летний побег только инициируется в самом начале сезонного цикла морфогенеза, а детерминируется он значительно раньше: в конце предыдущего лета, т.е. именно тогда, когда крупные побеги еще относительно активны в отличие от перешедших в состояние покоя остальных побегов. Пока у нас нет никакой информации в пользу этого предположения.

Как бы то ни было, наличие летнего побега автоматически обеспечивает 2–3-кратное увеличение числа латеральных ауксибластов. Это вызывает очень характерную для кедра сибирского и весьма целесообразную дифференциацию всех ветвей на два *качественно* различных типа. Ветви, состоящие преимущественно из сложных годичных побегов, становятся мощными, скелетными, а все остальные ветви остаются слабыми, «обрастающими». Формирование летнего побега в дистальной части годичного побега женского типа вызывает резкое усиление и без того ярко выраженной у него акротонии. Вполне естественно, что встречается это явление только на мощных ветвях из верхней части кроны, функцией которых является захват жизненного пространства. Для остальных ветвей, «осваивающих» это пространство, чрезмерная акротония является излишней. У мелких (мужских) побегов акротония практически не выражена: на их дистальном полюсе располагаются самые мелкие и «слабые» пазушные структуры – криптобласты.

Приведенные выше результаты убедительно свидетельствуют, что у кедра сибирского годичные побеги женского типа практически никогда не бывают моноциклическими, как это считалось ранее [4, 18]. Они исключительно поли-, точнее, дициклические. Образование двух элементарных побегов за сезон – весеннего и летнего – это норма. Можно даже сказать, что аномалией в данном случае является отсутствие летнего побега. Концепция дициклического годичного побега легко снимает все имеющиеся в литературе разногласия относительно сроков и последовательности этапов органогенеза. Рассмотрим их более подробно. Т.П. Некрасова [4] считала, что зачатки латеральных ауксибластов являются последними пазушными образованиями формирующейся почки и закладываются в августе непосредственно после шишек. По мнению Е.Г. Мининой [18], примордии латеральных ауксибластов – это первые пазушные образования формирующейся почки, которые закладываются в начале вегетационного сезона. При этом оба упомянутых автора полагали, что заложение латеральных ауксибластов происходит один раз в год и приблизительно одновременно у всех половых типов побегов. Как было показано выше, ни одно из перечисленных утверждений не соответствует действительности. На самом деле латеральные ауксибласты закладываются два раза в год на женских и один раз в год – на всех остальных побегах. При этом в женском ярусе кроны они никогда не являются ни первыми, ни последними по времени заложения пазушными структурами, а занимают свое строго определенное место на каждом из элементарных побегов.

Авторы, изучавшие органогенез женских побегов кедра сибирского, обратили внимание на появление в начале июля необычных брахибластов, хвоя которых вдвое короче нормальной [4] и, в отличие от последней, всегда остается прямой, не изгибается [18]. По Т.П. Некрасовой [4], зачатки таких брахибластов закладываются в начале вегетационного периода как элементы зимующей почки, основание которой в аномальные по погодным условиям годы аномально растягивается. По Е.Г. Мининой [18], эти органы образуются в конце сезонного цикла органогенеза после заложения женских шишек. Оба утверждения опять-таки не имеют под собой никакой почвы. Во всей мировой литературе нет ни одного упоминания о том, чтобы у какого-то вида *Pinus* сезонный цикл органогенеза более или менее мощных побегов заканчивался заложением брахибластов. Приведенные выше результаты показывают, что нет оснований считать кедр сибирский исключением из этого правила.

Представление о годичном женском побеге кедра сибирского как дициклическом позволяет легко идентифицировать все те органы, которым никак не могли найти место Е.Г. Минина [18] и Т.П. Некрасова [4]. И основная «мутовка» латеральных ауксибластов, и связанные с ней необычные брахибласты являются элементами летнего побега, который закладывается в конце мая – начале июня и уже через месяц переходит к росту растяжением. Этот побег не является аномальным, пролептическим. Греческое слово «*prolepsis»* означает проявление свойства, которого не было и не могло быть до действия провоцирующих факторов. Пролептические побеги развиваются из почек, которые сформировались как зимующие, но под влиянием этих самых провоцирующих (аномально благоприятных) факторов перешли к растяжению летом в год заложения. Летние побеги у кедра сибирского образуются регулярно, ежегодно. Их развитие именно как летних предопределено уже при заложении. Они заканчивают растяжение не позже чем в середине июля, поэтому, в отличие от пролептических побегов, всегда благополучно вызревают и не подвержены обмерзанию.

Полициклические годичные побеги, тем более состоящие из весенних и летних побегов, нечасто встречаются у древесных растений бореальной зоны умеренного пояса [2, 19]. Возможно, именно поэтому в российской научной литературе по морфогенезу *Pinus* не сложилось традиции представлять и обсуждать результаты в этой системе терминов. В мировой литературе такая традиция есть, ибо добрая половина видов сосны, в том числе все субтропические и тропические, имеют сложные годичные побеги [20, 21]. Мы не будем здесь обсуждать видоспецифичность этой системы признаков и ее значение для систематики рода. Отметим лишь, что в структуре годичного побега кедра сибирского и других изученных в этом отношении видов довольно много общего. Заложение летнего побега у *P. elliottii* Engelm. совпадает с началом линейного роста весеннего побега [22]. Летние побеги *P. echinata* Mill., *P. rigida* Mill. [23] и *P. taeda* L. [24] значительно короче весенних. Длина хвои на летних побегах *P. brutia* Ten. [25] и *P. halepensis* Mill. [26] в 1,5–3,5 раза меньше, чем на весенних. У *P. monophylla* Torrey, *P. quadrifolia* Sud. и *P. edulis* Engelm. основная «мутовка» латеральных ауксибластов находится не на весенних, а на летних побегах [27]. Таким образом, в наличии летнего побега у кедра сибирского нет ничего необычного. Правда, все упомянутые виды относятся к неморальным или субтропическим. Однако и у *P. strobus* L., достаточно северного, хотя и не вполне бореального вида, летний побег возможен и очень похож на таковой у кедра сибирского по структуре и срокам развития [28].

В чем смысл и значение полициклического годичного побега *Pinus*, почему его нет у других родов *Pinaceae*? Мы уже отчасти касались этого вопроса, когда обсуждали функциональную специализацию и внутреннюю структуру элементарных побегов [1]. Действительно, у *Pinus* все мощные пазушные структуры, т.е. шишки и латеральные ауксибласты, располагаются исключительно «мутовкой» в дистальной части элементарного побега. Такое расположение крупных органов не может не налагать некоторого ограничения на их количество. Избыточная концентрация шишек и латеральных ауксибластов на ограниченном отрезке осевого побега не оправдана даже чисто «физически»: чересчур многочисленные латеральные побеги затеняют, а шишки «выдавливают» друг друга или даже разрывают побег в месте своего прикрепления к нему. Очевидно, именно поэтому у многих видов, в том числе и у кедра сибирского, есть довольно жесткое ограничение числа латеральных ауксибластов и особенно шишек на побеге. Если нецелесообразно даже избыточное число тех и других, то тем более нецелесообразно совмещение двух типов органов в одной «мутовке». Ведь по действующим «правилам» органогенеза в ней может быть очень ограниченное число полноценных пазушных структур. Поэтому на одном элементарном побеге невозможно совместить нормальное плодоношение с нормальным ветвлением. Выход из положения, «найденный» кедром сибирским и многими другими видами, – разделение функций между двумя элементарными побегами.

Это решение проблемы не является универсальным для древнего, большого и весьма дифференцированного во всех отношениях рода *Pinus*, ибо некоторые его виды, в том числе процветающие, имеют строго моноциклические годичные побеги. Наиболее характерный пример – *P. sylvestris* L. [29, 30]. Для интерпретации этого феномена нам придется привлечь результаты исследования генеративной структуры кроны. У кедра сибирского женская сексуализация характерна лишь для немногих наиболее мощных побегов, в том числе для главного лидирующего побега, которые одновременно выполняют функцию «захвата жизненного пространства», т.е. обеспечивают рост кроны в высоту и в ширину; именно из женских в прошлом побегов формируются дистальная часть ствола и вся скелетная основа кроны [4]. Очевидно, что реализация этой функции невозможна без обильного и полноценного ветвления. У *P. sylvestris* L. главный лидирующий побег и другие наиболее мощные побеги, во всяком случае в молодом возрасте, т.е. в том возрасте, когда «захват жизненного пространства» наиболее актуален, обычно являются вегетативными или слабо плодоносящими, а большая часть шишек сосредоточена на весьма многочисленных побегах «второй величины» [31, 32]. У этого вида проблема «конфликта» между функциями плодоношения и ветвления в пределах годичного побега стоит не так остро, ибо решается, как правило, посредством разделения этих функций на уровне кроны. В основном самые мощные побеги растут и ветвятся, а несколько менее мощные плодоносят, а растут и ветвятся «по мере возможности». В данном случае усложнение структуры годичного побега не оправдано, следовательно, излишне.

Главным элементом брахибласта как специализированного ассимилирующего побега является хвоя. Представление о брахибласте как своеобразном «сложном листе» [1] позволяет предположить, что размер хвои будет изменяться вдоль оси побега по одновершинной параболической кривой, как это свойственно листьям большинства растений. Действительно, такой характер распределения признака был, например, отмечен В.В. Смирновым

[33] у *Pinus sylvestris* L. Для кедра сибирского характерна скорее противоположная тенденция, впрочем, едва заметная. Как бы то ни было, очевидно, что свойственная побегам *Pinaceae* акротония никак не проявляется в размере хвои брахибластов. Это вполне естественно, так как данный признак не имеет прямого отношения к формированию системы ветвления.

До сих пор мы обсуждали разнообразие элементов узла: листьев и пазушных побегов. Длина междоузлий также довольно изменчива в пределах побега. У большинства древесных растений на моноциклических годичных побегах максимальная длина междоузлий отмечается в их средней части, а минимальная – у полюсов [34]. При моноциклическом устройстве годичного побега междоузлия, заложившиеся первыми и последними, в следующем году растягиваются также первыми и последними соответственно. Это не позволяет ответить на вопрос, когда складываются различия междоузлий по их длине: в эмбриональный или в постэмбриональный период развития побега. Анализ изменчивости признака на сложном (дициклическом) побеге впервые проведен в настоящей работе. Результат этого анализа оказался довольно неожиданным: минимальная длина междоузлий была отмечена не у полюсов годичного побега, а в переходной зоне от весеннего побега к летнему. Получается, что самыми короткими становятся не те междоузлия, которые начали растягиваться первыми и последними, а те, которые первыми и последними заложились! Переход от заложения весеннего побега к заложению летнего, который осуществляется через период зимнего покоя, – это и резкая смена фертильных катафиллов стерильными, и ярко выраженный годовой минимум в длине междоузлий. Переход от заложения летнего побега к заложению весеннего, который происходит в конце мая – начале июня, т.е. в период высокой активности всех физиологических процессов, – это такая же резкая смена фертильных катафиллов стерильными, которая, однако, совершенно не отражается на длине междоузлий в переходной зоне. Следовательно, циклы формирования элементарных побегов, определяющие наличие и характер пазушных структур, совершенно не затрагивают формирование междоузлий, которое «подчиняется» исключительно годичному циклу развития побегов. Таким образом, формирование осевых и боковых структур годичного побега происходит принципиально по-разному. Этот вывод открывает новые возможности в моделировании развития побегов и побеговых систем.

Другой не менее важный вывод – это чрезвычайно высокий уровень детерминации свойств зрелого побега на эмбриональном этапе его развития. Судя по приведенным результатам, до начала растяжения побега предопределено не только число и взаиморасположение метамеров различных типов, но и все соотношения, все внутренние корреляции, в том числе характеризующие рост и формирование элементарных систем ветвления. Условия растяжения не могут не влиять на длину междоузлий, но те из них, которые детерминированы как самые короткие и самые длинные, по-видимому, остаются таковыми при любых обстоятельствах. Более крупные латеральные ауксибласты не только состоят из большего числа метамеров, но имеют еще и большую длину междоузлий. Следовательно, растяжение боковых побегов не сокращает различия между ними, сложившиеся в период формирования почек, а напротив, дополнительно усиливает эти различия.

Заключение

Анализ структуры и развития побегов кедра сибирского показал несостоятельность общепринятой в научной литературе концепции моноциклического годичного побега. Лишь в мужском ярусе кроны за сезон формируется одна зимующая почка, а годичный побег всегда состоит из одного – весеннего – элементарного побега. В женском ярусе кроны ежегодно формируются две почки и два элементарных побега. Из зимующей почки развивается первый, весенний, побег. Кроме того, в начале сезона закладывается временная почка, из которой без периода покоя развивается второй, летний, побег. Весенний и летний побеги принципиально различаются по структуре и функциям. Плодоношение осуществляется исключительно на весеннем побеге. «Вегетативные функции» совмещены, но распределяются между элементарными побегами крайне асимметрично. Нарастание и фотосинтез осуществляются почти исключительно за счет весеннего побега. Главной функцией летнего побега является ветвление. Лишь функция регенерации, за которую «ответственны» криптобласты, разделена между элементарными побегами примерно поровну.

Анализ изменчивости длины междоузлий на сложном (дициклическом) годичном побеге впервые проведен в настоящей работе. Результат этого анализа оказался довольно неожиданным: минимальная длина междоузлий была отмечена не у полюсов годичного побега, а в переходной зоне от весеннего побега к летнему. Следовательно, циклы формирования элементарных побегов, определяющие наличие и характер пазушных структур, совершенно не затрагивают формирование междоузлий, которое «подчиняется» исключительно годичному циклу развития побегов. Таким образом, формирование осевых и боковых структур годичного побега происходит принципиально по-разному. Размер и структура зрелого побега детерминируются, в основном, на эмбриональном этапе его развития. Судя по приведенным результатам, до начала растяжения побега предопределено не только число и взаиморасположение метамеров различных типов, но и все соотношения, все внутренние корреляции, в том числе характеризующие рост и формирование элементарных систем ветвления.

Литература

1. *Горошкевич С.Н.* Структура и развитие элементарного побега кедра сибирского // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 4 (28). С. 37–55.

2. *Barthelemy D., Caraglio Y.* Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of Botany. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
3. *Mutke S., Sievänen R., Nikinmaa E., Perttunen J., Gil L.* Crown architecture of grafted stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation // Trees. 2005. Vol. 19, № 1. P. 15–25.
4. *Некрасова Т.П.* Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск : Наука, 1972. 272 с.
5. *Горошкевич С.Н.* Различия в фенологии органогенеза как фактор дифференциации кроны кедра сибирского на генеративные ярусы // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 2. С. 278–282.
6. *Горошкевич С.Н.* О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 5. С. 63–71.
7. *Tepper H.B.* Dimesional and zonational variation in dormant shoots apices of *Pinus ponderosa* // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, № 6. P. 589–596.
8. *Curtis Y.D., Popham R.A.* The development anatomy of long branch terminal buds of *Pinus banksiana* // American Journal of Botany. 1972. Vol. 59, № 2. P. 194–202.
9. *Worrall J., Draper D.A., Anderson S.A.* Shoot characteristics of vigorous lodgepole pines after reciprocal grafting // Canadian Journal of Forest Researches. 1985. Vol. 15, № 2. P. 365–370.
10. *Foster A.S.* Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba* // Bulletin of Torrey Botanical Club. 1938. Vol. 65. P. 531–536.
11. *Sacher J.A.* Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa* // American Journal of Botany. 1954. Vol. 41, № 9. P. 749–759.
12. *Sinnot E.W.* The relation of organ size to tissue development in the stem // American Journal of Botany. 1936. Vol. 23, № 6. P. 418–421.
13. *Buchholz J.T.* Cone formation in *Sequoia gigantea* // American Journal of Botany. 1938. Vol. 25, № 4. P. 296–305.
14. *Eggler W.A.* Stem elongation and time of cone initiation in southern pines // Forest Science. 1961. Vol. 7, № 2. P. 149–158.
15. *Heuret P., Meredieu C., Coudurier T., Barthélémy D.* Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae) // American Journal of Botany. 2006. Vol. 93, № 11. P. 1577–1587.
16. *Businský R.* The genus *Pinus* L. Pines: Contribution to Knowledge. A Monograph with Cone Drawings of All Species of the World by Ludmila Businská. Acta Pruhoniciana. 2008. Vol. 88. 126 p.
17. *O'Reilly C., Owens J.N.* Long-shoot development, shoot growth, and foliage production in lodgepole pine // Canadian Journal of Forest Researches. 1987. Vol. 17, № 11. P. 1421–1433.
18. *Минина Е.Г.* О морфогенезе кедра // Лесоведение. 1971. № 4. С. 27–36.
19. *Kozlovski T.T.* Growth and development of trees. New York: Academic press, 1971. Vol. 1. 443 p.
20. *Lanner R.M.* Patterns of shoot development in Pinus and their relationship to growth // Tree physiology and yield improvement. L. : Academic Press, 1976. P. 223–243.
21. *Isik F., Isik K., Yildirim T., Li B.L.* Annual shoot growth components related to growth of *Pinus brutia* // Tree Physiology. Vol. 22, № 1. P. 51–58.
22. *Lanner R.M.* Development of the terminal bud and shoot of slash pine saplings // Forest Science. 1978. Vol. 24, № 2. P. 167–179.
23. *Tepper H.B.* Comparative study of long-shoot apex in the genus *Pinus* // Phitomorphology. 1966. Vol. 16, № 5. P. 469–474.
24. *Smith W.H., Switzer G.L., Nelson L.E.* Development of the shoot system of young loblolly pine. I. Apical growth // Forest Science.1970. Vol. 16, № 4. P. 483–490.

25. *Bucovac M.J., Wildmoyer F.B.* Observations on leaf characteristics of Afganistan pine // Journal of American Society of Horticultural Science. 1980. Vol. 105, № 3. P. 293–297.
26. *Serre F.* Les rapport de la croissance et du climat chez le pin d'Alep *Pinus halepensis*. II. L'allengement des pousses et des aiguile et le climat. Discussion generale // Oecologia Plantarum. 1976. Vol. 11, № 3. P. 201–224.
27. *Lanner R.M.* Origin of the summer shoot of Pinion pines // Canadian Journal of Botany. 1970. Vol. 48, № 10. P. 1759–1765.
28. *Owston P.W.* Multiple flushing in eastern white pine // Forest Science. 1968. Vol. 14, № 1. P. 66–67.
29. *Henry A.* Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntniss der Laubknospen und Verzweigungsart der Pflanzen // Acta Leop.-Carol. Akad. Naturf. Vehr. 1846. Bd. 22. S. 171–342.
30. *Dorken V.M., Gerrit S., Stutzel T.* Morphology and anatomy of anomalous short shoots in *Pinus* (Pinaceae) and their evolutionary meaning // Feddes Repertorium. 2010. Vol. 121, № 3–4. P. 133–155.
31. *Wareing P.F.* Reproductive development in *Pinus sylvestris* // The physiology of forest trees. N. Y. : Ronald press, 1958. P. 643–654.
32. *Bhumibhamon S.* Studies on Scots pine seed orchards in Finland with special emphasis on the genetic composition of the seed // Metsantuktimuslaitok Julk. 1979. Vol. 94, № 1–6. P. 1–118.
33. *Смирнов В.В.* Сезонный рост главнейших древесных пород. М. : Наука, 1964. 167 с.
34. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская наука, 1952. 392 с.

Поступила 15.01.2015 г.; повторно 23.12.2015 г.; принята 24.12.2015 г.

Горошкевич Сергей Николаевич – доцент, д-р биол. наук, зав. лабораторией дендроэкологии Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия).
E-mail: gorosh@imces.ru

Goroshkevich SN. The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) annual shoot. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):18-38. doi: 10.17223/19988591/33/2 In Russian, English summary

Sergey N. Goroshkevich

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

The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) annual shoot

In this review, we analyzed our own and literary information on Siberian stone pine (Pinus sibirica Du Tour) male and female annual shoot structure in connection with adaptive significance of various morphological elements. The material was collected in two so called village-side (thinned) Siberian stone pine forests: the first (100-110 years old) was located in the lower part of the forest belt of the North-Eastern Altai, the second (160-170 years old) was located in the southern taiga subzone of the Western Siberian plain (the South-East of Tomsk region). We studied 10 co-dominant trees from each of the forests. We took 5 branches of the upper part of the crown from each tree. The morphological structure of the last 10 annual shoots was registered, i.e. we fixed the number and sequence of different stem unit types.

Male shoots produce only one (winter) bud and one (spring) elementary shoot during the growing season. At the beginning of the season, a temporal bud is initiated

on female shoots, giving rise to the summer shoot which is formed during the season without any period of bud dormancy. Then a winter bud is formed producing the first (spring) elementary shoot in the beginning of the next season. Spring and summer shoots significantly differed in structure and functions. Cone bearing occurs solely on spring shoots. Elongation and photosynthesis occur basically due to a spring shoot. Branching is the main function of a summer shoot. Only regenerative function (acted by kryptoblasts (dormant buds)) is divided into roughly equal parts between two elementary shoots. The presence of a summer shoot automatically provides a 2-3-fold increase in the lateral long shoot number. It causes very characteristic for the Siberian stone pine and highly expedient differentiation of the branches in two qualitatively different types. Branches mainly consisting of bicyclical annual shoots become powerful (skeletal) whereas all other branches remain weak ("overgrown"). The formation of a summer shoot in the distal part of the annual shoot of the female type causes an abrupt increase in its already pronounced acrotony. In small (male) shoots, the acrotony is hardly expressed: the smallest and 'weakest' axial structures (latent buds) are situated on their distal pole.

We analyzed internode length variability on a compound (bicyclical) annual shoot in this work for the first time. The minimal internode length occurred not at annual shoot poles but in the transition zone between spring and summer shoots. Therefore, the elementary shoot formation cycles do not influence internode elongation, which exclusively depends on annual shoot formation cycle. Thus, the formation of axial and lateral structures of an annual shoot occurs in fundamentally different ways. The size and the structure of a mature shoot are mostly determined during the embryonic stage of its development. Basing on these results, before the beginning of shoot elongation, not only the number and relative position of metamers of different types but also all relations and all internal correlations, including those characterizing the growth and formation of elementary branching systems, are predetermined.

Funding: The work was carried out due to basic budgetary funds (Federal Agency for Scientific Organizations) with the support of the Russian Foundation for Basic Research (project № 15-04-03924).

The article contains 4 Figures, 2 Tables, 34 References.

Key words: *Pinus sibirica*; annual shoot; shoot structure and development.

References

1. Goroshkevich SN. The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary shoot. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):37-55. In Russian, English summary
2. Barthelemy D, Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany.* 2007;99:375-407. doi: 10.1093/aob/mcl260
3. Mutke S, Sievänen R, Nikinmaa E, Perttunen J, Gil L. Crown architecture of grafted stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation. *Trees*. 2005;19(1):15-25. doi: 10.1007/s00468-004-0346-7
4. Nekrasova TP. Biologicheskie osnovy semenosheniya kedra sibirskogo [Biological bases of Siberian stone pine sexual reproduction]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. 272 p. In Russian
5. Goroshkevich SN. Razlichiya v fenologii organogeneza kak faktor differentsiatsii krony kedra sibirskogo na generativnye yarusy [Differences in organogenesis phenology as a factor of differentiation of generative layers within the Cedar Pine crown]. *Fiziologiya rasteniy – Soviet Plant Physiology*. 1993;40(2):278-282. In Russian

6. Goroshkevich SN. O morfologicheskoy strukture i razvitii pobegov *Pinus sibirica* (Pinaceae) [On morphological structure and development of *Pinus sibirica* (Pinaceae) shoots]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1994;79(5):63-71. In Russian, English summary
7. Tepper HB. Dimensional and zonational variation in dormant shoots apices of *Pinus ponderosa*. *American Journal of Botany.* 1963;50(6):589-596.
8. Curtis YD, Popham RA. The development anatomy of long branch terminal buds of *Pinus banksiana*. *American Journal of Botany*. 1972;59(2):194-202.
9. Worrall J, Draper DA, Anderson SA. Shoot characteristics of vigorous lodgepole pines after reciprocal grafting. *Canadian Journal of Forest Researches.* 1985;15(2):365-370.
10. Foster AS. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. *Bulletin of Torrey Botanical Club.* 1938;65:531-536.
11. Sacher JA. Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. *American Journal of Botany.* 1954;41(9):749-759.
12. Sinnot EW. The relation of organ size to tissue development in the stem. *American Journal of Botany.* 1936;23(6):418-421.
13. Buchholz JT. Cone formation in Sequoia gigantean. *American Journal of Botany.* 1938;25(4):296-305.
14. Eggler WA. Stem elongation and time of cone initiation in southern pines. *Forest Science.* 1961;7(2):149-158.
15. Heuret P, Meredieu C, Coudurier T, Barthélémy D. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae). *American Journal of Botany*. 2006;93(11):1577-1587. doi: 10.3732/ajb.93.11.1577
16. Businský R. The genus *Pinus* L. Pines: Contribution to Knowledge. A Monograph with Cone Drawings of All Species of the World by Ludmila Businská. *Acta Pruhoniciana.* 2008;88:1-126.
17. O'Reilly C, Owens JN. Long-shoot development, shoot growth, and foliage production in lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Researches.* 1987;17(11):1421-1433.
18. Minina EG. O morfogeneze kedra sibirskogo [On the morphogenesis of the Siberian stone pine]. *Lesovedenie.* 1971;4:27-36. In Russian
19. Kozlovski TT. Growth and development of trees. Seed germination, ontogeny, and shoot growth. New York: Academic Press Publ.; 1971. 443 p.
20. Lanner RM. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth. In: *Tree physiology and yield improvement.* Cannell MGR, Last FT, editors. London: Academic Press; 1976. pp. 223-243.
21. Isik F, Isik K, Yildirim T, Li BL. Annual shoot growth components related to growth of *Pinus brutia*. *Tree Physiology*. 22(1):51-58.
22. Lanner RM. Development of the terminal bud and shoot of slash pine saplings. *Forest Science*. 1978;24(2):167-179.
23. Tepper HB. Comparative study of long-shoot apex in the genus *Pinus*. *Phitomorphology*. 1966;16(5):469-474.
24. Smith WH, Switzer GL, Nelson LE. Development of the shoot system of young loblolly pine. I. Apical growth. *Forest Science.* 1970;16(4):483-490.
25. Bucovac MJ, Wildmoyer FB. Observations on leaf characteristics of Afganistan pine. *Journal of American Society of Horticultural Science*. 1980;105(3):293-297.
26. Serre F. Les rapport de la croissance et du climat chez le pin d'Alep *Pinus halepensis*. II. L'allengement des pousses et des aiguile et le climat. Discussion generale. *Oecologia Plantarum*. 1976;11(3):201-224. In French
27. Lanner RM. Origin of the summer shoot of Pinyon pines. *Canadian Journal of Botany.* 1970;48(10):1759-1765.
28. Owston PW. Multiple flushing in eastern white pine. *Forest Science.* 1968;14(1):66-67.

29. Henry A. Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntniss der Laubknospen und der Verzweigungsart der Pflanzen. *Nova acta physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*. 1847;22(1):169-342. In German
30. Dorken VM, Gerrit S, Stutzel T. Morphology and anatomy of anomalous short shoots in *Pinus* (Pinaceae) and their evolutionary meaning. *Feddes Repertorium*. 2010;121(3-4):133-155. doi: 10.1002/fedr.201000006
31. Wareing PF. Reproductive development in *Pinus sylvestris*. In: *The physiology of Forest Trees*. Thimann KV, editor. New York: Ronald Press Publ.; 1958. pp. 643-654.
32. Bhumibhamon S. Studies on Scots pine seed orchards in Finland with special emphasis on the genetic composition of the seed. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*. 1979;94(1-6):1-118.
33. Smirnov VV. Sezonnyy rost glavneyshikh drevesnykh porod [Seasonal growth of the main tree species]. Moscow: Nauka Publ.; 1964. 167 p. In Russian
34. Serebryakov IG. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of vegetative organs of higher plants]. Moscow: Sovetskaya Nauka Publ.; 1952. 392 p. In Russian

Received 15 January 2015;
Revised 23 December 2015;
Accepted 24 December 2015

Author info:
Goroshkevich Sergey N, Ass. Professor, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academichesky Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.
E-mail: gorosh@imces.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 39–49

УДК 581.52:582.929.4(571.151+571.52)
doi: 10.17223/19988591/33/3

Е.Б. Таловская (Колегова)

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

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) на юге Сибири

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 14-04-31531мол_а, № 15-04-02857 а.

Изучена онтогенетическая структура пяти ценопопуляций Thymus baicalensis. Исследование показало, что в разных эколого-ценотических условиях обитания (горные степи, песчаные степи на дефляционных плоскостях) изученные ценопопуляции нормальные, зрелые, в основном неполночленные. Их онтогенетический спектр центрированный, совпадает с характерным. Установлено, что изменение онтогенетического спектра на левосторонний и бимодальный временное и связано с волновыми процессами их развития. Сходство биологических особенностей (длительное зрелое генеративное состояние, преобладание семенного способа размножения, низкая жизнеспособность подроста) у особей вида в разных местообитаниях, типа ЦП, онтогенетических реальных спектров с характерным свидетельствует о стабильном состоянии изученных ЦП в степных сообществах юга Сибири.

Ключевые слова: *Thymus baicalensis*; *жизненная форма; ценопопуляция; онтогенетическая структура; онтогенетический спектр; Тува; Предбайкалье.*

Введение

Виды рода *Thymus* L. широко распространены в Сибири, где основным местообитанием являются степные сообщества. Природно-климатические условия произрастания тимьянов отличаются интенсивными процессами выветривания, составом субстрата, суровостью гидротермического режима.

Лекарственные свойства видов рода *Thymus* известны издревле. Они обладают дезинфицирующими, обезболивающими и антисептическими свойствами [1]. В настоящее время тимьяны широко используют как в официнальной, так и народной медицине [2]. Массовый сбор местным населением приводит к сокращению запасов растительного сырья и резкому ухудшению состояния их природных популяций. Одним из критериев оценки состояния популяций является их онтогенетическая структура, которая позволяет оценить современное состояние ценотических популяций тимьянов.

Объект исследования – тимьян байкальский – *Thymus baicalensis* Serg. (Lamiaceae), широко распространенный вид степных сообществ Сибири и Монголии [3]. Согласно Г.А. Пешковой [7], он входит в состав собственно степной поясной группы, виды которой распространены в основном на территории Южной Сибири в Убсунурской, Южно-Бурятской и Ольхонской степях.

Обычно *T. baicalensis* встречается в сообществах настоящих степей по пологим склонам разных экспозиций. В данном типе сообществ на выровненных участках и в нижних частях склонов вид входит в состав кустарниково-степных и ковыльных вариантов. В степных сообществах на крутых каменистых склонах южной экспозиции *T. baicalensis* встречается редко [6]. В настоящих степях, подверженных перевыпасу, особи вида могут сохраняться в течение длительного периода времени. Часто встречается в рудеральных сообществах вместе с *Panzerina lanata* (L.) Sojak, *Plantago media* L., *Urtica dioica* L. и др. [4, 5]. В песчаных степях по склонам дюн и бугров, ложбинам выдувания, дефляционным плоскостям образует тимьяновые сообщества [7, 8]. Местообитания *T. baicalensis* характеризуются широким спектром эколого-фитоценотических условий и разнообразием субстрата. По данным А.Ю. Королюка [9], вид произрастает на богатых почвах со среднестепным увлажнением. В литературе имеются сведения о запасах растительного сырья *T. baicalensis* в степях Предбайкалья [5], тогда как данные об онтогенетической структуре ценопопуляций вида отсутствуют.

Цель работы – изучение онтогенетической структуры ценопопуляций *Thymus baicalensis* на территории юга Сибири.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в 2012–2014 гг. на территории Предбайкалья и Тувы. Исследовано 5 ценопопуляций (ЦП) *T. baicalensis.* Ниже приведена краткая характеристика местообитаний изученных ЦП (табл. 1).

При изучении онтогенетической структуры ЦП использовали общепринятые методики [10–12]. Трансекты шириной 1 м и длиной 5–10 м разбивали на пробные площадки по 1 м^2 и проводили сплошной учет особей каждого онтогенетического состояния. Онтогенетические состояния выделены на основе описанного ранее онтогенеза у особей *T. baicalensis* разных жизненных форм [13, 14].

В качестве счетной единицы учитывали особь семенного происхождения. В зависимости от этапа онтогенеза особь представляла собой первичный побег (проросток, ювенильное состояние) или первичный куст (имматурное – сенильное состояние). В песчаных степях в качестве счетной единицы учитывали еще и клон. Он образуется у особей *T. baicalensis* в старом генеративном состоянии в результате старческой партикуляции. Представляет собой совокупность близкорасположенных, не имеющих физической связи между собой парциальных кустов.

Таблица 1 [Table 1]

Характеристика ценопопуляций *Thymus baicalensis*
[Characteristic of *Thymus baicalensis* coenopopulations]

Ценопопуляция [Coenopopulation]	Местонахождение ЦП [Location of the coenopopulation]	Сообщество / доминирующие виды [Community/dominant species]	Субстрат [Substrate]	ОПП, % [TPCD]	ПП, % [PCD]
1	Оз. Байкал, о-в Ольхон, Семисосенский залив, м. Тодактэ, вершина холма (h 714 м над у. м.) [Lake Baikal, Ol'khon Island, Semisosny Bay, Todakte Cape, the hilltop, 714 m above sea level]	Тимьяново-ковыльная настоящая петрофитная степь [Thyme-feathergrass petrofite true steppe] (*Stipa baicalensis* Roshev., *S. pennata* L., *T. baicalensis*, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertner, *Potentilla acaulis* L.)	Мелкозем с щебнем [Gravel with crushed stones]	60	5
2	Иркутская обл., окр. пос. Сарма, пролив Малое море, отроги Приморского хребта, склон юго-восточной экспозиции, средняя часть, угол уклона 30° (h 714 м над у. м.) [Irkutsk region, Sarma village, Small Sea coast, South East hillside, middle part, angle of inclination is 30°]	Типчаково-осоковая настоящая петрофитная степь [Fescue-sedge petrofite true steppe] (*Carex pediformis* C. A. Mey., *Festuca lenensis* Drobow, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla acaulis* L.)	Мелкозем с щебнем [Gravel with crushed stones]	60	3
3	Оз. Байкал, о-в Ольхон, Семисосенский залив, Семисосенский песчаный массив, дефляционная плоскость (h 715 м над у. м.) [Lake Baikal, Ol'khon Island, Semisosny Bay, Semisosny Sandy Massif, deflation plain, 715 m above sea level]	Тимьяново-леймусовая песчаная степь [Thyme-leymus sandy steppe] (*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev, *T. baicalensis*, *Festuca rubra* L., *Bromopsis inermis* (Leysser) Holub, *Carex sabulosa* Turcz. ex Kunth)	Песок [Sand]	70	10

О к о н ч а н и е т а б л. 1 [Table 1 (end)]

Ценопопуляция [Coenopopulation]	Местонахождение ЦП [Location of the coenopopulation]	Сообщество / доминирующие виды [Community/dominant species]	Субстрат [Substrate]	ОПП, % [TPCD]	ПП, % [PCD]
4	Оз. Байкал, о-в Ольхон, Хужирский залив, Хужирский песчаный массив, дефляционная плоскость (h 713 м над у. м.) [Lake Baikal, Ol'khon Island, Khuzhir Bay, Khuzhiry Sandy Massif, deflation plain, 713 m above sea level]	Осоково-остролодочниково-тимьяновая песчаная степь [Sedge-oxytrope-thyme sandy steppe] (*T. baicalensis, Carex ericetorum* Pollich, *Oxytropis lanata* (Pall.) DC., *Agropyron distichum* (Georgi) Peschkova, *Bromopsis inermis*)	Песок [Sand]	50	15
5	Тува, Убсунурская котловина, котел выдувания ветром, плоский участок (h 1193 м над у. м.) [Tyva, Uvs-Nuur Hollow, blowing wind pit, flat plot, 1193 m above sea level]	Тимьяновая песчаная степь [Thyme sandy steppe] (*T. baicalensis*, *Agropyron desertorum* (Fisch.ex Link) Schult., *Artemisia tomentella* Trautv., *Oxytropis tragacanthoides* Fisch., *Gypsophila patrinii* Ser.)	Песок [Sand]	25	12

Примечание. ОПП – общее проективное покрытие травостоя; ПП – проективное покрытие *Thymus baicalensis; h* – высота над уровнем моря.
[*Note.* TPCD is the total projective cover of herbage, PCD is the projective cover of *Thymus baicalensis*, *h* is the height above sea level].

Онтогенетический спектр ЦП определен как соотношение растений разных онтогенетических состояний, выраженное в процентах от общего числа особей [11]. Характерный тип спектра ЦП установлен согласно представлениям Л.Б. Заугольновой [15]. Для характеристики ЦП использовали демографические показатели – индекс возрастности и эффективности [10, 12]. Их обработка проведена по программе «Delta-Omega», любезно предоставленной Л.А. Животовским. Тип ценопопуляции установлен по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [12]. Экологическая плотность ЦП определена при подсчете численности особей на единицу обитаемого пространства [16]. Статистическая обработка материала проведена с помощью программы Microsoft Excel.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ условий обитания *T. baicalensis* на юге Сибири показал, что они отличаются эколого-ценотически, особенностями рельефа и субстрата. Своеобразным морфологическим механизмом адаптации к разнообразным условиям является появление у особей поливариантности жизненной формы. В основе поливариантности лежит изменение структуры и функциональной значимости многолетней моноподиально-симподиально нарастающей скелетной оси (СО), которая является основой куста взрослой особи [14].

У *T. baicalensis* выделено 3 жизненные формы.

В ЦП 1 *T. baicalensis* – вегетативно-неподвижный аэроксильный кустарничек. Биоморфа формируется в петрофитных степях на вершинах холмов в условиях недостатка субстрата, влаги и действия сильных ветров. У особей *T. baicalensis* наблюдается угнетение ростовых процессов и упрощение структуры побегов. Взрослое растение представлено первичным кустом. Основу куста образуют многолетние восходящие над поверхностью почвы моноподиально-симподиально нарастающие СО.

В ЦП 2 *T. baicalensis* – вегетативно-неподвижный кустарничек стланичкового типа. Формируется в петрофитных степях на склонах холмов в более комфортных экологических условиях (снижается интенсивность ветра, наличие мелкоземистого субстрата, накопление снежного покрова и влаги в нижней части склона). У особей активизируются ростовые процессы, появляются придаточные корни. Основу куста взрослой особи образуют восходящие и плагиотропные СО, дифференцированные по функциональной значимости.

В ЦП 3–5 жизненная форма вида подушковидный кустарничек. Формируется в эоловых песках, в условиях подвижного песчаного субстрата, жаркого и сухого климата и недостатка влаги. Структуру подушки образуют укореняющиеся восходящие и плагиотропные СО, которые интенсивно ветвятся и укореняются на всем протяжении.

Ранее проведено изучение онтоморфогенеза особей всех жизненных форм [14]. Установлено, что отсутствие проростков и особей ювенильного онтогенетического состояния связано с нерегулярным семенным размножением и суровыми экологическими условиями обитания. Первичный куст у особи первой биоморфы формируется на второй год в имматурном состоянии. В виргинильном состоянии на третий год нарастание особи меняется на акросимподиальное. В молодое генеративное состояние особи переходят на 5-й год. В структуре особей появляются полурозеточные ортотропные генеративные побеги. После плодоношения их розеточный прирост сохраняется и является основой для формирования СО следующего порядка. Основной способ размножения семенной. В следующие 10 лет в зрелом генеративном состоянии куст разрастается. К 15–17 годам в старом генеративном состоянии в базальной части куста накапливаются отмершие побеги. Из-за разрушения тканей главного корня особь быстро переходит в субсенильное состояние и в течение 1–2 лет полностью засыхает и выдувается. Онтоморфогенез вегетативно-неподвижного кустарничка стланичкового типа соответствует вышеописанному. Однако из-за расположения на склоне холма большинство СО плагиотропные, укореняющиеся вдоль склона. Неукореняющиеся восходящие СО развиваются в той части куста, которая чаще подвержена действию ветра и расположена на каменистом субстрате. В структуре куста зрелой генеративной особи формируются 1–2 парциальных куста, особь разрастается. К 20 годам в старом генеративном состоянии происходит партикуляция особей. Образовавшиеся раметы не испытывают омоложения. Длительность их жизни не превышает 5 лет, после чего базальная часть куста отмирает. Типичная подушковидная жизненная форма у *T. baicalensis* образуется в молодом генеративном состоянии к 12 годам. В результате старческой партикуляции в старом генеративном состоянии происходит распад подушки и формируется клон. Самоподдержание популяции осуществляется также семенным путем, жизненность проростков низкая. Так как подушки *T. baicalensis* развиваются на дефляционных плоскостях, где ежегодно перевеивается большое количество песка, корневая система растения оголяется и засыхает. Особи старого состояния быстро погибают и выдуваются [13, 14].

Анализ развития особей *T. baicalensis* разных биоморф выявил общие закономерности: зрелое генеративное состояние является самым продолжительным (в зависимости от биоморфы от 10 лет у кустарничка до 20 лет у подушки); семенной способ размножения; низкая жизнеспособность подроста. Эти биологические особенности вида определяют тип характерного спектра. У *T. baicalensis* он центрированный.

Изученные ЦП *T. baicalensis* нормальные, большинство неполночленные. В ЦП 2, 4, 5 отсутствуют особи ювенильного, имматурного, сенильного состояний, а в ЦП 3 еще и особи субсенильного состояния (табл. 2).

Центрированный тип онтогенетического спектра, совпадающий с типом характерного, установлен в ЦП 2–4. Их местообитания отличаются. ЦП 2 расположена на склоне в типчаково-осоковой настоящей петрофитной степи на мелкоземистом субстрате. За счет полегания и укоренения скелетных осей особи разрастаются и образуют сплошные скопления. Но из-за нерегулярного семенного размножения, выдувания семян и подроста со склона доля особей прегенеративной фракции в этих скоплениях незначительна. Показатель экологической плотности составляет 10,2 особи/м^2. ЦП 3 и 4 исследованы на дефляционных плоскостях в песчаных степях, где ежегодно перевеивается большое количество песка. Вместе с песком переносятся семена *T. baicalensis*. На отдельных участках образуются сплошные скопления, при этом очертания подушки одной особи становятся незаметны. Это, а также разрастание подушки особей зрелого генеративного состояния до 45 см влияет на показатель экологической плотности. Он составляет 3,0 особи/м^2.

Таблица 2 [Table 2]

Распределение особей *Thymus baicalensis* по онтогенетическим группам
[Distribution of *Thymus baicalensis* individuals according to ontogenetic groups]

Ценопопуляция [Coenopopulation]	Онтогенетические группы, % [Ontogenetic groups, %]								$P_{экол}$ [Ecological density]	w	Δ	Тип ЦП [Type of the coenopopulation]
	j	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	*ss*	*s*				
1	0,3	1,8	13,1	37,3	33,5	8,3	5,4	0,3	37,3	0,78	0,39	Зрелая [mature]
2	0	0	9,5	26,6	39,9	15,8	8,2	0	10,2	0,81	0,47	Зрелая [mature]
3	0	0	1,0	34,6	47,3	17,1	0	0	3,0	0,88	0,46	Зрелая [mature]
4	0	0	7,7	25,6	34,6	28,8	3,3	0	2,5	0,82	0,49	Зрелая [mature]
5	0	0,5	4,0	34,7	20,1	35,7	5,0	0	1,9	0,79	0,50	Зрелая [mature]

Примечание. В ЦП 1 и 2 – жизненная форма *T. baicalensis* кустарничек, в ЦП 3–5 – подушковидный кустарничек; онтогенетические группы особей: *j* – ювенильная; *im* – имматурная; *v* – виргинильная; g_1 – молодая генеративная; g_2 – зрелая генеративная; g_3 – старая генеративная; *ss* – субсенильная; *s* – сенильная; $P_{экол}$ – экологическая плотность (особь/м^2); w – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; тип ценопопуляций по классификации Л.А. Животовского [12].

[*Note*. In coenopopulations 1 and 2 - *Thymus baicalensis* is a dwarf shrub; in coenopopulations 3-5 - a cushion shaped shrub; ontogenetic groups of individuals: *j* is juvenile, *im* is immature, *v* is virginal, g_1 is young generative, g_2 is mature generative, g_3 is old generative, *ss* is subsenile; *s* is senile; ecological density is ind./m^2; Δ is the age index and w is the efficiency index; coenopopulation type according to LA Zhivotovsky's classification [12]].

Онтогенетические спектры ЦП 1 и 5 отличаются от характерного. ЦП 1 изучена в петрофитной степи на вершине холма. Особи *T. baicalensis* не образуют сплошных скоплений и располагаются в расщелинах крупных камней. ЦП является полночленной. Онтогенетический спектр ЦП левостороннего типа с максимумом на особях молодого генеративного состояния (37,3%). Недостаток субстрата и высокое ОПП (60%) приводит к тому, что молодые особи *T. baicalensis* развиваются и сохраняются под пологом взрослых материнских кустов или других видов и накапливаются в ЦП. К зрелому генеративному состоянию окончательно формируется жизненная форма растения, особенности которой (все побеги многолетние розеточные, аэроксильная форма куста, небольшие размеры до 20 см) позволяют особям адаптироваться к условиям на вершине холмов и сохраняться. В связи с этим доля особей зрелого генеративного состояния в ЦП также высокая (33,5%). Последнее свидетельствует о том, что левосторонний тип спектра является временным вариантом центрированного. Полночленность ЦП, сохранение и накопление молодых особей наряду с высокой долей зрелых – факторы, увеличивающие экологическую плотность ЦП 1 до 37,3 особи/м^2.

В ЦП 5 в песчаной степи установлен бимодальный тип спектра с преобладанием практически в равной степени особей молодого и старого генеративного состояния (34,7 и 35,7% соответственно). Низкое ОПП (25%), свободный субстрат, семенное возобновление способствуют накоплению в ЦП особей прегенеративного состояния. При этом особи не образуют сплошных скоплений, а располагаются так, что возможно определить границы подушки. Накопление особей старого генеративного состояния не связано с уменьшением длительности предыдущих состояний, а свидетельствует о наличии двух волн развития ценопопуляции: появление новой популяционной волны до исчезновения старой [10]. Экологическая плотность ЦП по сравнению с экологической плотностью в ЦП 3 и 4, где особи также имеют подушковидную жизненную форму, ниже – 1,9 особи/м^2.

По классификации «дельта-омега» ценопопуляции *T. baicalensis* всех биоморф являются зрелыми. Показатели индексов незначительно колеблются: w – от 0,78 до 0,88; Δ – от 0,39 до 0,50.

Заключение

Исследование ценопопуляций *T. baicalensis* трех жизненных форм в разных эколого-ценотических условиях обитания показало их сходство. Установлено, что все они нормальные, большинство неполночленные. В соответствии с биологическими особенностями вида (длительное зрелое генеративное состояние, семенной способ размножения, низкая жизнеспособность подроста) для ценопопуляций установлен центрированный тип характерного спектра. Большинство ценопопуляций в разных местообитаниях: петрофитные степи на склоне, песчаные степи на дефляционных плоскостях – являются зрелыми. Их онтогенетический спектр совпадает с характерным. Изменение онтогенетического спектра в зрелых ценопопуляциях на левосторонний и бимодальный временное и связано с волновыми процессами их развития. Выявлено, что показатель экологической плотности зависит от наличия и характера субстрата. В петрофитной степи среди выхода крупных камней при недостатке субстрата экологическая плотность ЦП наивысшая; в петрофитной степи на склоне показатель резко снижается. В условиях песчаных степей значения экологической плотности единичны. Сходство биологических особенностей у особей вида разных жизненных форм типа ЦП, онтогенетических реальных спектров с характерным свидетельствует о стабильном состоянии изученных ЦП.

Литература

1. *Верещагин В.И.* Полезные растения Западной Сибири. Л. : Изд-во АН СССР, 1959. 347 с.
2. *Кедрова М.* Чабрец против 100 болезней. СПб. : Питер, 2005. 96 с.
3. *Доронькин В.М. Thymus* L. – тимьян, богородская трава // Флора Сибири. *Pyrolaceae – Lamiaceae* (*Labiatae*) / под ред. Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 11. С. 205–220 .
4. *Софронов А.П., Фишер Е.Э.* Пространственная организация степной растительности северо-западного Прибайкалья // Степи северной Евразии: Материалы V Международного симпозиума / под ред. А.А. Чибилева. Оренбург: ИПК «Газпромпечать» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2009. С. 620–623.

5. *Худоногова Е.Г., Киселёва Т.В., Черниговская Н.Ю., Николаева Н.А.* Эколого-фитоценотические особенности *Thymus asiaticus* Serg. и *T. baicalensis* Serg. в Предбайкалье // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2013. № 3 (101). С. 58–62.
6. *Цыренова М.Г.* К характеристике растительности Итанцинской впадины (Восточное Прибайкалье) // Исследование молодых ботаников Сибири : Тезисы докладов II молодежной конференции (Новосибирск, 24–26 февраля 2004 г.). Новосибирск : Наука, 2004. С. 78–79.
7. *Пешкова Г.А.* Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 2001. 192 с.
8. *Касьянова Л.Н., Азовский М.Г.* Растительность современных эоловых образований на острове Ольхон (озеро Байкал) // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1 (4). С. 630–637.
9. *Королюк А.Ю.* Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.
10. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
11. *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 216 с.
12. *Животовский Л.А.* Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
13. *Черёмушкина В.А., Колегова Е.Б.* Онтогенез подушковидной жизненной формы *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) // Ботанический журнал. 2014. Т. 99, № 10. С. 1109–1118.
14. *Таловская (Колегова) Е.Б.* Морфологическая трансформация особей *Thymus baicalensis* (*Lamiaceae*) в разных условиях обитания // Сибирский экологический журнал. 2015. № 5. С. 735–742.
15. *Заугольнова Л.Б.* Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга : автореф. дис. … д-ра биол. наук. СПб. : Санкт-Петербургский государственный университет, 1994. 70 с.
16. *Одум Ю.* Экология / пер. с англ. Б.Я. Виленкина ; под ред. В.Е. Соколова. М. : Мир, 1986. Т. 2. 209 с.

Поступила в редакцию 15.03.2015 г.; повторно 29.10.2015 г.; принята 24.12.2015 г.

Таловская (Колегова) Евгения Борисовна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории лекарственных и пряно-ароматических растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: kolegova_e@mail.ru

Talovskaya (Kolegova) EB. Ontogenetic structure of *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) coenopopulations in South Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):39-49. doi: 10.17223/19988591/33/3 In Russian, English summary

Evgeniya B. Talovskaya (Kolegova)

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

Ontogenetic structure of *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) coenopopulations in South Siberia

No information is available about the ontogenetic structure of *T. baicalensis* coenopopulations. The aim of this paper was to study the ontogenetic structure of *T. baicalensis* coenopopulations in the southern Siberia. In different regions of Tuva and Predbaikalye we studied 5 *T. baicalensis* coenopopulations. We used traditional methods (Uranov, 1975; Coenopopulations …, 1976; Zaugolnova, 1994; Zhivotovsky, 2001).

We found that under different environmental conditions (on hilltops and hill slopes of mountain steppes, on deflationary planes of sandy steppes) the studied coenopopulations were normal, mature and mainly incomplete. Their ontogenetic spectrum was central and coincided with the characteristic spectrum. The ontogenetic spectrum changing for the left-hand and bimodal spectrum types was temporary and due to the wave processes of their development. Ecological density of *T. baicalensis* coenopopulations depends on the substrate existence and nature. In mountain steppes, amid the large stone outcrop with a lack of the substrate, the ecological density of coenopopulations is the highest (more than 30 ind./m^2); on slopes in mountain steppes the parameter reduces sharply (up to 10 ind./m^2). In sandy steppes, the ecological density is rare (up to 3 ind./m^2). The similarity of the biological characteristics of *T. baicalensis* individuals in different habitats, types of coenopopulations and the ontogenetic spectrum with the characteristic spectrum indicates a stable condition of the studied coenopopulations in steppe communities in the southern Siberia.

Funding: This work was partially supported by the Russian Federal Property Fund under scientific projects**,** grant № 14-04-31531 mol_a, № 15-04-02857 a.

The article contains 2 Tables, 16 References.

Key words: *Thymus baicalensis*; life form; coenopopulation; ontogenetic structure; ontogenetic spectrum; Tuva; Predbaikalye.

References

1. Vereshchagin VI. Poleznye rasteniya Zapadnoy Sibiri [Useful plants of West Siberia]. Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR Publ.; 1959. 347 p. In Russian
2. Kedrova M. Chabrets protiv 100 bolezney [Thyme against 100 diseases]. St. Petersburg: Piter Publ.; 2005. 96 p. In Russian
3. Doron'kin VM. 27. *Thymus* L. – tim'yan, bogorodskaya trava [*Thymus* L, creeping Thyme]. In: *Flora Sibiri. Pyrolaceae – Lamiaceae* [Flora of Siberia. Pyrolaceae - Lamiaceae]. Vol. 11. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1997. pp. 205-220. In Russian
4. Sofronov AP, Fisher EE. Spatial organization of steppe vegetation of the northwestern Cis-Baikal region. In: *Mater. V mezhd. simp. «Stepi severnoi Evrazii»* [Steppes of Northen Eurasia. Proc. V Int. Symposium (Orenburg, Russia, 17-21 May, 2009)]. Chibilev AA, editor. Orenburg: Gaz-prompechat Publ.; 2009. pp. 620-623. In Russian
5. Khudonogova YG, Kiselyova TV, Chernigovskaya NY, Nikolayeva NA. Ecological and phytocoenotic features of *Thymus asiaticus* Serg. and *T. baicalensis* Serg. in the cis-baical region. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta – Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2013;101(3):58-62. In Russian, English summary
6. Tsyrenova MG. Characteristic of vegetation in the Itantsinskaya Depression (Eatern Cis-Baikal region). In: *II Molodezhnaya konf. «Issledovanie molodykh botanikov Sibiri»* [Research Works of Young Botanists in Siberia. The II Youth Conf. (Novosibirsk, Russia, 24-26 February, 2004)]. Godin VN, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2004. pp. 78-79. In Russian
7. Peshkova GA. Florogeneticheskiy analiz stepnoy flory gor Yuzhnoy Sibiri [Florogenetic analysis of steppe flora mountains of Southern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2001. 192 p. In Russian
8. Kas'yanova LN, Azovsky MG. The vegetation of modern eolian formations on the Island of Olkhon (Lake Baikal). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the*

Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2009;11(1-4):630-637. In Russian, English summary
9. Korolyuk AYu. Ekologicheskie optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optimum of plants in the South of Siberia]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan]. Vol. 12. Kupriyanov AN, editor. Barnaul: Gerbariy im. VV Sapozhnikova Altayskogo gosudarstvennogo universiteta Publ.; 2006. pp. 3-28. In Russian
10. Uranov AA. The age spectrum of cenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki*. 1975;2:7-34. In Russian
11. Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant coenopopulations: basic concepts and structure]. Uranov AA, Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 216 p. In Russian
12. Zhivotovsky LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(1):1-5. doi: 10.1023/A:1009536128912
13. Cheryomushkina VA, Kolegova EB. Ontogenesis of *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) cushion-like life form. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2014;99(10):1109-1118. In Russian, English summary
14. Talovskaya (Kolegova) EB. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) morphological transformation under different environmental conditions. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(5):607-613. doi: 10.1134/S1995425515050133
15. Zaugol'nova LB. Struktura populyatsiy semennykh rasteniy i problemy ikh monitoringa [Structure of seed plant population and related monitoring problems. DrSci. Dissertation, Biology. Thesis]. St Petersburg: Saint Petersburg State University; 1994. 70 p. In Russian
16. Odum EP. Ekologiya [Ecology]. Vol. 2. Translated from English Vilenkin Ya; Sokolov VE, editor. Moscow: Mir Publ.; 1986. 209 p. In Russian

Received 15 March 2015;
Revised 29 October 2015;
Accepted 24 December 2015

Author info:
Talovskaya (Kolegova) Evgeniya B, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Medicinal and Aromatic Plants, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: kolegova_e@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 50–61

ЗООЛОГИЯ

УДК 599.32; 599.363; 574.42
doi: 10.17223/19988591/33/4

Ю.А. Баженов

Государственный природный биосферный заповедник, Забайкальский край, Россия
Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, г. Чита, Россия

Особенности населения мелких млекопитающих пирогенных сообществ тайги и лесостепных боров Восточного Забайкалья

Работа выполнена в рамках проекта СО РАН IX.88.1.6.

Приведен анализ населения мелких млекопитающих на различных участках нарушенной в результате верховых пожаров территории в ходе пионерной стадии пирогенной сукцессии лесных биоценозов Восточного Забайкалья (Читинский р-н – хр. Черского и Ононский р-н – федеральный заказник «Цасучейский бор»). Установлено, что уже на второй-–третий год восстановительной сукцессии обилие и разнообразие пирогенных сообществ мелких млекопитающих достигают значений ненарушенных (контрольных) лесных сообществ, а в дальнейшем могут их даже значительно превышать (лесостепной Цасучейский бор). В пионерных пирогенных сообществах на расчищенных гарях, по сравнению с контролем, значительно повышается роль восточноазиатских полевок (Alexandromys) и серых хомячков (Cricetulus), снижается роль красно-серой полевки (Myodes rufocanus).

Ключевые слова: *вторичная сукцессия; пожар; грызуны; землеройки.*

Введение

Пожар – один из важнейших естественных экологических факторов [1]. В то же время пожары наряду с вырубками – два основных антропогенных фактора, оказывающих колоссальное воздействие на современные экосистемы. Изучением вопроса о смене населения млекопитающих в результате пирогенного фактора занимались многие исследователи [2–10]. Хотя этот вопрос имеет не только теоретический, но и большой практический интерес, к сожалению, на территории России (в частности, Восточной Сибири) исследований на эту тему недостаточно. Трансформация сообществ млекопитающих в результате пожаров на территории Восточного Забайкалья (в пределах Амурского бассейна), одном из самых пожароопасных регионов России, ранее не изучалась вовсе.

Известно, что реакция популяций мелких млекопитающих на пожар или иной фактор нарушения напрямую зависит от изменений растительности и кормовых ресурсов. Мощные верховые пожары уничтожают растения-эдификаторы, превращают местообитания в более открытые, увеличивают амплитуду температурных колебаний и силу ветра у поверхности, сокращают слой ветоши и подстилки. Режим влажности меняется обычно на более сухой. Непосредственно после пожара может наблюдаться повышенная смертность млекопитающих как от непосредственного воздействия огня и дыма, так и вследствие недостатка пищи и укрытий, а значит, и увеличения доступности для хищников [2, 8, 9].

Цель настоящей работы заключается в выявлении изменений состава, показателей численности и разнообразия сообществ млекопитающих в результате пирогенного воздействия на таежные и лесостепные экосистемы Восточного Забайкалья. Особый акцент в работе сделан на пионерную стадию сукцессии, которой обычно уделяется недостаточное внимание при изучении сообществ млекопитающих.

Материалы и методики исследования

Исследования проводились в Читинском (2005–2006, 2008–2010 гг.) и Ононском (2008–2015 гг.) районах Забайкальского края в пирогенных сообществах, возникших в результате полного выгорания исходных участков леса. В качестве контроля использовались результаты, полученные в предыдущие (до пожара) годы (Ононский район) либо полученные на аналогичных выгоревшим облесенных участках в качестве контрольных (оба района). В Ононском районе исследования проводились в Цасучейском степном бору, включающем чистые сосняки, старую (более 10 лет) гарь – закустаренное редколесье со степной растительностью и свежие пирогенные сообщества (возникшие в результате характерных для Забайкалья весенних пожаров). В Цасучейском бору рассмотрены 3 типа пионерных пирогенных сообществ: 1) после верхового пожара в сосняке на небольшой площади (менее 1 км^2); 2) после обширного верхового пожара в сосняке; 3) после повторного верхового пожара на зарастающей гари (спустя десятилетие после предыдущего). В Читинском районе (хребет Черского в р-не р. Ингоды) обследовались сосновые, лиственные (береза, осина) и смешанные (лиственница, береза) леса, а также возникшие на их месте пирогенные сообщества. Во всех случаях, когда исследования проводились на участках леса, пострадавших от верховых пожаров, гари расчищены в первый после пожара зимний период. Восстановление древесных пород на гарях происходило преимущественно за счет корневой и семенной поросли березы (*Betula platyphylla*) и осины (*Populus tremula*).

Отловы мелких млекопитающих проводились стандартными методами: ловчими канавками (50 м, 5 цилиндров) и линиями давилок Геро со стандартной хлебной приманкой, смоченной нерафинированным подсолнечным маслом. Использовали относительный показатель численности (ПЧ), который оценивали как число отловленных зверьков на 100 цилиндро-суток (ц-с) в июле–сентябре. Число отработанных ц-с распределено неравномерно.

В Цасучейском бору: в негорелом (контрольном) сосняке – 1 515, на старых гарях – 1 690 (из них 140 после повторного пожара), на свежих гарях – 490; в тайге Читинского района в негорелых лесах – 550, на свежих гарях – 335. По другим видам информация получена методом визуального наблюдения самих млекопитающих и/или следов их жизнедеятельности.

При оценке видового разнообразия сообществ применялись информационные индексы Шеннона [11]: индекс разнообразия Н = $\sum P_i \ln P_i$ и индекс выравненности $J = H/\ln S$, где P_i – доля i-го вида в суммарной численности, S – видовое богатство.

Статистическая обработка полученных данных проводилась с помощью непараметрических методов в программе StatSoft STATISTICA.7.0 for Windows, построение рисунков – Microsoft Excel 2010.

Результаты исследования и обсуждение

Степной Цасучейский бор

Доминирующее по численности положение среди мелких млекопитающих средневозрастных сосняков Цасучейского бора до воздействия пирогенного фактора занимают красная полевка (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) и забайкальский хомячок (*Cricetulus pseudogriseus* Iskhakova, 1974), регулярно отмечаются мышь-малютка (*Micromys minutus* Pallas, 1771) и крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780), остальные виды редки (табл. 1). Общая численность мелких млекопитающих сосняков низкая, несколько повышается в годы пика динамики численности красной полевки.

18 апреля 2012 г. пожаром пройдено несколько тысяч гектаров Цасучейского бора. На участке исследования произошло почти полное выгорание (гибель) древесной (сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris*), кустарниковой, травянистой растительности и лесной подстилки. В первый после пожара летний период мелкие мышевидные млекопитающие и следы их жизнедеятельности не обнаружены. Типично подземный вид грызунов – даурский цокор (*Myospalax aspalax* Pallas, 1776) – хотя и пережил катастрофическое явление, но в последующем его встречаемость (по наличию свежих выбросов грунта) на участке резко снизилась. Попадались следы даурского ежа (*Hemiechinus dauuricus* Sundevall, 1842), который мог пережить пожар в спячке в норе. Также отмечались заходы крупных млекопитающих. На второй год восстановительной сукцессии из мелких млекопитающих отмечен лишь забайкальский хомячок с высоким показателем численности (ПЧ = 9,5). Высокую скорость заселения обширных гарей забайкальским хомячком можно связать как с его особенностями питания семенами степных травянистых растений, так и с крайне высокой подвижностью [12]. На 3–4-й год численность хомячка несколько снизилась, отмечены еще 3 вида мелких млекопитающих с более низкой численностью (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Население мелких млекопитающих в Цасучейском бору по результатам отлова канавками на гарях после верхового пожара и на контрольных участках

[Relative abundance of small mammals in Tsasuchey pine forest according to the results of trappings in pits on burnt sites after crown fires and control plots]

Биотоп [Biotype]	Общий ПЧ (min-max по годам) [Overall number abundance index (min-max) according to years]	Численность (особей/100 ц-с) [Number (individuals/ 100 c-c)]								Индексы Шеннона*: H, J [The Shannon indices]
		Myodes rutilus	*Cricetulus pseudogriseus*	*Micromys minutus*	*Sorex minutissimus*	*Sorex tundrensis*	*Lasiopodomys gregalis*	*Alexandromys mongolicus*	Другие виды [Other species]	
Контрольный сосняк (среднее за 6 лет) [Control pine forest (average for 6 years)]	4,3 (1,1–7,6)	1,43	0,90	0,42	0,60	0,12	0,12	–	0,38	1,66 0,85
Локальная гарь в первый год (2010) [Local burnt site in the first year (2010)]	3,2	–	0,35	0,70	0,35	0,70	–	0,35	0,70	1,73 (1,56) 0,96 (0,97)
Локальная гарь на второй год (2011) [Local burnt site in the second year (2011]	15,2	1,52	6,08	1,52	1,52	3,04	–	1,52	–	1,61 (0,64) 0,90 (0,92)
Обширная гарь на второй год (2013) [Extensive burnt site in the second year (2013)]	9,5	–	9,50	–	–	–	–	–	–	–
Обширная гарь на третий год (2014) [Extensive burnt site in the third year (2014)]	5,0	1,25	3,75	–	–	–	–	–	–	0,56 (0,56) 0,81 (0,81)
Обширная гарь на четвертый год (2015) [Extensive burnt site in the fourth year (2015)]	8,3	–	5,0	–	–	1,7	1,7	–	–	0,96 (–) 0,87 (–)
Повторная гарь на третий год (2014) [Recurring burnt site in the third year (2014)]	16,3	2,45	6,19	–	2,45	2,45	2,45	–	–	1,51 (0,56) 0,94 (0,81)
Повторная гарь на четвертый год (2015) [Recurring burnt site in the fourth year (2015)]	13,3	–	1,7	–	–	5,0	6,7	–	–	0,98(–) 0,89(–)

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Биотоп [Biotype]	Общий ПЧ (min-max по годам) [Overall number abundance index (min-max) according to years]	Численность (особей/100 ц-с) [Number (individuals/ 100 c-c)]								Индексы Шеннона*: H, J [The Shannon indices]
		Myodes rutilus	*Cricetulus pseudogriseus*	*Micromys minutus*	*Sorex minutissimus*	*Sorex tundrensis*	*Lasiopodomys gregalis*	*Alexandromys mongolicus*	Другие виды [Other species]	
Старая заросшая гарь (среднее за 4 года) [Old overgrown burnt site (average for 4 years)]	22,5 (9,8–41,5)	0,23	4,28	1,58	1,35	3,83	6,30	4,05	0,90	1,84 0,74

* – в скобках индексы Шеннона на контрольных участках (в сосняке) за указанный год; прочерк в скобках – индексы не рассчитаны, так как в контроле отловлен всего 1 вид.

[* The Shannon indices on control (pine forest) sites for the indicated year are in brackets; a dash in brackets means the indices were not calculated as only one species had been trapped in control].

Заселение мелкими млекопитающими небольших (шириной менее 1 км) выгоревших участков сосняка после пожара такой же мощности наблюдали в 2010–2011 гг. (см. табл. 1). В первые два после пожара года отловлено по 6 видов мелких млекопитающих (всего 7). Интересно, что, как и на обширной по площади гари, на второй после пожара год наблюдалось резкое возрастание численности забайкальского хомячка. В целом же небольшая по площади гарь уже на второй год заселена сообществом, сходным по составу и структуре с сообществом старых гарей.

Расчищенные после верховых пожаров гари Цасучейского бора превращаются в редколесье (немногочисленные сохранившиеся сосны, небольшие рощи молодняков березы и осины) с богатым степным разнотравьем и кустарниками. Обследована одна из таких старых гарей (более 10 лет после пожара). В составе сообщества мелких млекопитающих отмечено 13 видов (см. табл. 1). В доминирующую группу входят полевка узкочерепная (*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779), забайкальский хомячок, монгольская полевка (*Alexandromys mongolicus* Radde, 1861) и тундряная бурозубка (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900). Общая численность мелких млекопитающих на старой гари в несколько раз превышает таковую в сосняке. В 2012 г. тот же самый мощный пожар уничтожил кустарниковый, травяной покров, слой дерна на рассматриваемом участке старой гари. На образовавшейся обширной вторичной гари в первый год мелкие млекопитающие не регистрировались. В дальнейшем восстановительная сукцессия идет быстрее: на 3–4-й год общая численность и разнообразие мелких млекопитающих превосходили аналогичные показатели после первичного пожара в сосняке (см. табл. 1). Кустарниковое сообщество старых гарей – одно из самых богатых по обилию и разнообразию мелких млекопитающих в регионе.

Тайга Читинского района

В смешанных лиственнично-березовых и лиственных (с разными долями березы и осины) лесах выявлены 8 видов грызунов, 4 – насекомоядных и 2 – зайцеобразных, из которых 10 видов представлены в отловах канавками. Общая относительная численность мелких млекопитающих варьировала в широких пределах – от 17,9 до 96,0. Доминирующий вид – красно-серая полевка (*Myodes rufocanus* Sundevall, 1846), содоминирующие – полевки красная и Максимовича (*Alexandromys maximowiczii* Schrenk, 1859), бурозубка средняя (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1778).

Анализируя изменения численности и структуры доминирования мелких млекопитающих, можно отметить, что в условиях низкогорной тайги Восточного Забайкалья реакция различных видов на воздействие пирогенного фактора неоднозначна (рис. 1). Статистически значимые различия в показателях численности между контролем и свежей гарью отмечены для полевок Максимовича ($\chi^2 = 36{,}6$, $p < 0{,}001$), красной ($\chi^2 = 21{,}5$, $p < 0{,}001$) и красно-серой ($\chi^2 = 38,5$, $p < 0,001$). На свежих гарях (на 3–5-й год восстановления) значительной численности достигает полевка Максимовича, вид, предпочитающий луговые и кустарниковые биотопы. Это также определяется экологическими особенностями открытого пространства гари, отвечающими предпочтениям видов-зеленоядов [2, 6–7]. Лесные полевки, присутствовавшие в исходном ненарушенном лесном сообществе, имеют тенденцию к сокращению численности в первые после пожара годы, что ярче всего проявилось в отношении красно-серой полевки на 5–7-м году сукцессии. Барабинский хомячок (*Cricetulus barabensis* Pallas, 1773) регулярно отмечался в пионерных пирогенных сообществах и лишь единожды отловлен в исходных ненарушенных лесных сообществах. Этот вид луговых и настоящих степей не достигает высоких значений численности на свежих гарях (в отличие от вида-двойника – забайкальского хомячка в Цасучейском бору), но на ранней сукцессионной стадии успевает далеко проникать вглубь таежных участков. Отмечено, что пионерные пирогенные сообщества смешанных и лиственных лесов Восточного Забайкалья характеризуются повышенной численностью (по сравнению с контролем) мелких млекопитающих на 3–5-й год сукцессии (благодаря высокой численности полевки Максимовича) и пониженной в последующие 2 года.

В контрольных сосняках как видовое разнообразие, так и численность (ПЧ = 0–4,0) мелких млекопитающих оказались невысокими. Как и в Цасучейском бору, доминирующий вид – красная полевка. Среди землероек отмечена средняя бурозубка. Отловы мелких млекопитающих проведены на свежих гарях двух- и пятилетней давности. Несмотря на ограниченность собранного материала, проявляется та же реакция, что и для гарей смешанных и лиственных лесов, но с более низкими показателями численности. Общая численность мелких млекопитающих на 2-й и 5-й год после пожара выше, чем в исходном сосняке, на 2-й год отмечено доминирование полевки Максимовича, отсутствовавшей как в контроле, так и в отловах на пятилетней гари. На пятилетней гари зарегистрирован вид открытых местообитаний – барабинский хомячок.

Отдельно следует упомянуть о высокой относительной численности (27,6 особи на 100 давилко-суток) красно-серой полевки по результатам отлова линиями давилок Геро на двухлетней нерасчищенной (в отличие от всех остальных обследованных нами участков) гари сосняка. По-видимому, условия местообитания с большим количеством валежа благоприятствуют этому виду [5, 10], а расчистка гари, напротив, приводит к сокращению численности красно-серой полевки.

За рассмотренные годы (2006, 2008–2010) пик численности всех регулярно отлавливавшихся видов на ненарушенных участках леса в Читинском районе пришелся на 2009 г. На гари в этот год максимальная численность отмечена лишь для средней бурозубки, красно-серой полевки и барабинского хомячка. Численность полевки Максимовича на гари, в отличие от ненарушенного участка, оказалась в 2009 г. минимальной. Это несоответствие позволяет говорить о снижении численности вида на пятом году восстановительной сукцессии по иной причине, нежели общий спад в динамике численности.

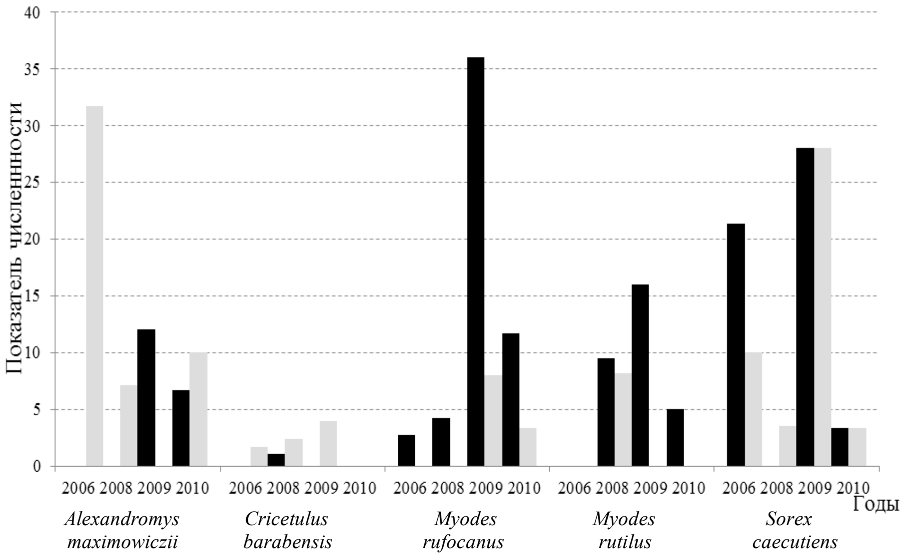


Рис. 1. Динамика относительного обилия фоновых видов мелких млекопитающих в соседних контрольном лиственнично-березовом лесу (черный) и на гари с 3-го по 7-й год восстановления (серый)
[**Fig. 1.** Dynamics of the relative abundance of small mammal common species in the contiguous control larch-birch forest (in black) and on the burnt site from 3 to 7 years of reforestation (in grey). On the X-axis - Years; on the Y-axis - Abundance index]

Анализируя все полученные данные по различным участкам, можно отметить, что после весенних (наиболее характерных для Восточного Забайкалья) пожаров резкое нарастание численности мелких млекопитающих пионерных пирогенных сообществ происходит уже на второй–третий год, что совпадает со сведениями, имеющимися по другим лесным регионам [5–7, 13]. Изначально доминантами в этих сообществах становятся виды открытых луговых или степных и кустарниковых сообществ, но занимавшие роль содоминантов в исходных сообществах (барабинский и забайкальский хомячки, полевка Максимовича). Полного избегания свежих гарей отдельными видами мелких млекопитающих не отмечено, т.е. снижения видового богатства не происходит, но некоторые виды отлавливаются при этом не ежегодно.

В нашем исследовании по индексам разнообразия и выравненности Шеннона (рис. 2) пионерное пирогенное сообщество лиственнично-березовой гари существенно не отличалось от контрольного, а в 2006 и 2008 гг.

даже значительно превосходило по разнообразию. В Цасучейском бору разнообразие всех вариантов пионерных пирогенных сообществ оказалось даже выше, чем в сосняке (см. табл. 1). Это можно объяснить тем, что в Восточном Забайкалье пожары – частое явление и наряду с другими факторами исторически играют важную роль в поддержании мозаичности ландшафтов региона. Особенно мощным и регулярным фактором пожар является в лесостепи (Цасучейский бор). Поэтому пионерные пирогенные сообщества очень быстро превращаются из нарушенных в вариант типичных для региона кустарниковых сообществ, где важную роль играют восточноазиатские полевки (*Alexandromys*), серые хомячки (*Cricetulus*) и др. Таким образом, полученные данные подтверждают, что пожары лишь кратковременно снижают обилие мелких млекопитающих, а пирогенные сообщества по составу близки некоторым коренным группировкам [13].

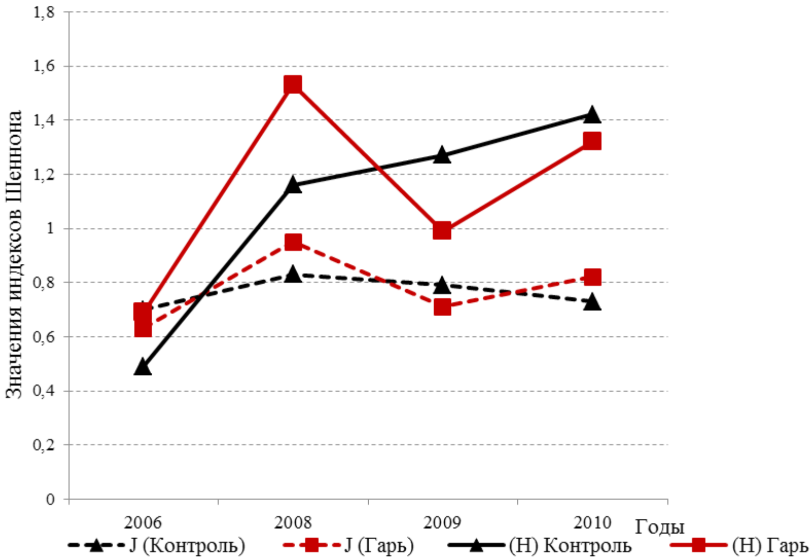


Рис. 2. Динамика индексов видового разнообразия (H) и выравненности (J) Шеннона на 3–7-летней гари лиственнично-березового леса в сравнении с контролем
[**Fig. 2.** Dynamics of the Shannon species diversity (H) and evenness indices (J) in the contiguous control larch-birch forest and its 3-7 year old burnt site. The black line is a control, the red is a burnt site. On the X-axis - Years; on the Y-axis - The Shannon indices values]

Выводы

1. В Восточном Забайкалье в ходе восстановительной сукцессии на выгоревших в результате верховых пожаров участках леса разнообразие пирогенных сообществ мелких млекопитающих и их численность достигают прежних докатастрофических значений уже на второй–третий год, а в условиях лесостепных боров даже превышают контрольные показатели.

2. Доминирующие пионерные виды на гарях лесостепного бора – забайкальский хомячок, позднее – узкочерепная и монгольская полевки, тундряная бурозубка, на таежных гарях – полевка Максимовича и средняя бурозубка, а на нерасчищенных гарях – также красно-серая полевка.

3. По сравнению с контролем статистически значимо снижается относительное обилие красной и красно-серой полевок на 3–7-летних расчищенных таежных гарях и повышается численность полевки Максимовича, а на гари лесостепного бора увеличивается обилие забайкальского хомячка.

4. Пионерные пирогенные сообщества мелких млекопитающих близки к коренным кустарниковым сообществам.

Литература

1. *Одум Ю.* Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.
2. *Керзина М.Н.* Влияние рубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса / под ред. А.А. Насимовича. М. : Изд-во МОИП, 1956. С. 217–304.
3. *Соколов Г.А.* Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск : Наука, 1979. 256 с.
4. *The effect* of fire and other disturbances on small mammals and their predators: an annotated bibliography. Ream CH, compiler. Ogden, Utah : US Department of Agriculture, Forest Service, 1981. 55 p.
5. *Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И., Горелова И.Б.* Воздействие лесных пожаров на мелких млекопитающих средней тайги Амур-Буреинского междуречья // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, вып. 5. С. 749–759.
6. *Беляева Н.В., Ларин Е.Г., Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е., Марина Л.В., Сибгатуллин Р.З., Ухова Н.Л.* Начальные стадии послепожарных сукцессий в природных комплексах Висимского заповедника // Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках / под ред. Л.В. Кулешовой. М. : ВНИИ природы, 2002. С. 108–119.
7. *Кулешова Л.В., Аверина И.А.* Динамика населения мышевидных грызунов на гарях Окского заповедника // Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках / под ред. Л.В. Кулешовой. М. : ВНИИ природы, 2002. С. 92–99.
8. *Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3. С. 210–217.
9. *Converse S.J., White G.C., Block W.M.* Small mammals responses to thinning and wildfire in ponderosa pine-dominated forests of the south western United States // J. Wildlife Managment. 2006. № 6. 1711–1722.
10. *Лукьянова Л.Е.* Посткатастрофические сукцессии населения грызунов // Сибирский экологический журнал. 2015. № 6. С. 832–841. doi: 10.15372/SEJ20150603.
11. *Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г.* Методы изучения сообществ мелких наземных позвоночных животных : учеб.-метод. пособие. Новосибирск : НГУ, 2001. 52 с.
12. *Баженов Ю.А.* К экологии забайкальского хомячка (*Cricetulus pseudogriseus*) Юго-Восточного Забайкалья // Байкальский зоологический журнал. 2013. № 1(12). С. 94–97.
13. *Кулешова Л.В.* Экологические и зоогеографические аспекты воздействия пожаров на лесных птиц и млекопитающих // Зоологический журнал. 1981. Т. LX, вып. 10. С. 1542–1552.

Поступила 16.06.2015 г.; повторно 21.01.2016 г.; принята 17.02.2016 г.

Баженов Юрий Александрович **–** канд. биол. наук, н.с. Даурского государственного природного заповедника (с. Нижний Цасучей, Забайкальский край, Россия); н.с. лаборатории эколого-экономических исследований Института природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН (г. Чита, Россия). E-mail: uran238@ngs.ru

Bazhenov YuA. Features of taiga and forest-steppe pine forest mammals of pyrogenic communities in the Eastern Transbaikalia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):50-61. doi: 10.17223/19988591/33/4 In Russian, English summary

Yury A. Bazhenov

Daursky State Nature Biosphere Reserve, Zabaikalsky kray, Nizhny Tsasuchey, Russian Federation
Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Chita, Russian Federation

Features of taiga and forest-steppe pine forest mammals of pyrogenic communities in the Eastern Transbaikalia

This paper describes the changes in mammal communities after wildfires in the Eastern Transbaikalia. The study was carried out in Chitinsky and Ononsky (Tsasucheisky pine forest Federal Reserve) districts of Zabaikalsky kray (Russia). To capture small mammals, we set pitfall lines with drift ditch (each 50 m long comprising 5 plastic buckets). Lines of snap traps were used as an additional method of rodent trapping. Our study was conducted in the area with recently burned forest (1-7 years after crown fires) and in control areas with unburned forest. In forest-steppe we trapped animals in the bush area (more than 10 years after crown fires in pine forest) too. To asses the species diversity of communities we used the Shannon indices: diversity index and evenness index.

Small mammals are almost absent 1-2 years after crown fires. The diversity and abundance of small mammal pioneer pyrogenic communities is comparable to control already starting from the second-third year of progressive succession, and in forest-steppe pine forests even higher. The species of meadow, steppe and bush ecosystems dominate in burnt forest communities but these species (striped (*Cricetulus barabensis* Pallas, 1773) and transbaikalian hamsters (*C. pseudogriseus* Iskhakova, 1774), Maximowicz's vole (*Alexandromys maximowiczii* Schrank, 1859)) dominate in small mammal communities of control unburned forest. We documented significant increases in the relative abundance of Maximowicz's vole, in contrast, significant decreases in gray red-backed (*Myodes rufocanus* Sundevall, 1846) and northern red-backed voles (*M. rutilus* Pallas, 1779) in the burnt larch-birch forest 3-7 years after crown fire. A red-backed vole constitutes significant proportions in small mammal communities of burnt forests in taiga. In the burnt steppe pine forest transbaikalian hamster, as well as narrow-headed (*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779) and mongolian voles (*Alexandromys mongolicus* Radde, 1861) form a group of dominant species more than 3 years after crown fire. Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1778) is a dominate shrew in both burnt and control larch-birch forests. Eurasian least shrew (*S. minutissimus* Zimmermann, 1780) is a dominant species of insectivore mammals in steppe pine forests, but after fire tundra shrew (*S. tundrensis* Merriam, 1900) dominates in burnt areas. Small mammals colonize small (less than 1 kilometer wide) burnt sites of steppe pine forest very fast; pyrogenic communities of 1-2 years old generally correspond to 3-4 year old burnt sites with a large area.

Funding: This work was done within the project of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences IX.88.1.6.

The article contains 2 Figures, 1 Table, 13 References.

Key words: mammal; wildfire; rodents; shrews.

References

1. Odum Eu. Osnovy ekologii [Fundamentals of ecology]. Translated from English; Naumov NP, editor. Moscow: Mir Publ.; 1975. 740 p. In Russian
2. Kerzina MN. Vliyanie rubok i garey na formirovanie lesnoy fauny [Effect of tree cutting and burnt sites on forest fauna formation]. In: *Rol'zhivotnykh v zhizni lesa* [Role of animals in forest life]. Nasimovich AA, editor. Moscow: MOIP Izdatel'stvo; 1956. pp. 217-304. In Russian.
3. Sokolov GA. Mlekopitayushchie kedrovykh lesov Sibiri [Mammals of pine forests in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. 256 p. In Russian
4. The effect of fire and other disturbances on small mammals and their predators: an annotated bibliography. Ream CH, compiler. Ogden, Utah: US Department of Agriculture, Forest Service; 1981. 55 p.
5. Kovalevskiy YuV, Korenberg EI, Gorelova IB. Vozdeystvie lesnykh pozharov na melkikh mlekopitayushchikh sredney taygi Amur-Bureinskogo mezhdurech'ya [Effect of forest fires on small mammals of the middle taiga in the Amur-Bureya interfleuve]. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 1984:63(5):749-759. In Russian
6. Belyaeva NV, Larin EG, Lukyanov OA, Lukyanova LE, Marina LV, Sibgatullin RZ, Ukhova NL. Nachal'nye stadii poslepozharnykh suktsessiy v prirodnykh kompleksakh Visimskogo zapovednika [Initial stages of post-fire successions in natural complexes of the Visimsky Reserve]. In: *Monitoring soobshchestv na garyakh i upravlenie pozharami v zapovednikakh* [Monitoring of communities on burnt sites and fire management in natural reserves]. Kuleshova LV, editor. Moscow: VNII prirody Publ.; 2002. pp. 108-119. In Russian
7. Kuleshova LV, Averina IA. Dinamika naseleniya myshevidnykh gryzunov na garyakh Okskogo zapovednika [Dynamics of mouse-like rodent population on burnt sites of the Oka reserve]. In: *Monitoring soobshchestv na garyakh i upravlenie pozharami v zapovednikakh* [Monitoring of communities on burnt sites and fire management in natural reserves]. Kuleshova LV, editor. Moscow: VNII prirody Publ.; 2002. pp. 92-99. In Russian
8. Lukyanova LE, Lukyanov OA. An ecologically destabilized environment: Its effect on small-mammal populations. *Russian Journal of Ecology*. 2004;35(3):181-188. doi: 10.1023/B:RUSE.0000025969.98937.e5
9. Converse SJ, White GC, Block WM. Small mammals responses to thinning and wildfire in ponderosa pine-dominated forests of the southwestern United States. *Journal of Wildlife Managment*. 2006(6):1711-1722. doi: 10.2193/0022-541X(2006)70[1711:SMRTTA]2.0.CO;2
10. Lukyanova LE. Postcatastrophic succesions of a rodent population. *Contamporary Problems of Ecology*. 2015;8(6):687-694. doi: 10.1134/S1995425515060104
11. Litvinov YuN, Shvetsov YuG. Metody izucheniya soobshchestv melkikh nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh [Methods of studying small terrestrial vertebrate communities]. Novosibirsk: NGU Publ.; 2001. 52 p. In Russian
12. Bazhenov YuA. To the ecology of transbaikal hamster (*Cricetulus pseudogriseus*) of Southeastern Transbaikalia. *Baykal'skiy Zoologicheskiy Zhurnal*. 2013;1(12):94-97. In Russian
13. Kuleshova LV. Ekologicheskie i zoogeograficheskie aspekty vozdeystviya pozharov na lesnykh ptits i mlekopitayushchikh [Ecological and zoogeographic aspects of fire impact on forest birds and mammals]. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 1981;60(10):1542-1552. In Russian

Received 16 June 2015;
Revised 21 January 2016;
Accepted 17 February 2016

Author info:
Bazhenov Yury A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Daursky State Nature Biosphere Reserve, 76 Komsomolskaya Str., Nizhny Tsasuchey vill., Zabaikalsky kray 674480, Russian Federation; Researcher, Laboratory of Environmental and Economic Research, Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 16a Nedorezova Str., Chita 672014, Russian Federation.
E-mail: uran238@ngs.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 62–81

УДК 575.174:595.799
doi: 10.17223/19988591/33/5

**О.Л. Конусова, Н.В. Островерхова, А.Н. Кучер,
Д.В. Курбатский, Т.Н. Киреева**

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

Характеристика морфометрической изменчивости медоносных пчел *Apis mellifera* L., отличающихся вариантами локуса COI-COII мтДНК

Работа выполнена при поддержке Программы «Научный фонд ТГУ им. Д.И. Менделеева» (№ проекта 8.1.66.2015) в 2015 г. и гранта РФФИ 13-04-98116-р-сибирь-а.

Представлены результаты изучения изменчивости породоопределяющих морфометрических признаков (кубитальный индекс, гантельный индекс, дискоидальное смещение) у медоносных пчел Apis mellifera L., полученных от пчелиных семей, обладающих вариантами PQQ, PQQQ (характерны для среднерусской породы Apis mellifera mellifera L.) и Q (характерны для пород южного происхождения) локуса COI-COII мтДНК. Исследовано 11 семей с пасек Сибирского региона, включая пасеки Томской области, Красноярского и Алтайского краев (по материнской линии 8 пчелиных семей имели происхождение от среднерусской породы; 3 – от южной). Только для четырех пчелиных семей из 11 показано полное соответствие критериям породы по данным морфометрического и мтДНК-анализа (3 семьи среднерусской породы Apis mellifera mellifera и 1 семья карпатской породы Apis mellifera carnica var. ukrainica carpatica); остальные 7 пчелосемей являются гибридными, причем для трех пчелосемей показан значительный дисбаланс между генетическими и морфометрическими параметрами. Установлено, что в условиях гибридизации для определения породной принадлежности важно учитывать не только особенности мтДНК, но и морфометрические показатели, среди которых наиболее значимым, возможно, является дискоидальное смещение.

Ключевые слова: *медоносная пчела; Apis mellifera L.; морфометрия; локус COI-COII мтДНК.*

Введение

На территории России вследствие разнообразия природно-климатических условий к разведению рекомендованы три породы (термин, принятый в России, синоним терминов «подвид» и «раса») медоносных пчел: среднерусская, или темная лесная (*Apis mellifera mellifera* L.); карпатская (*Apis mellifera carnica* var. *ukrainica carpatica*), которая является производной *Apis mellifera carnica* Pollm.; серая горная кавказская (*Apis mellifera caucasica*

Gorb.) [1, 2]. Классическим методом различения данных пород является морфометрический метод, прежде всего исследование жилкования крыла [3–6]. В последнее время для установления принадлежности медоносных пчел к определенной породе широко используются молекулярно-генетические методы, такие как исследование мтДНК и микросателлитный анализ [1, 7–11]. Наиболее часто проводится анализ полиморфизма локуса COI-COII мтДНК. Варианты PQQ или PQQQ локуса COI-COII мтДНК характерны для среднерусской породы медоносной пчелы, вариант Q – для пород южного происхождения [12].

Генетические исследования в основном подтверждают морфологическую классификацию пород медоносной пчелы [13–17], однако в некоторых случаях данные мтДНК-анализа и морфометрии не согласуются [18–20]. Ранее нами при изучении медоносных пчел 10 пчелосемей гибридной пасеки в с. Леботер Томской области было показано несоответствие морфометрических показателей и данных мтДНК-анализа при определении принадлежности к породе [21].

В настоящем сообщении проведен анализ морфометрических особенностей медоносных пчел, полученных от пчелиных семей, отличающихся вариантами мтДНК.

Цель настоящего исследования – изучить согласованность изменчивости породоопределяющих морфометрических показателей (кубитальный и гантельный индекс, дискоидальное смещение) и вариантов локуса мтДНК у медоносных пчел в условиях массовой гибридизации.

Материалы и методика исследования

Материалом для исследования послужили рабочие пчелы, отобранные от 11 пчелиных семей с некоторых пасек Сибирского региона, включая Томскую область, Красноярский и Алтайский края (табл. 1). Изменчивость локуса COI-COII мтДНК в пчелосемьях с пасек Томской области охарактеризована ранее [22], сведения по пасекам Красноярского и Алтайского краев – наши неопубликованные данные.

Характеристика пчелиных семей. Вариантом PQQQ локуса COI-COII мтДНК, указывающим на происхождение по материнской линии от среднерусской породы, обладали три пчелосемьи, в том числе пчелосемья № 1 (Томская область, Томский район, п. Заречный), пчелосемья № 2 (Томская область, Томский район, п. Курлек) и пчелосемья № 7 (Алтайский край, Змеиногорский район, завезена с Нытвенского района Пермского края). Второй вариант локуса COI-COII мтДНК, характерный для среднерусской породы – PQQ, регистрировался в пяти пчелосемьях: пчелосемья № 3 (Томская область, Зырянский район, д. Дубровка), пчелосемьи № 4 и № 5 (Томская область, Молчановский район, с. Могочино), пчелосемья № 6 (Алтайский край, Змеиногорский район; завезена из Чарышского района Алтайского края) и пчелосемья № 8 (Красноярский край, Енисейский район). Южное происхождение по материнской линии по данным мтДНК-анализа (вариант Q) имеют пчелосемья № 9 (Томский район, с. Семилужки; пчелосемья представлена потомками пчеломатки, приобретенной в 2012 г. в питомнике карпатской породы пчел (Украина, Закарпатская область)), пчелосемья № 10 (Томская область, Томский район, п. Курлек) и пчелосемья № 11 (Томская область, Томский район, п. Синий Утес; пчелосемья приобретена в одном из пчелопитомников карпатской породы).

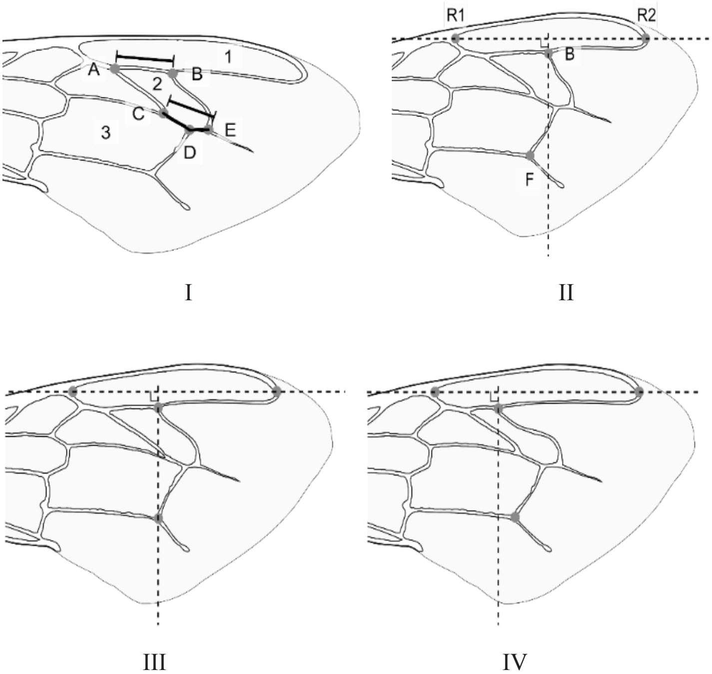


Рис. 1. Схема жилкования переднего крыла медоносной пчелы (I) и варианты дискоидального смещения (II, III, IV) с указанием положения горизонтальной и вертикальной линий окуляр-микрометра (пунктирные линии). A, B, C, D и E – ключевые точки и отрезки, использующиеся при определении индексов крыла (пояснения см. в тексте). Варианты дискоидального смещения: II – отрицательное (точка F располагается слева от перпендикулярной линии); III – нулевое (точка F располагается на перпендикулярной линии); IV – положительное (точка F располагается справа от перпендикулярной линии). Обозначения ячеек: 1 – радиальная; 2 – третья кубитальная; 3 – дискоидальная

[**Fig. 1.** Scheme of honeybee front wing venation (I) and discoidal shift (II, III, IV), showing the position of the horizontal and vertical lines of eyepiece micrometer's horizontal and vertical lines (dashed lines). A, B, C, D and E - the key points and segments that are used in determining the wing index (cubital index: CD/DE; hantel index: CE/AB). Options of discoidal shift: II - negative (point F is located to the left of the perpendicular line); III - zero (point F located on a perpendicular line); IV - positive (point F is located to the right of the perpendicular line). Designation of cells: 1 - Radial; 2 - Cubital; 3 - Discoidal]

Т а б л и ц а 1 [Table 1

Значения морфометрических показателей у медоносных пчёл 11 пчелиных семей с пасек Сибирского региона
[Values of morphometrical indicators in 11 honeybee colonies from apiaries of Siberian region]

Географическая локализация [Geographical locality]			Семья, № [Colony, №]	N	Вариант локуса COI-COII мтДНК [Variant of the COI-COII mtDNA locus]	Кубитальный индекс, относительные единицы [Cubital index, relative units]			Гантельный индекс, относительные единицы [Hantel index, relative units]			Дискоидальное смещение, % [Discoidal shift, %]		
Область, край [Region]	Район [District]	Населенный пункт [Place]				Lim	M	sd	Lim	M	sd	–	0	+
Среднерусская порода* [Dark forest bee]														
Томская область [Tomsk oblast]	Томский [Tomskiy]	п. Заречный [Zarechnyy]	1	30	PQQQ	1,39–2,23	1,66	0,216	0,712–0,932	0,826	0,052	73,30	26,70	0,00
		п. Курлек [Kurlek]	2	28	PQQQ	1,74–3,29	2,14	0,376	0,857–1,053	0,937	0,055	32,10	53,60	10,70
	Зырянский [Zyryanskiy]	с. Дубровка [Dubrovka]	3	30	PQQ	1,43–2,47	1,69	0,232	0,672–0,933	0,849	0,060	73,33	26,67	0,00
	Молчановский [Molchanovskiy]	с. Могочино [Mogochino]	4	30	PQQ	1,26–2,56	1,92	0,290	0,806–1,000	0,879	0,055	70,00	30,00	0,00
			5	43	PQQ	1,36–2,00	1,73	0,181	0,693–0,926	0,821	0,038	100,00	0,00	0,00
Алтайский край [Altay kray]	Змеиногорский [Zmeinogorskiy]	г. Змеиногорск [Zmeinogorsk]	6	29	PQQ	1,19–2,00	1,55	0,232	0,758–0,967	0,858	0,062	94,00	6,00	0,00
		г. Змеиногорск [Zmeinogorsk]	7	30	PQQQ	1,50–2,50	1,80	0,245	0,722–0,984	0,845	0,059	46,70	46,70	6,60
Красноярский край [Krasnoyarsk kray]	Енисейский [Eniseyskiy]	п. Якша [Yaksha]	8	30	PQQ	1,31–1,85	1,59	0,132	0,711–0,846	0,775	0,044	100,00	0,00	0,00

О к о н ч а н и е т а б л. 1 [Table 1 (end)]

Географическая локализация [Geographical locality]			Семья, № [Colony, №]	N	Вариант локуса COI-COII мтДНК [Variant of the COI-COII mtDNA locus]	Кубитальный индекс, относительные единицы [Cubital index, relative units]			Гантельный индекс, относительные единицы [Hantel index, relative units]			Дискоидальное смещение, % [Discoidal shift, %]		
Область, край [Region]	Район [District]	Населенный пункт [Place]				Lim	M	sd	Lim	M	sd	–	0	+
Южные породы* [Southern races]														
Томская область [Tomsk oblast]	Томский [Tomskiy]	с. Семилужки [Semiluzhki]	9	50	Q	1,68–3,64	2,51	0,374	0,867–1,210	1,050	0,047	4,00	20,00	76,00
		п. Курлек [Kurlek]	10	29	Q	1,30–2,29	1,66	0,220	0,735–0,965	0,878	0,060	72,40	27,60	0,00
		п. Синий Утёс [Siniy Utes]	11	30	Q	1,83–2,87	2,37	0,334	0,815–1,053	0,931	0,065	6,70	76,70	16,70
Стандарты пород* [Standards of breed]	*A. m. mellifera***		PQQ, PQQQ			1,30–2,10	1,70	–	0,600–0,923	–	–	–	–	–
	*A. m. mellifera****		1,30–1,90 1,5–1,7			–	0,600–0,923	–	–	91–95, 100	5–10	0,00		
	Apis mellifera carnica var. *ukrainica carpatica***		Q			2,30–3,00	2,65	–	Не менее 0,925 [No less than]	–	–	0–5	0–20	80–100
	*A. m. caucasica***		Q			1,70–2,30	2,00	–	Не установлен [Not found]	–	–	60–70	20–30	3–5

Примечание. N – количество исследованных экземпляров пчёл, шт; Lim – границы минимального и максимального значения; M – среднее арифметическое значение; sd – стандартное отклонение. * – порода указана согласно данным анализа мтДНК; ** – стандарты породы по значениям кубитального и гантельного индексов, принятые в Европе; *** – стандарт породы, установленный в России. Дискоидальное смещение приводится по стандартам, принятым в России.

[*Note.* N - number of examined specimens of bees; Lim - boundaries of minimal and maximal values; M - arithmetic mean; sd - standard deviation. * the breed is shown according to the results of mtDNA analysis; ** the breed standards based on cubital and hantel indexes, accepted in Europe; *** the breed standard accepted in Russia. The discoidal shift is given according to the standards accepted in Russia]

Традиционно пчелы среднерусской породы культивируются на пасеках п. Заречный (с периода создания пасеки в 1956 г. завоз пчелопакетов и пчелосемей не проводился), д. Дубровка (не менее десяти лет осуществляется попытка сохранения породности пчел, пополнение пасеки пчелопакетами и пчелосемьями из других хозяйств не производилось), с. Могочино (интенсивно развивающееся хозяйство, проводится отбор пчелосемей по хозяйственно-полезным признакам) и Змеиногорского района. Пасека Енисейского района Красноярского края расположена изолированно, на протяжении 30 лет не имела контактов с другими пчелами. На пасеках с. Семилужки и п. Синий Утес культивируется пчела карпатской породы. Пасека п. Курлек представлена разнопородными пчелосемьями; была создана в 2010 г. на основе пчелосемей среднерусской породы, но впоследствии пополнялась путем поимки роев неизвестного происхождения, пчелосемьи завозились бессистемно.

Методы морфометрического анализа. Проведено исследование характеристик жилкования правого переднего крыла использующихся при идентификации пород пчел (кубитального и гантельного индексов, дискоидального смещения) согласно принятым методикам [23, 24]. Исследовано 359 образцов рабочих пчел.

Кубитальный индекс определяется отношением длины отрезка DE к длине отрезка CD третьей кубитальной ячейки крыла, *гантельный индекс* – отношением длины отрезка CE к длине отрезка AB кубитальной ячейки (рис. 1, I); оба значения выражаются в условных единицах. *Дискоидальное смещение* характеризует взаимное расположение трех ячеек крыла: радиальной, третьей кубитальной, дискоидальной (см. рис. 1). Для качественного признака (дискоидальное смещение) в выборках пчел устанавливали процентное соотношение особей с различными вариантами его проявления (отрицательное, положительное, нейтральное). Полученные результаты морфометрического исследования сравнивали со стандартами значений, принятых для рабочих особей разных пород пчел [25–27].

Методы статистического анализа. Проверка на нормальность распределения выборок значений кубитального и гантельного индексов проводилась с помощью критерия Колмогорова–Смирнова; отклонений от нормального распределения не зарегистрировано.

Различия по комплексу экстерьерных признаков между группами особей с разными вариантами локуса COI-COII мтДНК оценивались с помощью непараметрического дискриминантного анализа (DFA) с использованием двух мерных признаков – кубитального и гантельного индексов и одного качественного (дискоидальное смещение). Этот же вид анализа применялся для оценки различий между пчелосемьями. Наличие различий между пчелосемьями по отдельным признакам устанавливалось с использованием post hoc теста множественных сравнений Тьюки (Tukey’s HSD test); дополнительно использовался тест Дункана (Duncan test; $\alpha = 0{,}050$). В результате сопоставления данных молекулярно-генетического и морфометрического анализа исследованные пчелосемьи были разделены на группы, различия между которыми изучались с применением непараметрического дискриминантного анализа по комплексу признаков.

Подготовительная обработка данных проводилась в приложении Microsoft Office Excel 2003, статистические расчеты выполнены в приложении StatSoft STATISTICA 8.0 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

Изменчивость морфометрических признаков у медоносных пчел, имеющих варианты PQQ и PQQQ мтДНК (среднерусская порода). Согласно данным мтДНК-анализа вариант PQQ локуса COI-COII имеют пчелы пяти семей: с пасек д. Дубровка (семья № 3), с. Могочино (семьи № 4, № 5) Томской области, Алтайского края (семья № 6) и Красноярского края (семья № 8). Значения кубитального и гантельного индексов в этой группе пчелосемей изменяются в границах от 1,19 до 2,56 и от 0,672 до 1,000 усл. ед. соответственно и представлены значениями, выходящими за пределы породного стандарта. Выявлены два варианта дискоидального смещения: отрицательное и нейтральное (табл. 1).

Вариант PQQQ мтДНК зарегистрирован у пчел двух пчелосемей пасек Томского района Томской области – п. Заречный, семья № 1, и п. Курлек, семья № 2, а также пчелосемьи № 7 с пасеки г. Змеиногорск Алтайского Края. Морфометрический анализ показал значительную вариабельность экстерьерных признаков в этой группе пчелосемей. Величины кубитального и гантельного индексов изменяются в границах от 1,39 до 3,29 и от 0,712 до 1,053 усл. ед. соответственно; отмечены все три варианта дискоидального смещения, т.е. представлены признаки как среднерусской породы, так и пород южного происхождения (табл. 1).

Таким образом, в группе пчелосемей, имеющих вариант PQQ локуса COI-COII мтДНК, в наибольшей степени соответствующими стандартам среднерусской породы признаны пчелосемьи № 5, № 6 и № 8. Все исследованные пчелосемьи с вариантом PQQQ мтДНК имеют в разной степени выраженные признаки метизации.

Изменчивость морфометрических признаков у медоносных пчел, имеющих вариант Q мтДНК (породы южного происхождения). Согласно данным мтДНК-анализа происхождение от южных пород медоносной пчелы по материнской линии (вариант Q локуса COI-COII мтДНК) установлено для трех пчелосемей: две пчелосемьи (семья № 9, с. Семилужки и семья № 11 п. Синий Утес) приобретены в разных пчелопитомниках карпатской породы; семья № 10 (п. Курлек) местного происхождения, с гибридной пасеки. Значения кубитального и гантельного индексов в этой группе пчел варьировали от 1,30 до 3,64 и от 0,735 до 1,210 усл. ед. соответственно. Как и для охарактеризованной выше группы пчел с вариант PQQQ, у семей, имеющих по материнской линии южное происхождение, отмечены все три варианта дискоидального смещения (см. табл. 1). В группе пчелосемей, имеющих происхождение от южных пород медоносной пчелы по материнской линии (вариант Q локуса COI-COII мтДНК), принадлежность к определенной породе южного происхождения, а именно карпатской, установлена только для семьи № 9.

Дифференциация групп медоносных пчел с различными локусами мтДНК по комплексу экстерьерных признаков. Исследованные группы пчел, отличающиеся вариантами локуса мтДНК, различались и по комплексу из трех экстерьерных признаков (рис. 2, I). Наибольшее значение квадрата дистанций Махаланобиса (MD^2) выявлено между группами с вариантами PQQ и Q локуса COI-COII мтДНК – $MD^2 = 4{,}73$; для PQQQ – Q $MD^2 = 2{,}18$; для PQQ – PQQQ $MD^2 = 0{,}93$. Существенный вклад в разделение групп вносит признак «дискоидальное смещение», являющийся контрастным для представителей среднерусской (варианты PQQ и PQQQ) и карпатской пород (вариант Q), но не среднерусской и серой горной кавказской, имеющей, как и *Apis mellifera carnica* var. *ukrainica carpatica,* вариант Q мтДНК.

При исключении категориального признака «дискоидальное смещение» и проведении анализа с участием кубитального и гантельного индексов (см. рис. 2, II) наиболее удаленными друг от друга остаются группы особей с вариантами PQQ и Q ($MD^2=3{,}90$). При сравнении групп PQQQ и Q значение MD^2 практически не изменяется и составляет 2,17. Группы PQQ и PQQQ по данным признакам еще больше сближаются ($MD^2 = 0{,}26$).

Ранее было показано, что пчелосемьи северных и южных территорий Томской области отличались по разнообразию вариантов локуса COI-COII мтДНК [22]. Так, северные районы характеризовались относительно невысоким разнообразием (выявлены только варианты PQQ и Q), что, вероятно, связано с более суровыми климатическими условиями и менее развитым пчеловодством (меньшее число пасек). На пасеках южных районов, наоборот, отмечено большее генетическое разнообразие пчел, у которых обнаружены три варианта локуса COI-COII (PQQ, PQQQ и Q) как по отдельности, так и в разных сочетаниях. Очевидно, что между локальными популяциями медоносной пчелы происходит непрерывный поток генов под воздействием как естественных, так и антропогенных факторов. Поэтому наличие широкой области перекрывания «объектов» (группы Q и PQQ, PQQQ) на рис. 2, II может отражать присутствие помесных форм.

Дифференциация изученных пчелиных семей по морфометрическим признакам. Степень дискриминации между отдельными пчелосемьями по экстерьерным признакам оказалась довольно высокой ($\lambda = 0{,}15$; $F = 30{,}60$; $p < 0{,}010$). Наибольшие значения квадрата дистанций Махаланобиса (MD^2) выявлены между семьей 9 (относительно «чистая» карпатская порода, вариант Q мтДНК) и всеми остальными.

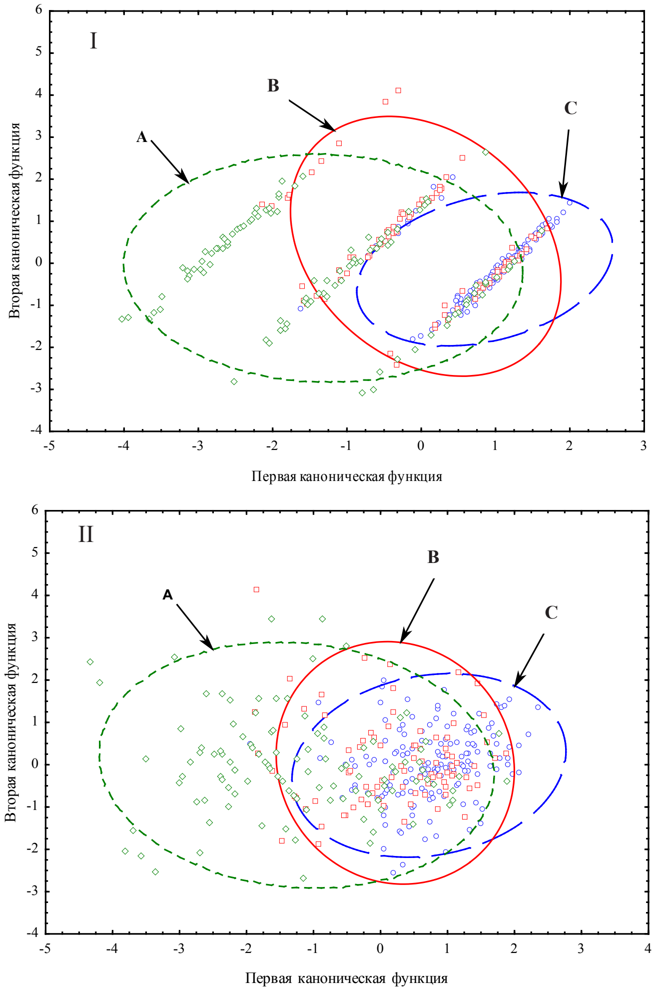


Рис. 2. Положение особей, сгруппированных на основе митохондриальных локусов, в пространстве двух дискриминантных канонических функций: 95% – доверительные эллипсоиды. I – в анализ включены кубитальный и гантельный индексы и дискоидальное смещение; II – в расчётах использованы только кубитальный и гантельный индексы. Локусы мтДНК: A – Q, B – PQQQ, C – PQQ.

Примечание. Относительное расположение особей на рис. 2, I (вдоль диагоналей) обусловлено тем, что дискоидальное смещение является категориальным признаком, включающим только 3 варианта значения и имеющим достаточно высокий частный коэффициент в канонической функции

[**Fig. 2.** Position of individuals grouped by mitochondrial loci in the space of two discriminant canonical roots (95% confidence ellipses). I - the cubital and hantel indexes and the discoidal shift are included into the analysis; II - only the cubital and hantel indexes were used for the analysis. The loci of the mtDNA: A - Q, B - PQQQ, C - PQQ.

Note. Relative distribution of individuals at fig. 2-I (along diagonals) is caused by the fact that the discoidal shift is a categorical feature which includes only 3 variants of the value and has a high enough partial coefficient in the canonical function.

On the X axis - First canonical function; on the Y axis - Second canonical function]

При этом наиболее удаленной от семьи № 9 была семья № 8 среднерусской породы (вариант PQQ) из Енисейского района Красноярского края ($MD^2 = 40,71$), которой присвоено условное название «енисейская среднерусская».

Наиболее близкими (табл. 2) к семье карпатской породы оказались признанные гибридными семьи № 2 и № 11 (обладают вариантами PQQQ и Q соответственно), причем эти семьи выделяются по значениям MD^2 как взаимно близкие, но заметно отличающиеся от большинства других изученных семей, в особенности от семьи № 8. Значения MD^2 между остальными семьями в большинстве случаев на порядок меньше.

Анализ различий по признакам, взятым отдельно, показал в целом сходную картину (см. табл. 2). Семьи № 9, № 2, № 11 (и отчасти № 4) статистически значимо ($p<0,010$) отличаются от остальных и друг от друга по значениям обоих индексов (гораздо реже – только одного). Семья № 8 (енисейская среднерусская) резко отличается от всех остальных по значению гантельного индекса ($p<0,010$), тогда как величины кубитального индекса у особей этой пчелосемьи сходны с таковыми у некоторых других пчелосемей (за исключением № 9, № 2, № 11, № 4). По дискоидальному смещению резко дискриминируются от всех остальных семьи № 9, № 2, № 11, № 7 (при этом семьи № 2 и № 11 друг от друга не отличаются).

Использование теста Дункана (табл. 3) позволило подразделить семьи на основе кубитального индекса на семь групп, на основе гантельного индекса – на шесть групп и на основе дискоидального смещения – на пять групп**.** Во всех вариантах семья № 9 (относительно «чистая» карпатская; с. Семилужки) выделяется в отдельную группу, семьи № 2 (п. Курлек) и № 11 (п. Синий Утес), имеющие по результатам мтДНК-анализа различное происхождение по материнской линии (варианты PQQQ и Q соответственно), образуют или одну самостоятельную группу, или две, также обособленные от прочих. Семья № 4 (с. Могочино) входит в группу как минимум с одной другой семьей; семья № 8 (Красноярский край) образует самостоятельную группу только по гантельному индексу. Семья № 7 (Алтайский край, г. Змеиногорск) образует самостоятельную группу только по значению дискоидального смещения.

Примечательно, что семья № 10 (п. Курлек, Томский район), несмотря на то, что все ее особи обладают вариантом Q локуса COI-COII мтДНК, не показывает сходства с пчелосемьей южного происхождения № 9 (с. Семилужки) как по совокупности признаков, так и отдельно. Напротив, у этой семьи очень велико сходство со среднерусскими семьями.

Если бы проводился анализ только морфометрических признаков, то можно было бы сделать заключение, что семья № 10 имеет не гибридное происхождение, а является чисто среднерусской.

Установление породности пчелосемей и выявление межпородных гибридов по данным морфометрических показателей и результатам определения мтДНК. Вопрос о соответствии данных мтДНК анализа и результатов исследования экстерьерных признаков представляет большой интерес для решения таких задач, как установление породного состава медоносных пчел определенной территории и контроль породности пчел на пасеках разведенческого направления.

Генетические и морфометрические исследования, проведенные в комплексе, позволили выявить пчелосемьи № 5, № 6 и № 8 (вариант PQQ локуса COI-COII мтДНК), соответствующие по исследованным экстерьерным признакам стандарту *Apis m. mellifera.* Вместе с тем семьи, происходящие из географически удаленных друг от друга локальных популяций, имеют значимые различия по одному из морфометрических признаков – гантельному индексу. Возможно, семья № 8 (Енисейский район Красноярского края) является представителем особого экотипа среднерусской пчелы, сложившегося в условиях таежной зоны Сибири.

Комплексные исследования подтвердили принадлежность пчелосемьи № 9 к *Apis m. carnica* var. *ukrainica carpatica*), (вариант Q локуса COI-COII мтДНК). Это семья карпатской породы, полученная из пчелопитомника, поэтому она не находилась под «генетическим» влиянием других пчел на территории Томской области.

Прочие пчелосемьи имеют признаки метизации, выраженные в различной степени. Так, пчелосемьи № 1 (вариант PQQQ) и № 3 (вариант PQQ) из Томского и Зырянского районов Томской области имеют отклонения от стандарта только по одному признаку – дискоидальному смещению. Они находятся на пасеках, где пчеловоды используют различные доступные приемы для сохранения среднерусской пчелы, но эти хозяйства располагаются в окружении пасек с метизированными или «южными» пчелами. Пчелосемьи № 4 (вариант PQQ) и № 7 (вариант PQQQ), имеющие отклонения от стандарта породы также и по средним значениям кубитального индекса, находятся на крупных пасеках, где практикуется разведение пчел различного географического происхождения.

На пасеке в п. Курлек (Томский район Томской области) мероприятия по сохранению породности пчелосемей не проводятся, а на пасеке в п. Синий Утес (также Томский район) пчеловод, вероятнее всего, воспользовался некачественным племенным материалом. В этих случаях выборки, согласно генетическим исследованиям относящиеся к пчелосемьям разного происхождения (семья № 2, вариант PQQQ и семья № 11, вариант Q), оказались довольно близкими по трем исследованным морфометрическим показателям ($MD^2 < 1{,}0$). Две последние пчелосемьи, а также пчелосемья № 10 с пасеки п. Курлек демонстрируют значительный дисбаланс между морфометрическими показателями и данными мтДНК-анализа.

В результате сопоставления генетических и морфометрических показателей исследованные пчелосемьи были разделены на четыре группы: 1) карпатская порода (группа представлена одной пчелосемьей № 9); 2) среднерусская порода (семьи № 5, № 6, № 8); 3) помеси на основе «южных» пород

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Значения квадратов дистанций Махаланобиса (MD^2) между пчелосемьями (над диагональю) и результаты теста Тьюки по оценке различий между пчелосемьями по значениям кубитального (c), гантельного (h) индексов и дискоидального смещения (d) (под диагональю)

[Squared Mahalanobis distances (MD^2) between bee colonies (over the diagonal) and results of Tukey HSD test for estimation of differences between bee colonies by values of the cubital (c) and the hantel (h) indexes and the discoidal shift (d) (under the diagonal)]

Пчелосемья [Bee colony]	Пчелосемья [Bee colony]										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1		8,64		1,63			1,1		**29,74**		**11,76**
2	c h d		7,23	4,35	**10,58**	**10,44**	4,11	**14,88**	6,41	6,08	
3	– – –	c h d					1,01	1,79	**26,74**		**10,25**
4	c h –	– h d	c – –		1,64	2,11	1,38	4,32	**20,06**		6,03
5	– – –	c h d	– – –	– h –			2,43		**32,77**	1,26	**13,11**
6	– – –	c h d	– – –	c – –	– – –		2,82	2,05	**31,71**		**14,42**
7	– – d	c h d	– – d	– – d	– – d	c – d		3,67	**20,73**	1,38	6,5
8	– h –	c h d	– h –	c h –	– h –	– h –	c h –		**40,71**	3,27	**18,05**
9	c h d	c h d	c h d	c h d	c h d	c h d	c h d	c h d		**23,71**	5,54
10	– h –	c h d	– – –	– – –	– h –	– – –	– – d	– h –	c h d		9,13
11	c h d	c – –	c h d	c h d	c h d	c h d	c h d	c h d	– h d	c h d	

Примечание. Полужирным выделены значения $MD^2 > 10,0$; значения $MD^2 \le 1,0$, а также с $p \ge 0,050$ в таблице не приведены. Под диагональю буквами показаны статистически значимые ($p < 0,050$) различия между соответствующими семьями по c – кубитальному, h – гантельному индексу, d – по дискоидальному смещению; «– » – случаи, когда не зарегистрированы различия между семьями по показателям.

[*Note.* Values of $MD^2 > 10,0$ are printed in bold-faced type; values of $MD^2 \le 1,0$ and values having $p \ge 0,050$ are not shown in the table. Under the diagonal statically significant ($p < 0,050$) distinctions between the corresponding families are shown by letters: c - distinction by cubital index; h - by hantel index; d - by discoidal shift; by "–" marks the cases with no differences registered between the families according to coefficients].

Т а бл и ц а 3 [Table 3]

Результаты группировки пчелиных семей на основе теста Дункана
[Results of grouping bee families by Duncan test]

Пчело-семья [Bee colony]	Группа [Group]																	
	Кубитальный индекс [Cubital index]							Гантельный индекс [Hantel index]						Дискоидальное смещение [Discoidal shift]				
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5
1	****	****	****					****						****				
2					****						****					****		
3	****	****	****					****	****	****				****				
4				****					****					****				
5	****	****						****							****			
6			****						****	****				****	****			
7		****		****				****		****							****	
8	****		****									****			****			
9							****						****					****
10	****	****							****					****				
11						****					****					****		

(семьи № 10, № 11); 4) помеси на основе среднерусской породы (семьи № 1, № 2, № 3, № 4, № 7). Положение указанных групп пчелосемей в пространстве дискриминантных канонических функций подтверждает наличие двух обособленных групп, соответствующих карпатской и среднерусской породам; помесные формы разного происхождения объединяются в близкие друг к другу группы (рис. 3).

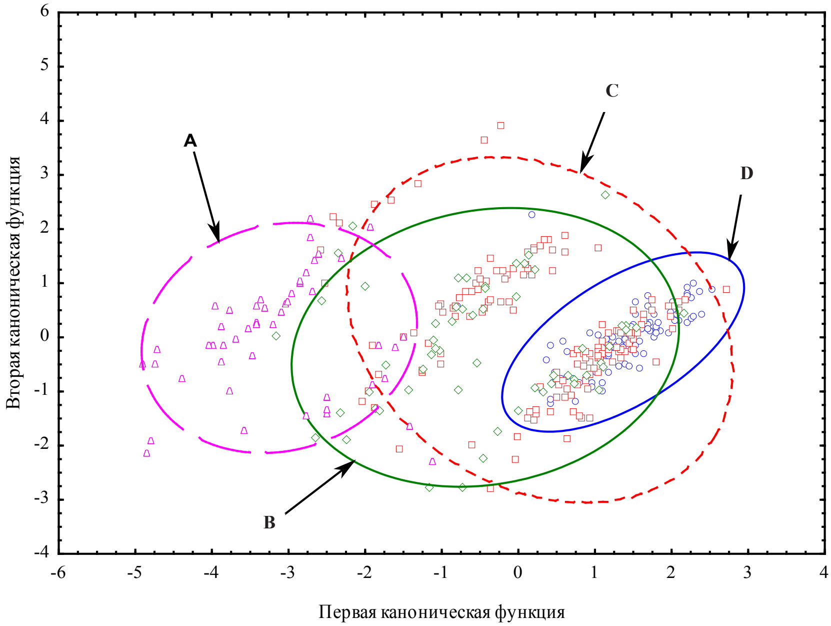


Рис. 3. Положение группировок пчелиных семей в пространстве двух дискриминантных канонических функций: 95% – доверительные эллипсоиды. В анализ включены кубитальный и гантельный индексы и дискоидальное смещение. Группы семей: А – карпатская, В – южная гибрид, С – среднерусская гибрид, D – среднерусская

[Fig. 3. Position of individuals of grouped bee families in the space of two discriminant canonical roots: 95 % confidence ellipses. The cubital and hantel indexes and the discoidal shift are included into the analysis. The groups of families: A - *Apism.carnica* var. *ukrainicacarpatica*), B - hybrid based on the southern race, C - hybrid based on the *Apis m. mellifera*, D - *Apis m. mellifera*. On the X axis - First canonical function; on the Y axis - Second canonical function]

Заключение

Присутствие на исследованной территории помесных форм повышает уровень гибридизации медоносных пчел и создает неблагоприятный фон для сохранения генофондов среднерусской и карпатской пород. Гибридные формы характеризуются несогласованностью между породоопределяющими морфометрическими показателями и данными мтДНК-анализа. В связи с этим при установлении породной принадлежности пчел необходимо учитывать не только особенности мтДНК, но и морфометрические параметры, такие как кубитальный и гантельный индексы, дискоидальное смещение.

Литература

1. *Кривцов Н.И., Зиновьева Н.А., Бородачев А.В., Лебедев В.И., Форнара М.С.* Дифференциация основных пород пчел с использованием микросателлитов // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П.П. Костычева. 2011, № 4 (12). С. 23–27.
2. *Гайдар В.А., Керек С.С., Кэйль Е.И., Мерцин И.И., Папп В.В.* Структура породы *Apis mellifera carnica* var. *ukrainica carpatica* и ее основные отличия от *Apis mellifera carnica* // Труды Международной научно-практической конференции «Внедрение инновационных технологий в пчеловодстве, сохранение генофонда пчел, использование меда и других природных продуктов для укрепления здоровья населения». Усть-Каменогорск, 2012. С. 104–110.
3. *Алпатов В.В.* Породы медоносной пчелы. М. : Изд-во Моск. общества испытателей природы, 1948. 183 с.
4. *Авдеев Н.В., Макарова Н.Е., Петухов А.В.* Выявление уровня «генетического загрязнения» по характеристикам жилкования крыла // Пчеловодство. 2009. № 7. С. 21–24.
5. *Кривцов Н.И.* Среднерусские пчелы. СПб. : Лениздат, 1995. 122 с.
6. *Cornuet J.M., Garnery L., Solignac M.* Putative origin and function of the intergenic region between COI and COII of *Apis mellifera* L. mitochondrial DNA // Genetics. 1991. Vol. 128, № 2. P. 393–403.
7. *Калашников А.Е., Масленников И.В., Колбина Л.М., Удина И.Г.* Генетическая дифференциация популяций медоносных пчел (*Apis mellifera* L.) и распространение РНК-содержащих вирусов на фоне эпизоотии клеща *Varroa destructor* на территории Удмуртии // Сельскохозяйственная биология. 2013, № 4. С. 88–92.
8. *Зиновьева Н.А., Кривцов Н.И., Форнара М.С., Бородачев А.В., Бородачев В.А.* Микросателлиты как инструмент для оценки динамики аллелофонда при создании приокского типа среднерусской породы медоносной пчелы *Apis mellifera* L. // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 6. С. 75–79.
9. *Никоноров Ю.М., Беньковская Г.В., Поскряков А.В., Николенко А.Г., Вахитов В.А.* Использование метода ПЦР для контроля чистопородности пчелосемей *Apis mellifera mellifera* L. в условиях южного Урала // Генетика. 1998. Т. 34, № 11. С. 1574–1577.
10. *Николенко А.Г., Постряков А.В.* Полиморфизм локуса COI-COII митохондриальной ДНК медоносной пчелы *Apis mellifera* L. на южном Урале // Генетика. 2002. Т. 38, № 4. С. 458–462.
11. *Ильясов Р.А., Петухов А.В., Поскряков А.В., Николенко А.Г.* Локальные популяции *Apis mellifera mellifera* L. на Урале // Генетика. 2007. Т. 43, № 6. С. 855–858.
12. *Rortais A., Arnold G., Alburaki M., Legout H., Garnery L.* Review of the DraI COI-COII test for the conservation of the black honey bee (*Apis mellifera mellifera*) // Conservation Genetics Resources. 2011. Vol. 3. PP. 383–391.
13. *Garnery L., Solignac M., Celebrano G., Cornuet J.M.* A simple test using restricted pcr-amplified mitochondrial-DNA to study the genetic structure of *Apis mellifera* L. // Experientia. 1993. Vol. 49, № 11. PP. 1016–1021.

14. *Garnery L., Mosshine E.H., Oldroyd B.P., Cornuet J.M.* Mitochondrial DNA variation in Moroccan and Spanish honeybee populations // Molecular Ecology. 1995. Vol. 4. P. 465–472.
15. *Sheppard W.S., Rinderer T.E., Garnery L., Shimanuki H.* Analysis of Africanized honeybee mitochondrial DNA reveals further diversity of origin // Genetics and Molecular Biology. 1999. Vol. 22, № 1. PP. 73–75.
16. W*hitfield C.W., Behura S.K., Berlocher S.H., Clark A.G., Johnston J.S., Sheppard W.S., Smith D.R., Suarez A.V., Weaver D., Tsutsui N.D.* Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honeybee *Apis mellifera* // Science. 2006. Vol. 314, № 5799. PP. 642–645.
17. *Han F., Wallberg A., Webster M.T.* From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate? // Ecology and evolution. 2012. Vol. 2, № 8. P. 1949–1957.
18. *Garnery L., Cornuet J.M., Solignac M.* Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis // Molecular Ecology. 1992. № 1. P. 145–154.
19. *Frank P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.M.* Molecular confirmation of a fourth lineage in honey bees from the Near East // Apidologie. 2000. № 31. P. 167–180.
20. *Meixner M.D., Pinto M.A., Bouga M., Kryger P., Ivanova E., Fuchs S.* Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera* // COLOSS BEEBOOK / Eds. V. Dietemann, J.D. Ellis, P. Neumann. Vol. I : Standard methods for *Apis mellifera* research // Journal of Apicultural Research. 2013. Vol. 52, № 4. P. 1–27.
21. *Островерхова Н.В., Конусова О.Л., Кучер А.Н., Киреева Т.Н., Воротов А.А., Белых Е.А.* Популяционно-генетическая структура медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) в районе д. Леботер Чаинского района Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 161–172.
22. *Островерхова Н.В., Конусова О.Л., Кучер А.Н., Киреева Т.Н., Воротов А.А., Белых Е.А.* Генетическое разнообразие локуса COI-COII мтДНК медоносной пчелы *Apis mellifera* L. в Томской области // Генетика. 2015. № 1. С. 89–100.
23. *Бородачев А.В., Бурмистров А.Н., Касьянов А.И., Кривцова Л.С., Кривцов Н.И., Лебедев В.И., Мартынов А.Г., Соловьева Л.Ф., Харитонов Н.Н.* Методы проведения научно-исследовательских работ в пчеловодстве. Рыбное : НИИП, 2002. 154 с.
24. *Конусова О.Л., Погорелов Ю.Л., Островерхова Н.В., Россейкина С.А., Нечипуренко А.О., Воротов А.А., Климова Е.А., Прокопьев А.С.* Биологическая и хозяйственная оценка семей медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) в некоторых районах Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 1 (9). С. 29–41.
25. *Кривцов Н.И.* Порода для северных областей России // Пути развития пчеловодства в России через успешный опыт регионов России, стран СНГ и дальнего зарубежья: Материалы Международной научно-практической конференции. Ярославль, 2011. С. 30–32.
26. *Полищук В.П., Пилипенко В.П.* Пчеловодство. Справочное пособие. Киев : Выща школа, 1990. 312 с.
27. *Cauia E., Usurelu D., Magdalena L.M., Cimponeriu D., Apostol P., Siceanu A., Holban A.* Preliminary researches regarding the genetic and morphometric characterization of honeybee (*A. mellifera* L.) from Romania // Zootehnie şi Biotehnologii. 2008. Vol. 41, № 2. P. 2783–2786.

Поступила в редакцию 16.02.2016 г.; повторно 15.03. 2016 г.; принята 21.03.2106 г.

Авторский коллектив:
Конусова Ольга Леонидовна – ст. преподаватель кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: olga.konusova@mail.ru
Островерхова Надежда Васильевна – канд. биол. наук, доцент; доцент кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: nvostrov@mail.ru

Кучер Аксана Николаевна – д-р биол. наук, профессор; профессор кафедры цитологии и генетики Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: aksana.kucher@medgenetics.ru
Курбатский Дмитрий Владимирович – ст. преподаватель кафедры ихтиологии и гидробиологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: diman@bio.tsu.ru
Киреева Татьяна Николаевна – аспирант кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: emilia30@mail.ru

Konusova OL, Ostroverkhova NV, Kucher AN, Kurbatskij DV, Kireeva TN. Morphometric variability of honeybees *Apis mellifera* L., differing in variants of the COI-COII mtDNA locus. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):62-81. doi: 10.17223/19988591/33/5 In Russian, English summary

Olga L. Konusova, Nagezda V. Ostroverkhova,
Aksana N. Kucher, Dmitrij V. Kurbatskij, Tatyana N. Kireeva

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Morphometric variability of honeybees *Apis mellifera* L., differing in variants of the COI-COIImtDNA locus

On the territory of Russia three breeds of honeybees are recommended for breeding: *Apis mellifera mellifera* L.; *Apis mellifera carnica* var. *ukrainica carpatica*, which is a derivative of *Apis mellifera carnica* Pollm.; *Apis mellifera caucasica* Gorb. The aim of this work was to examine the consistency of the variability of breed determining morphometric parameters (cubital and hantel indices, discoidal shift) and mtDNA locus variants in honeybees under mass hybridization.

We examined eleven bee colonies from apiaries of Siberia including Tomsk oblast, Krasnoyarsk kray and Altai kray. We studied the results of the analysis of the outward morphological characteristics of honeybees *Apis mellifera* L. (the cubital index, the hantel index and the discoidal shift) received from bee colonies which are differing in the variants of the COI-COII mtDNA locus. The bees from 8 colonies are descendants in the maternal line from the black honeybee *Apis mellifera mellifera* L. (variants PQQ or PQQQ of the COI-COII mtDNA locus); the bees from 3 colonies – from southern races (*Apis mellifera carnica* var. *ukrainica carpatica* and *Apis mellifera caucasica* Gorb, variant Q of the COI-COII mtDNA locus). We estimated the differences in the range of exterior features between groups of individuals with different variants of the COI-COIImtDNA locus and between bee colonies using non-parametric discriminant analysis (NDA). The presence of differences between bee colonies on separate territories was revealed using the post-hoc Tukey test for multiple comparisons (Tukey HSD test); additionally, Duncan test ($\alpha = 0{,}050$) was used. Basing on the comparison of the results of the molecular genetics and the morphometric studies, we divided bee colonies into several groups. The differences between them were investigated using non-parametric discriminant analysis (NDA).

We discovered that only for 4 of 11 colonies the full compliance with the criteria of the breed according to both morphometric and mtDNA analysis (3 *Apis mellifera mellifera* colonies and 1 family of *Apis mellifera carnica* var. *ukrainica carpatica*) was shown. The remaining 7 colonies are hybrid, and for 3 of them significant imbalance

between genetic and morphometric parameters was demonstrated. Under hybridization, for distinction of honeybee breeds it is necessary to consider not only the features of mtDNA, but also morphometric parameters, among which the discoidal shift seems to be the most important.

Funding: This work was supported by the Program "DI Mendeleev Science Foundation of TSU" (Project 8.1.66.2015) in 2015 and by RFBR grant 13-04-98116-r-sibir-a.

The article contains 3 Figures, 3 Tables, 27 References.

Keywords: honeybee; *Apis mellifera* L.; morphometry; mtDNA COI-COII locus.

References

1. Krivtsov NI, Zinovyeva NA, Borodachev AV, Lebedev VI, Fornara MS. Differentiation of the basic bees breeds with the help of microsatellites. *Herald of Ryazan State Agrotechnological University Named after P.A. Kostychev*. 2011;4(12):23-27. In Russian
2. Gaidar V, Kerek S, Keil E, Papp B, Mertsin I. Structure of race Apis mellifera carnica var. ukrainica carpatica and her basic differences from Apis mellifera carnic. In: *Vnedrenie innovatsionnykh tekhnologiy v pchelovodstve*: *Trudy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Introduction to innovative technologies in beekeeping. Proc. of the Int. Sci. and Prac. Conf. (Astana, Kazakhstan, 28-30 August, 2012)]. Astana: East-Kazakhstan Agricultural Research Institute Publ.; 2012. pp. 104-110. In Russian
3. Alpatov VV. Porody medonosnoy pchely [Honey bee breeds]. Moscow: Izdatel'stvo Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody Publ.; 1948. 183 p. In Russian
4. Avdeev NV, Makarova NE, Petukhov AV. Vyyavlenie urovnya «geneticheskogo zagryazneniya» po kharakteristikam zhilkovaniya kryla [Identifying the level of "genetic pollution" by wing venation characteristics]. *Pchelovodstvo – Beekeeping*. 2009;7:21-24. In Russian
5. Krivtsov NI. Srednerusskie pchely [Central Russia bees]. St. Petersburg: Lenizdat Publ.; 1995. 122 p. In Russian
6. Cornuet JM, Garnery L, Solignac M. Putative origin and function of the intergenic region between COI and COII of *Apis mellifera* L. mitochondria DNA. *Genetics*. 1991;128(2):393-403.
7. Kalashnikov AE, Maslennikov IV, Kolbina LM, Udina IG. Genetic differentiation of populations of honey bee (*Apis mellifera* L.) and distribution of RNA-containing viruses at the background of epizootia of *Varroa destructor* on the territory of Udmurtia. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya – Agricultural Biology*. 2013;4:88-92. doi: 10.15389/agrobiology.2013.4.88eng
8. Zinov'eva NA, Krivtsov NI, Fornara MS, Borodachev AV, Borodachev VA. Microsatellites as a tool for evaluation of allele pool dynamics when creation of prioksky type of Middle Russian Honey Bee. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya – Agricultural Biology*. 2011;6:75-79. In Russian, English summary
9. NikonorovYuM, Ben'kovskaya GV, Poskryakov AV, Nikolenko AG, Vakhitov VA. The use of the PCR technique for control of the pure-breeding of honeybee (*Apis mettifera mellifera* L.) colonies from the Southern Urals. *Russian Journal of Genetics*. 1998;34(11):1344-1347.
10. Nikolenko AG, Poskryakov AV. Polymorphism of locus COI-COII of mitochondrial DNA in the honeybee *Apis mellifera* L. from southern Ural region. *Russian Journal of Genetics*. 2002;38(4):364-368.
11. Il'yasov RA, Petukhov AV, Poskryakov AV, Nikolenko AG. Local honeybee (*Apis mellifera mellifera* L.) populations in the Urals. *Russian Journal of Genetics*. 2007; 43(6):709-711. doi: 10.1134/S1022795407060166

12. Rortais A, Arnold G, Alburaki M, Legout H, Garnery L. Review of the DraI COI-COII test for the conservation of the black honey bee (*Apis mellifera mellifera*). *Conservation Genetics Resources*. 2011;3(2):383-391. doi: 10.1007/s12686-010-9351-x
13. Garnery L, Solignac M, Celebrano G, Cornuet JM. A simple test using restricted pcr-amplified mitochondrial-DNA to study the genetic structure of *Apismellifera* L. *Experientia*. 1993;49(11):1016-1021. doi: 10.1007/BF02125651
14. Garnery L, Mosshine EH, Oldroyd BP, Cornuet JM. Mitochondrial DNA variation in Moroccan and Spanish honeybee populations. *Molecular Ecology*. 1995;4:465-472. doi: 10.1111/j.1365-294X.1995.tb00240.x
15. Sheppard WS, Rinderer TE, Garnery L, Shimanuki H. Analysis of Africanized honeybee mitochondrial DNA reveals further diversity of origin. *Genetics and Molecular Biology*. 1999;22(1):73-75. http://dx.doi.org/10.1590/S1415-47571999000100015
16. Whitfield CW, Behura SK, Berlocher SH, Clark AG, Johnston JS, Sheppard WS, Smith DR, Suarez AV, Weaver D, Tsutsui ND. Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honeybee *Apis mellifera*. *Science*. 2006;314(5799):642-645. doi: http://dx.doi.org/10.1126/science.1132772
17. Han F, Wallberg A, Webster MT. From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate? *Ecology and evolution*. 2012;2(8):1949-1957. doi: 10.1002/ece3.312
18. Garnery L, Cornuet JM, Solignac M. Evolutionary history of the honey bee *Apis mellifera* inferred from mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology*. 1992;1(3):145-154. doi: 10.1111/j.1365-294X.1992.tb00170.x
19. Frank P, Garnery L, Solignac M, Cornuet JM. Molecular confirmation of a fourth lineage in honey bees from the Near East. *Apidologie*. 2000;31(2):167-180. doi: http://dx.doi.org/10.1051/apido:2000114
20. Meixner MD, Pinto MA, Bouga M, Kryger P, Ivanova E, Fuchs S. Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. In: *The COLOSS BEEBOOK*, Volume I: standard methods for *Apis mellifera* research. Dietemann V, Ellis JD, Neumann P, editors. *Journal of Apicultural Research*. 2013;52(4):1-27. doi: 10.3896/IBRA.1.52.4.05
21. Ostroverkhova NV, Konusova OL, Kucher AN, PogorelovYuL, Belich EA, Vorotov AA. Population genetic structure of honey bee (*Apis mellifera* L.) in the village of Leboter in Chainskiy district of Tomsk region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):161-172. In Russian, English Summary
22. Ostroverkhova NV, Konusova OL, Kucher AN, Kireeva TN, Vorotov AA, Belich EA. Genetic Diversity of the Locus COI-COII of Mitochondrial DNA in Honeybee Populations (*Apis mellifera* L.) from the Tomsk Region. *Russian Journal of Genetics*. 2015;51(1):80-90. doi: 10.1134/s102279541501010x
23. Borodachev AV, Burmistrov AN, Kas'yanov AI, Krivtsova LS, Krivtsov NI, Lebedev VI, Martynov AG, Solov'eva LF, Kharitonov NN. Metody provedeniya nauchno-issledovatel'skikh rabot v pchelovodstve [Methods of conducting research work in beekeeping]. Rybnoe: NIIP Publ.; 2002. 154 p. In Russian
24. Konusova OL, PogorelovYuL, Ostroverkhova NV, Rosseykina SA, Nechipurenko AO, Vorotov AA, Klimova EA, Prokop'ev AS. Colonies Biological and business assessment of Honey Bee (*Apis mellifera* L.) in some areas of the Tomsk Region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;1(9):29-41. In Russian, English Summary
25. Krivtsov NI. Poroda dlya severnykh oblastey Rossii [A breed for the northern regions of Russia]. In: *Puti razvitiya pchelovodstva v Rossii cherez uspeshnyy opyt regionov Rossii, stran SNG i dal'nego zarubezh'ya*. Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Ways of developing beekeeping in Russia using successful experience of

Russian regions, CIS states and far-abroad countries. Proc. of the Int. Sci. Conf. (Yaroslavl', Russia, 6-11 October, 2011)]. Yaroslavl': Yaroslavl' Publ.; 2011. pp. 30-32. In Russian

26. Polishchuk VP, Pilipenko VP. Pchelovodstvo. Spravochnoe posobie [Beekeeping. Reference guide]. Kiev: Vyshcha shkola Publ.; 1990. 312 p. In Russian
27. Cauia E, Usurelu D, Magdalena LM, Cimponeriu D, Apostol P, Siceanu A, Holban A. Preliminary researches regarding the genetic and morphometric characterization of honeybee (*A. mellifera* L.) from Romania. *Zootehnie şi Biotehnologii*. 2008;41(2):2783-2786.

Received 16 February, 2016;
Revised 15 March, 2016;
Accepted 21 March 2016

Author info:

Konusova Olga L, Senior Lecturer, Department of Invertebrate Zoology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: olga.konusova@mail.ru

Ostroverkhova Nagezda V, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Department of Invertebrate Zoology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: nvostrov@mail.ru

Kucher Aksana N, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Cytology and Genetics, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: aksana.kucher@medgenetics.ru

Kurbatskij Dmitrij V, Senior Lecturer, Department of Ichthyology and Hydrobiology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: diman@bio.tsu.ru

Kireeva Tatyana N, Postgraduate Student, Department of Invertebrate Zoology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: emilia30@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 82–101

УДК 595.44
doi: 10.17223/19988591/33/6

Е.А. Кузьмин[1], Г.Н. Азаркина[2]

[1]Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова, г. Ульяновск, Россия
[2]Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Пауки-скакунчики (Aranei: Salticidae) Ульяновской области

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14–04–31178 (ЕАК) и Российской федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2013–2020 гг. (№ VI.51.1.7) (ГНА).

Приведён аннотированный список видов пауков-скакунчиков Ульяновской области, включающий 44 вида из 22 родов. Пять видов, Evarcha laetabunda (C.L. Koch, 1846), Neon rayi (Simon, 1875), Pellenes epularis (O. Pickard-Cambridge, 1872), P. tripunctatus (Walckenaer, 1802) и Talavera aperta (Miller, 1971), впервые отмечены для Ульяновской области. Четыре вида, Heliophanus aeneus (Hahn, 1832), H. melinus L. Koch, 1867, Sitticus rupicola (C.L. Koch, 1837) и Talavera monticola (Kulczyński, 1884), ранее отмечавшиеся для области, исключены из списка как сомнительные. Оценена степень изученности аранеофауны Ульяновской области в сравнении с прилегающими территориями.

Ключевые слова: *пауки-скакунчики; Salticidae; Araneae; фауна.*

Введение

Пауки-скакунчики (Salticidae) в нашей стране, особенно в азиатской части [1], относительно хорошо изучены. Впервые находка паука-скакунчика *Evarcha falcata* (Clerck, 1757) из Ульяновской области приводится в работе Д.Е. Харитонова [2] со ссылкой на работу Сычевской, которая так и не была опубликована. Два других вида пауков-скакунчиков, *E. arcuata* (Clerck, 1757) и *E. laetabunda* (C. L. Koch, 1846), приведённые для Ульяновской области, на самом деле отмечены для Нижегородской области (Курмыш, Шумерлинское лесничество) и Республики Чувашия (Алатырь). В «Каталоге пауков Среднего Поволжья» Ю.П. Краснобаев и В.А. Матвеев [3] также приводят только эту находку. С 1999 г. наблюдается повышение активности в изучении аранеофауны области. Так, Ю.П. Краснобаев [4] отмечает для области уже 12 видов пауков-скакунчиков, а Ю.Г. Алексеенко [5] увеличивает количество видов до 28. В последующие 10 лет наблюдается некоторое затишье – опубликованы всего 2 работы [6, 7], в которых приведены 3 вида, 2 из которых новые для области. Также вышел сводный каталог по паукам Среднего Поволжья [8], в который включены все находки за предыдущие годы и приведён один новый для области вид. Начиная с 2010 г. опубликован ряд фаунистических работ, посвящённых паукам Ульяновской области [9–15]. К началу наших исследований количество пауков сем. Salticidae Ульяновской области насчитывало 43 вида, из них находки 4 видов сомнительны (см. ниже).

Цель нашей работы – инвентаризация семейства пауков-скакунчиков Ульяновской области. В ходе исследования необходимо составить аннотированный список пауков-скакунчиков Ульяновской области (включая неопубликованные материалы); отметить все известные точки сборов на карте области; оценить степень изученности фауны пауков семейства Salticidae относительно прилегающих территорий.

Материалы и методики исследования

Материал собран с 2011 по 2014 г. с середины мая до середины августа с помощью почвенных ловушек, кошением, ручным сбором, а также с помощью сифтера и эксгаустера и фиксировался в 95%-ном этиловом спирте. Всего обработано 415 половозрелых экземпляров обоих полов. Рисунки сделаны при помощи сеточки, помещённой в окуляр «МБС-10». Фотографии выполнены с использованием фотокамеры «Canon EOS 550D», смонтированной на «Zeiss Stemi 2000». Материал, отмеченный подчёркиванием, хранится в коллекции ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск). Остальной материал хранится в личной коллекции первого автора. Точки сборов в аннотированном списке видов, приведённые курсивом, даны по литературным данным. Виды, обозначенные одной звёздочкой (*), – новые для Ульяновской области. Все точки сборов, включая литературные данные, приведены на рис. 1. Распространение, за исключением *Pellenes nigrociliatus*, дано по каталогу [1]. Данные по местообитанию, приведённые без ссылки на источник, являются оригинальными.

Результаты исследования

В ходе изучения пауков сем. Salticidae на территории Ульяновской области выявлено 5 новых видов и 1 новый для области род. Кроме того, 4 ранее отмеченных для области вида исключены из списка как сомнительные. Приводится аннотированный список 44 видов пауков-скакунчиков Ульяновской области.

Aelurillus v-insignitus (Clerck, 1757)

A. v-insignitus: [5]: 170 (*26*).

Материал. <u>1♀ – 19</u>; <u>1♂ – 20</u>; <u>1♀ – 24</u>.

Местообитание. Опушки боровых сосняков [5]; склоны холмов с меловой мелкообломочной породой.

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

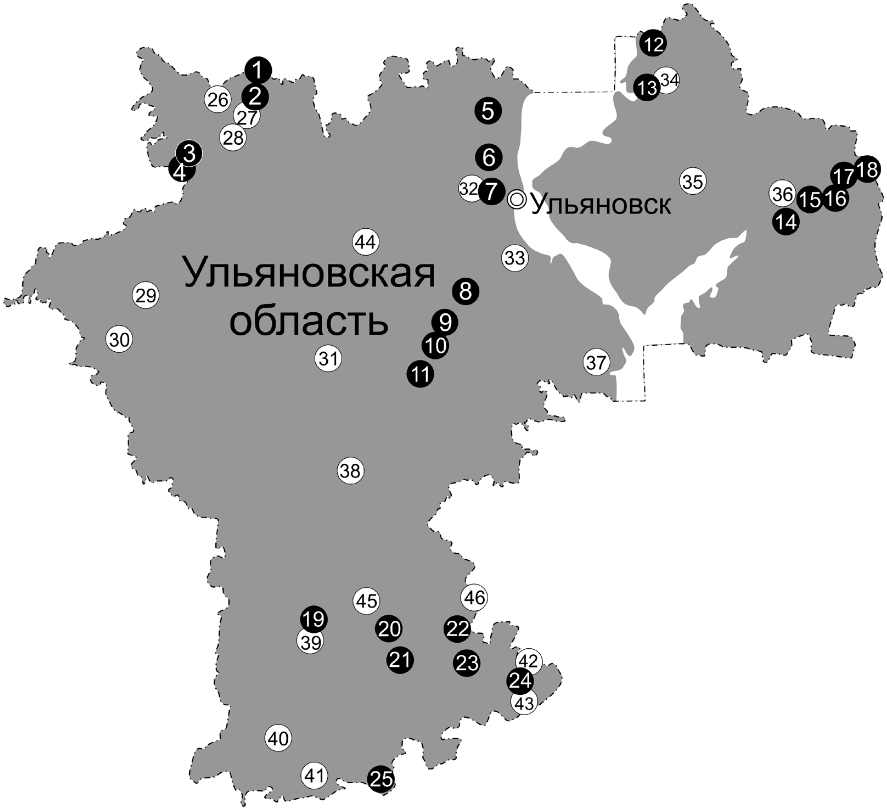


Рис. 1. Карта находок видов пауков-скакунчиков в Ульяновской области.
Черные метки – местообитания, обнаруженные авторами,
белые метки – данные из литературных источников
[**Fig. 1** Map of Salticidae species encounters in Ulyanovsk oblast.
Black marks indicate habitats found by the authors, white marks mean literature data]

Список локалитетов с новыми сборами (материал собран первым автором, а также студентами УлГПУ на полевых практиках)
[List of localities with new encounters (the material was collected by the first author)]:
Ульяновская область [Ulyanovsk oblast]. *Сурский район* [Surskyi district]: **1** – 7 км СЗ с. Большой Кувай, 54°41' СШ, 47°03' ВД, 23.08.2012; **2** – 5,5 км ЮЗ с. Большой Кувай, 54°36' СШ, 47°02' ВД, 137 м, 17–20.05.2011, 24–26.07.2011; **3** – пос. Центральная Усадьба с/з «Сурский», 54°25' СШ, 46°42' ВД, 15–20.07.2011; **4** – окр. с. Кирзять, 54°24' СШ, 46°41' ВД, 07.08.2010. *Цильнинский район* [Tsil'ninskiy district]: **5** – 0,5 км С с. Арбузовка, 54°34' СШ, 48°13' ВД, 30–31.05.2014. *Ульяновский район* [Ulyanovsk district]: **6** – 0,5 км З с. Ишеевка, 54°25' СШ, 48°14' ВД, 29–30.05.2014. *Майнский район* [Maynskiy district]: **7** – с. Карлинское, 54°20' СШ, 48°15' ВД, 9.05.2013. *Тереньгульский район* [Teren'gul'skiy district]*:* **8** – 3,5 км Ю с. Елшанка, 54°02' СШ, 48°06' ВД, 26–27.05.2014. *Кузоватовский район* [Kuzovatovskiy district]: **9 –** 1 км ЮЗ с. Екатериновка, 53°57' СШ, 47°59' ВД, 25–26.05.2014; **10** – окр. с. Спешневка, 53°52' СШ, 47°57' ВД, 24–25.05.2014; **11 –** 0,8 км СЗ и 1 км С с. Хвостиха, 53°48' СШ, 47°53' ВД, 23–24.05.2014. *Старомайнский район* [Syrskyi district]: **12** – 3 км В с. Берёзовка, берег Берёзовского залива, 54°47' СШ, 49°05' ВД, 18.06.2010; **13 –** 6 км СВ с. Старая Майна, биостанция УлГПУ им. И.Н. Ульянова, 54°37' СШ, 49°02' ВД, 7–15.06.2013. *Мелекесский район* [Melekesskiy district]: **14 –** 1,5 км В г. Димитровград, 54°14' СШ, 49°43' ВД, 31.05–1.06.2013. *Новомалыклинский район* [Novomalyklinskiy district]: **15 –** 5 км З с. Старая Бесовка, 54°17' СШ,

49°52' ВД, 30–31.05.2013; **16** – 2 км СВ с. Старая Бесовка, 54°18' СШ, 49°59' ВД, 19.06.2011; **17** – 1,5 км С с. Ивановка, устье р. Малый Черемшан, 54°20' СШ, 50°01' ВД, 28–30.05.2013; **18** – 3 км СЗ п. Новочеремшанск, 54°22' СШ, 50°07' ВД, 28.05.2013. *Николаевский район* [Nikolaevskiy district]: **19** – окр. с. Калиновка, 53°05' СШ, 47°22' ВД, 145–215 м, 12–18.05.2012, 23.05.2012. *Новоспасский район* [Novospasskiy district]: **20** – 5,5 км С с. Суруловка, 53°03' СШ, 47°43' ВД, 245–302 м, 12–18.05.2012; **22** – окр. с. Васильевка, 53°03' СШ, 48°04' ВД, 143 м, 13.05.2012. *Радищевский район* [Radishchevskiy district]: **21** – 0,5 км С с. Соловчиха, 52°57' СШ, 47°47' ВД, 207 м, 11–18.05.2012; **23** – окр. с. Средниково, гора Малая Атмала, 52°57' СШ, 48°06' ВД, 270 м, 12.05.2012; **24** – 4 км ЮВ ст. Рябина, 52°53' СШ, 48°22' ВД, 165–250 м, 11–18.05.2012. *Старокулаткинский район* [Starokulatkinskiy district]: **25** – окр. с. Усть-Кулатка, гора Золотая, 52°36' СШ, 47°41' ВД, 200 м, 20.05.2012.

Список локалитетов по литературным данным (за исключением точек, совпадающих с новыми сборами)

[List of localities according to literature data (except for sites coinciding with new encounters)]:

Ульяновская область [Ulyanovsk oblast]. *Сурский район* [Surskyi district]: **26** – окр. с. Барышская Слобода, ~ 54°35' СШ, 46°47' ВД [5]; **27** – 10 км ЮЗ с. Большой Кувай, ~ 54°33' СШ, 46°58' ВД [5]; **28** – окр. с. Лава, ~ 54°28' СШ, 46°53' ВД [5]. *Инзенский район* [Inzenskiy district]: **29** – окр. с. Юлово, 120 км З Ульяновска, ~ 53°58' СШ, 46°29' ВД [5]; **30** – Инза, ~ 53°51' СШ, 46°21' ВД [2]. *Барышский район* [Baryshskiy district]: **31** – оз. Кряж (Крячёк), ~ 53°47' СШ, 47°24' ВД [5]. *Ульяновский район* [Ulyanovsk district]: **32** – с. Арское, ~ 54°17' СШ, 48°09' ВД [11]; **33** – окр. ст. Ломы, 40 км Ю Ульяновска, ~ 54°05' СШ, 48°20' ВД [4]. *Старомайнский район* [Staromaynskiy district]: **34** – 10 км В с. Старая Майна, ~ 54°36' СШ, 49°04' ВД [5]. *Чердаклинский район* [Cherdaklinskiy district]: **35** – окр. с. Старое Ерёмкино, ~ 54°19' СШ, 49°16' ВД [5]. *Мелекесский район* [Melekesskiy district]: **36** – окр. п. Курлан, ~ 54°16' СШ, 49°43' ВД [7]. *Вешкаймский район* [Veshkaymskiy district]: **37** – окр. с. Бекетовка, ~ 53°45' СШ, 48°44' ВД [5]. *Кузоватовский район* [Kuzovatovskiy district]: **38** – оз. Чекалинское, ~ 53°28' СШ, 47°32' ВД [5]. *Николаевский район* [Nikolaevskiy district]: **39** – окр. с. Куроедово (Акуловская степь) ~ 53°03' СШ, 47°22' ВД [5]. *Павловский район* [Pavlovskiy district]: **40** – окр. с. Евлейка, 180 км ЮЗ Ульяновска, ~ 52°44' СШ, 47°13' ВД [4]; **41** – окр. п. Шиковка, 200 км ЮЗ Ульяновска, ~ 52°36' СШ, 47°23' ВД [4]. *Радищевский район* [Radishchevskiy district]: **42** – 6 км С с. Вязовка, ~ 52°54' СШ, 48°22' ВД [5]; **43** – 4–6 км Ю с. Вязовка, ~ 52°48' СШ, 48°21' ВД [5]. *Майнский район* [Maynskiy district]: **44** – Аксаково, ~ 54°10' СШ, 47°30' ВД [8]. *Новоспасский район* [Novospasskiy district]: **45** – 2 км СЗ с. Садовое, ~ 53°08' СШ, 47°37' ВД [15]; **46** – 1 км В с. Марьевка, ~ 53°08' СШ, 48°09' ВД [15].

Asianellus festivus (C.L. Koch, 1834)

A. festivus: [5]: 171 (*21, 39, 42, 43*); [6]: 246 (*43*); [11]: 105 (*32*).

Материал. <u>2♂♂, 1♀ – 21</u>; <u>3♂♂ – 23</u>; <u>4♂♂, 1♀ – 24</u>.

Местообитание. Каменистые склоны на засоленных и меловых степях [5]; склоны холмов с меловой обломочной осыпью.

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Ballus chalybeius (Walckenaer, 1802)

B. chalybeius: [4]: 85 (*29, 33*); [5]: 171 (*23, 31, 35, 38*).

B. depressus: [8]: 177 (*23*).

Материал. <u>1♂ – 2</u>; <u>1♂ – 24</u>.

Местообитание. Опушки в сосновом бору [5]; южные склоны глинисто-субпесчаного оврага с щебнистыми выходами с полынью и осокой.

Распространение. Евро-Центральноазиатский суббореальный.

Carrhotus xantogramma (Latreille, 1819)

C. xantogramma: [9]: 102 (*24*).

Материал. 1♂ – 13; 1♂ – 17.

Местообитание. Луга, травостой в смешанных лесах [1].

Распространение. Амфиевроазиатский суббореально-субтропический.

Chalcoscirtus brevicymbialis Wunderlich, 1980

C. infimus: [9]: 102 (*24*).

Материал. 4♂♂, 1♀ – 19; 4♂♂ – 20.

Местообитание. Юго-западный склон мелового холма.

Распространение. Евро-Сибирский суббореальный.

Chalcoscirtus nigritus (Thorell, 1875)

C. nigritus: [6]: 246 (*24*).

Eris nidicolens: [9]: 102 (*24*).

Материал. 1♂, 1♀ – 22; 1♂ – 24; 1♀ – 25.

Местообитание. Юго-западный склон с обломочной меловой породой и выходами чистого мела; каменистые и крупнообломочные осыпи; под камнями.

Распространение. Евро-Сибирский суббореальный.

Dendryphantes rudis (Sundevall, 1833)

D. rudis: [4]: 85 (*23*); [5]: 171 (*27, 39*); [8]: 178 (*25*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 1♂ – 1; 1♂ – 13; 1♀ – 14.

Местообитание. В кронах небольших сосен [5].

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Euophrys frontalis (Walckenaer, 1802)

E. frontalis: [4]: 85 (*23*).

Местообитание. На подстилке в смешанных и лиственных лесах, на скальных выходах, пойменных долинах, горных кустарниковых и разнотравных степях [1].

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Evarcha arcuata (Clerck, 1757)

E. arcuata: [4]: 85 (*23, 29, 33, 40*); [5]: 171 (*21, 22, 23, 26, 27, 28, 29, 31, 37, 39, 43*); [8]: 179 (*26*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 1♂ – 3; 1♀ – 6; 1♂, 2♀♀ – 10; 1♂, 2♀♀ – 11; 2♂♂, 1♀ – 12; 24♂♂, 24♀♀ – 13; 1♂, 1♀ – 14; 4♂♂, 5♀♀ – 15; 4♂♂, 3♀♀ – 16; 7♂♂, 3♀♀ – 17; 1♀ – 23; 1♂ – 25.

Местообитание. Склоны холма южной экспозиции с мелкообломочной осыпью; песчано-каменистые обрывистые склоны; под камнями.

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Evarcha falcata (Clerck, 1757)

E. falcata: [2]: 216 (*30*); [4]: 85 (*29, 40*); [5]: 171 (*2, 21, 22, 23, 26, 27, 28, 29, 31, 34, 35, 37, 38, 39, 42, 43*); [8]: 180 (*26, 27, 23, 44*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 3♂♂, 2♀♀ – 1; 6♂♂, 10♀♀ – 2; 2♀♀ – 8; 1♀ – 9; 1♂, 2♀♀ – 12; 48♂♂, 38♀♀ – 13; 4♂♂, 2♀♀ – 14; 2♂♂ – 17.

Местообитание. Суходольные луга, лесные поляны, каменистые степи, сосновые, сосново-лиственные и лиственные леса [5].

Распространение. Евро-Сибирский умеренный.

Evarcha laetabunda (C.L. Koch, 1846)*

Материал. 1♀ – 23.

Местообитание. Склон холма южной экспозиции с меловой мелкообломочной осыпью.

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Комментарии. Согласно каталогу Д.В. Логунова и Ю.М. Марусика [1], все находки *E. laetabunda* из Ульяновской области следует относить к *E. michailovi*. Однако нами найдена единственная самка, относящаяся к *E. laetabunda*. Возможности проверить ранее определённый как *E. laetabunda* материал не представляется возможным (материал недоступен для изучения), поэтому мы приводим нашу находку как впервые достоверно определённую для Ульяновской области (рис. 2, *3*).

Evarcha michailovi Logunov, 1992

E. laetabunda: [4]: 85 (*24*); [5]: 172 (*2, 22, 23, 28, 31, 37, 39*);

E. michailovi: [8]: 181 (*25*).

Материал. 1♀ – 8; 1♂ – 9; 1♀ – 16; 1♀ – 19; 1♂ – 20; 1♂ – 21; 1♂, 1♀ – 22; 3♂♂ – 24.

Местообитание. Опушки байрачных лесов [5]; каменистые осыпи со злаками и ковылем.

Распространение. Евро-Сибиро-Центральноазиатский суббореальный.

Комментарии. См. для *E. laetabunda*.

Heliophanus auratus C.L. Koch, 1835

H. auratus: [5]: 172 (*22, 35*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 2♀♀ – 5; 2♀♀ –11; 6♂♂, 4♀♀ – 13; 1♀ – 14; 9♀♀ – 15; 3♀♀ – 16; 6♂♂, 13♀♀ – 17; 2♂♂, 2♀♀ – 18.

Местообитание. Околоводные биотопы [5].

Распространение. Евро-Сибиро-Центральноазиатский умеренный.

Heliophanus camtschadalicus Kulczyński, 1885

H. dampfi: [5]: 172 (*22*).

H. camtschadalicus: [8]: 182 (*22*).

Местообитание. Пойменный луг [5].

Распространение. Евро-Сибирский бореальный.

Комментарии. Как ранее отмечено [16], *H. dampfi* Schenkel, 1923, по всей видимости, является младшим синонимом *H. camtschadalicus*. С. Алмквист

[17] приводит все находки *H. dampfi* из Европы как *H. camtschadalicus*, но формально вид так и не был синонимизирован.

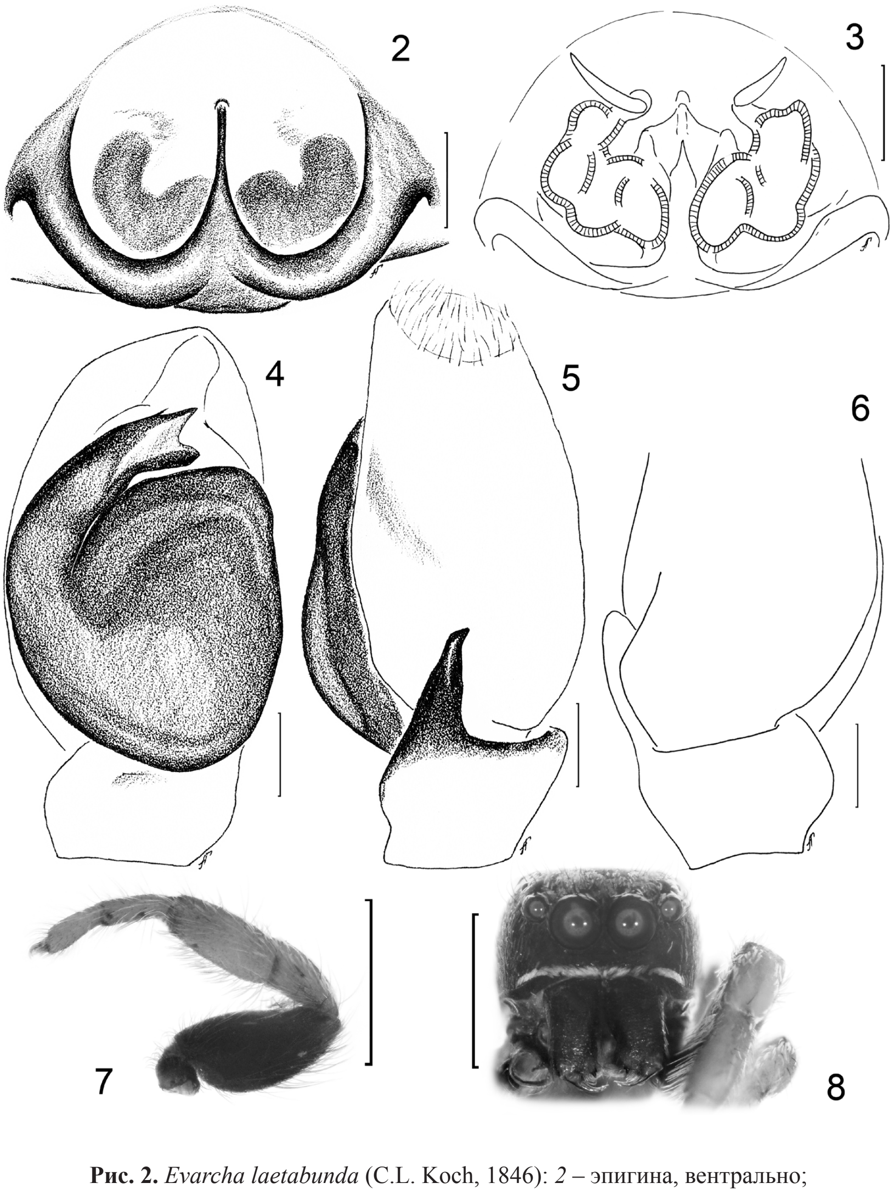


Рис. 2. *Evarcha laetabunda* (C.L. Koch, 1846): *2* – эпигина, вентрально; *3* – сперматека, дорсально. *Pellenes epularis* (O. Pickard-Cambridge, 1872): *4* – пальпа, вентрально; *5* – пальпа, ретролатерально; *6* – пальпа, дорсально; *7* – первая нога, пролатерально; *8* – «фейс» самца, фронтально. Шкала: 0,1 мм (2–6), 1 мм (7–8).
[**Fig. 2**. *Evarcha laetabunda* (C.L. Koch, 1846): *2* - epigyne, ventrally; *3* - spermatheca, dorsally. *Pellenes epularis* (O. Pickard-Cambridge, 1872): *4* - palp, ventrally; *5* - palp, retrolaterally; *6* - palp, dorsally; *7* - first leg, prolaterally; *8* - male "face", frontally. Scale: 0.1 mm (2-6), 1 mm (7-8)]

Heliophanus cupreus (Walckenaer, 1802)

H. cupreus: [4]: 85 (*23, 29, 40*); [5]: 172 (*23, 35, 43*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 1♀ – 2; 1♀ – 16.

Местообитание. В травостое засоленных степей, лесных опушек и окраин леса [5].

Распространение. Европейский умеренный.

Heliophanus dubius C.L. Koch, 1835

H. dubius: [4]: 85 (*24*).

Материал. 2♀♀ – 1; 1♀ – 16.

Местообитание. Осыпи, пойменные луга и разнотравные степи, смешанные и хвойные леса [1].

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Heliophanus flavipes (Hahn, 1832)

H. flavipes: [4]: 85 (*24*); [5]: 173 (*22, 23, 37, 39, 43*); [8]: 183 (*25*).

Материал. 1♀ – 5; 5♀♀ – 6; 1♀ – 8; 1♀ – 9; 2♂♂ – 10; 1♂, 1♀ – 16; 1♀ – 17; 4♀♀ – 22.

Местообитание. На низких кустарниках и молодых соснах [5]; каменистая осыпь со злаками и ковылем.

Распространение. Транспалеарктический умеренный.

Heliophanus lineiventris Simon, 1868

H. lineiventris: [5]: 173 (*21, 22, 38, 39, 43*); [8]: 183 (*25*).

Материал. 1♀ – 19; 1♀ – 22.

Местообитание. Луга и опушки леса [5]; песчаный склон западной экспозиции с редкой растительностью с преобладанием злаков и полыни.

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Комментарии. Эпигины обеих самок утеряны.

Heliophanus patagiatus Thorell, 1875

H. patagiatus: [4]: 85 (*24*).

Материал. 1♂ – 14; 1♀ – 16; 1♂ – 17; 1♂ – 18; 1♂ – 24.

Местообитание. Крутой склон северной экспозиции с меловыми обнажениями.

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Marpissa muscosa (Clerck, 1757)

M. muscosa: [4]: 85 (*23, 24, 40*); [5]: 173 (*21, 23, 26, 38, 42*).

Материал. 3♀♀ – 13.

Местообитание. В хвойном опаде в сосновом бору и под корой деревьев [5].

Распространение. Европейский умеренный.

Marpissa pomatia (Walckenaer, 1802)
M. pomatia: [4]: 85 (*23*); [5]: 173 (*23, 42*); [13]: 133 (*13*).
Материал. 1♂ – 17.
Местообитание. Под корой деревьев [5].
Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Marpissa radiata (Grube, 1859)
M. radiata: [5]: 173 (*31*); [13]: 133 (*13*).
Местообитание. Сплавина из листьев *Phragmites australis* на болоте [5].
Распространение. Евро-Сибирский умеренный.

Myrmachne formicaria (De Geer, 1778)
M. formicaria: [5]: 173 (*43*).
Местообитание. Открытые места байрачного (кленового) леса [5].
Распространение. Амфиевроазиатский суббореальный.

Neon rayi (Simon, 1875)*
Материал. 1♂, 3♀♀ – 23.
Местообитание. Опад хвойного леса на гребне холма южной экспозиции с меловой мелкообломочной осыпью.
Распространение. Евро-Сибирский суббореальный.

Neon reticulatus (Blackwall, 1853)
N. reticulatus: [12]: 115 (*27*).
Материал. 1♀ – 13.
Местообитание. Подстилка из мха и ягеля в хвойном лесу.
Распространение. Голарктический умеренный.

Pellenes epularis (O. Pickard-Cambridge, 1872)*
Материал. 1♂ – 24.
Местообитание. Крутой склон юго-западной экспозиции с крупно- и среднеобломочной меловой породой и выходами чистого мела.
Распространение. Евро-Центральноазиатский суббореальный.
Комментарии. Строение пальпы, «фейс» и первая нога приведены на рис. 2, *4–8*.

Pellenes nigrociliatus (Simon, 1875), *sensu* Logunov *et al*., 1999
P. nigrociliatus: [9]: 102 (*24*).
Материал. 1♀ – 19; 1♂ – 20; 4♂♂, 1♀ – 21; 1♂ – 23; 1♂ – 24; 1♀ – 25.
Местообитание. Склоны холма ЮЗ и ЮВ экспозиций с соснами; мелко- и среднеобломочная меловая осыпь; разнотравно-злаковый луг; песчано-каменистый обрывистый склон холма, под камнями.
Распространение. Южноевро-Центральноазиатский суббореальный [18].

Комментарии. Определение экземпляров до вида производилось по работе [18]. Эпигина самки из точки 25 утеряна.

Pellenes tripunctatus (Walckenaer, 1802)*

Материал. 1♂ – 24.

Местообитание. Крутой склон юго-западной экспозиции с крупно- и среднеобломочной меловой породой и выходами чистого мела.

Распространение. Евро-Сибирский умеренный.

Philaeus chrysops (Poda, 1761)

P. chrysops: [4]: 85 (*24*); [5]: 174 (*43*).

Материал. 1♂, 1♀ – 25.

Местообитание. Солончаковая степь [5]; каменистая осыпь со злаками и ковылем; песчано-каменистый обрывистый склон холма; под камнями.

Распространение. Транспалеарктический (??) суббореально-субтропический.

Phlegra fasciata (Hahn, 1826)

P. fasciata: [7]: 115; [11]: 105 (*32*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 1♂ – 13; 1♀ – 16; 1♀ – 23.

Местообитание. Гребень мелового холма западной экспозиции с мелко- и среднеобломочной осыпью; склон холма южной экспозиции с меловой мелкообломочной осыпью.

Распространение. Трансевроазиатский умеренно-субтропический.

Pseudeuophrys erratica (Walckenaer, 1826)

P. obsolete (lapsus!): [9]: 103 (*24*).

Материал. 2♀♀ – 13; 1♀ – 21.

Местообитание. Склон холма юго-западной экспозиции с мелко- и среднеобломочной меловой осыпью; гребень мелового холма западной экспозиции с мелко- и среднеобломочной осыпью.

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Pseudicius encarpatus (Walckenaer, 1802)

P. encarpatus: [5]: 174 (*42*); [13]: 133 (*13*).

Местообитание. В лесах на лиственном опаде и стволах деревьев [19].

Распространение. Европейский умеренный.

Salticus cingulatus (Panzer, 1797)

S. cingulatus: [5]: 174 (*37, 39*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 1♂, 7♀♀ – 13.

Местообитание. Под корой деревьев и под камнями [5].

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Sibianor aurocinctus (Ohlert, 1865)
Bianor aurocinctus: [5]: 171 (*5*).
Материал. 1♂ – 14; 1♂ – 17.
Местообитание. Тенистые места в саду [5].
Распространение. Евро-Сибирский суббореальный.

Sitticus distinguendus (Simon, 1868)
S. distinguendus: [5]: 174 (*37, 39*); [11]: 105 (*32*).
Материал. 1♀ – 19; 1♂, 1♀ и 1♀ – 25.
Местообитание. Песчаные и меловые степи по склонам [5]; северная экспозиция мелового склона холма с крупно- и среднеобломочной меловой осыпью; песчано-каменистый обрывистый склон холма, под камнями.
Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Sitticus dzieduszyckii (L. Koch, 1870)
S. dzieduszyckii: [5]: 174 (*26, 39, 42*).
Материал. 7♀♀ – 7; 1♀ – 19; 1♀ – 20; 1♀ – 25.
Местообитание. Песчаные почвы [5]; крутой обнаженный склон оврага южной экспозиции; песчано-каменистый обрывистый склон холма, под камнями; обнаженный меловой склон западной экспозиции.
Распространение. Евро-Сибирский суббореальный.
Комментарии. Эпигина самки из точки 20 утеряна.

Sitticus penicillatus (Simon, 1875)
S. penicillatus: [12]: 115 (*21*).
Материал. 6♂♂ – 19; 1♂, 1♀ – 21; 1♂ – 24.
Местообитание. Склон холма с мелкой и средней обломочной меловой осыпью; крутой склон юго-западной экспозиции с крупно- и среднеобломочной меловой породой и выходами чистого мела; обнаженный меловой склон западной экспозиции.
Распространение. Трансевроазиатский умеренно-субтропический.

Sitticus saltator (O. Pickard-Cambridge, 1868)
S. saltator: [5]: 174 (*34*); [11]: 105 (*32*).
Материал. 1♂ – 19; 4♂♂ – 20; 1♀ – 22; 2♂ – 24; 1♂, 2♀ – 25.
Местообитание. Травостой [5]; крутой склон юго-западной экспозиции с крупно- и среднеобломочной меловой породой и выходами чистого мела; каменистая осыпь со злаками и ковылем; крутой обнаженный меловой склон оврага южной экспозиции и территория вокруг нор сурка на меловых обнажениях; южная экспозиция песчаного склона холма с крупно- и среднеобломочной каменистой породой; злаково-ковыльная степь с полынью; обнаженный меловой склон западной экспозиции.
Распространение. Евро-Сибирский умеренный.
Комментарии. Эпигина самки из точки 22 утеряна.

Sitticus terebratus (Clerck, 1757)

S. terebratus: [5]: 174 (*37*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 6♂♂, 5♀♀ – 3; 4♂♂, 3♀♀ – 4; 1♂ – 22.

Местообитание. На коре в сосновой посадке [5]; на стволе и под корой погибшего дерева, хорошо освещаемого солнцем; освещаемая солнцем стена здания.

Распространение. Евро-Сибирский умеренный.

Sitticus zimmermanni (Simon, 1877)

S. zimmermanni: [5]: 175 (*23, 39*); [13]: 133 (*13*).

Материал. 1♂ – 13; 1♂ – 16.

Местообитание. Каменистые и песчаные степи [5].

Распространение. Евро-Сибирский суббореальный.

Synageles hilarulus (C.L. Koch, 1846)

S. hilarulus: [15]: 125 (*45, 46*).

Местообитание. Злаково-разнотравный луг, луговая степь [15].

Распространение. Трансевроазиатский суббореальный.

Synageles venator (Lucas, 1836)

S. venator: [8]: 191 (*25*).

Местообитание. Пойменные луга, горные разнотравные степи, горные луга, березняки, горная тундра, зональные степи, болота [1].

Распространение. Трансевроазиатский умеренный.

Talavera aequipes (O. Pickard-Cambridge, 1871)

T. aequipes: [5]: 175 (*37, 39*).

Материал. 1♂ – 24.

Местообитание. Меловые и песчаные степи [5].

Распространение. Евро-Сибиро-Центральноазиатский умеренный.

Talavera aperta (Miller, 1971)*

Материал. 1♂ – 21.

Местообитание. Склон холма юго-западной экспозиции с самосевом сосен; мелко- и среднеобломочная меловая осыпь.

Распространение. Евро-Сибирский суббореальный.

Ошибочные определения:

Heliophanus aeneus (Hahn, 1832)

H. aeneus: [5]: 172 (*42*).

Комментарии. Вид определён по одному экземпляру. Материал для изучения недоступен (утерян). *H. aeneus* относится к видам группы *auratus* [20]. По всей видимости, находку этого европейского вида следует относить к одному из широко представленных в сборах видов этой группы – *H. auratus* или *H. dubius*.

Heliophanus melinus L. Koch, 1867

H. melinus: [10]: 177 (*12*); [14]: 66.

Комментарии. Вид определён по одному ювенильному экземпляру на основании результатов ДНК-баркодинга. Однако совокупность таких факторов, как отсутствие половозрелых особей *H. melinus* в предыдущих и дальнейших сборах на территории Ульяновской области и вообще в России (предыдущие находки этого вида, скорее всего, относились к другим видам, *H. dubius* или *H. patagiatus*, см. [1]: 261, также [21]: 208), ставит под сомнение правильность определения вида.

Sitticus rupicola (C.L. Koch, 1837)

S. rupicola: [5]: 174 (*42*).

Комментарии. Согласно «Каталогу пауков России и прилежащих территорий» [21], находки этого вида в России сомнительны и, скорее всего, относятся или к *S. floricola* (C.L. Koch, 1837), или к *S. inexpectus* Logunov & Kronestedt, 1997 [1, 22]. Кроме того, виды, как правило, приурочены к определённым биотопам и нахождение горного вида (*S. rupicola*) в засолённой степи маловероятно.

Talavera monticola (Kulczyński, 1884)

T. monticola: [9]: 103 (*24*).

Комментарии. Материал утерян. Нахождение этого альпийского и субальпийского европейского вида на территории Ульяновской области сомнительно.

Последний актуальный каталог, в котором объединены данные по аранеофауне Среднего Поволжья, написан в 2004 г. Ю.П. Краснобаевым [8]. После 2004 г. количество фаунистических работ по Среднему Поволжью, где отмечены пауки-скакунчики, невелико. В 2009 г. вышла работа Э.Ф. Мельничновой и А.В. Беспятых [23], в 2014 – кадастр сообществ почвообразующих беспозвоночных естественных экосистем Республики Татарстан А.К. Жеребцова и др. [24]. Кроме того, стоит отметить, что в каталоге Ю.П. Краснобаева не учтены некоторые виды скакунчиков из Нижегородской области (*Ballus chalybeius*, *Pseudeuophrys erratica*, *Heliophanus cupreus*, *H. flavipes*, *Marpissa radiata*), отмеченные в работе М.В. Сидоренко [25].

Всего в Среднем Поволжье насчитывается 55 видов пауков-скакунчиков. Ульяновская область, где в настоящее время известно 44 вида Salticidae (80% от известных в Среднем Поволжье), по количеству уступает только Самарской (46 видов). Республика Марий Эл представлена 31 видом скакунчиков, в Татарстане известно 29 видов [8, 23, 24]. Наименьшее количество видов отмечено в Нижегородской области (16 видов, 29%) и Республике Чувашия (14 видов, 25,5%), что, вероятно, связано со слабой изученностью данных регионов [8] (таблица).

Изученность пауков-скакунчиков (Salticidae) в регионах Среднего Поволжья
[State of knowledge of Salticidae in the Middle Volga regions]

Род [Genus]	Число видов, встреченных в административных территориях Среднего Поволжья [Number of species encountered in administrative territories of the Middle Volga]						Всего в Среднем Поволжье [Total in the Middle Volga]
	Нижегородская область [Nizhny Novgorod oblast]	Республика Марий Эл [Mari El Republic]	Республика Чувашия [Chuvash Republic]	Республика Татарстан [Republic of Tatarstan]	Ульяновская область [Ulyanovsk oblast]	Самарская область [Samara oblast]	
Aelurillus	1	1	–	1	1	1	1
Asianellus	–	1	–	–	1	1	1
Ballus	1	1	1	1	1	1	1
Carrhotus	–	–	–	–	1	1	1
Chalcoscirtus	–	–	–	–	2	1	2
Cyrba	–	1	–	–	–	–	1
Dendryphantes	1	1	1	1	1	1	1
Euophrys	2	1	–	1	1	1	2
Evarcha	2	3	3	3	4	4	4
Heliophanus	2	3	3	6	7	7	9
Marpissa	1	2	1	2	3	3	3
Myrmachne	–	–	–	–	1	–	1
Neon	1	1	1	1	2	1	1
Pellenes	–	–	–	1	3	2	2
Philaeus	–	–	–	–	1	1	1
Phlegra	–	1	–	1	1	2	2
Pseudeuophrys	–	2	–	1	1	2	2
Pseudicius	–	1	–	1	1	1	1
Salticus	2	2	1	2	1	1	2
Sibianor	–	1	1	1	1	1	1
Sitticus	3	6	–	5	6	8	10
Synageles	–	1	1	1	2	2	2
Talavera	–	2	–	–	2	4	4
Всего видов [Species total]	16	31	14	29	44	46	55
Всего родов [Genera total]	10	18	9	13	22	21	23

Примечание. «–» – отсутствие вида.
[*Note.* “-” the species is absent].

Стоит отметить, что фауна пауков-скакунчиков Ульяновской области представлена далеко не в полном составе. В будущем возможны находки по крайней мере еще 10 представителей семейства, ранее отмеченных для соседних регионов, например *Sitticus floricola*, отмеченного для 4 регионов Среднего Поволжья, *Salticus scenicus* (Clerck, 1758) – для 3 регионов, а также ряд видов, известных из хорошо изученных в аранеологическом плане Самарской области и Республики Марий Эл: *Cyrba algerina* (Lucas, 1846), *Pellenes seriatus* (Thorell, 1875), *Phlegra fuscipes* Kulczynski in Chyzer et Kulczynski, 1891, *Pseudeuophrys obsoleta* (Simon, 1868), *Sitticus caricis* (Westring, 1861), *S. saxicola* (C.L. Koch, 1846), *S. subcingulatus* (Simon, 1878), *Talavera petrensis* (C.L. Koch, 1837).

Заключение

Фауна пауков семейства Salticidae Ульяновской области, насчитывающая к началу наших исследований 43 вида из 21 рода, в настоящее время насчитывает 44 вида из 22 родов, распространение ранее известных по области видов существенно уточнено. Четыре вида, *Heliophanus aeneus*, *H. melinus* L. Koch, 1867, *Sitticus rupicola* и *Talavera monticola*, исключены как сомнительные. Пять видов и один род, *Evarcha laetabunda*, *Neon rayi*, *Pellenes epularis*, *P. tripunctatus* и *Talavera aperta*, впервые отмечены для области.

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук, проф. В.В. Золотухину (Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова), канд. биол. наук Д.В. Логунову (Манчестерский университет, Великобритания) и проф. С.Х. Фуерду (Луи Трихардт, ЮАР) за ценные советы во время написания рукописи.

Литература

1. *Logunov D.V., Marusik Yu.M.* Catalogue of the jumping spiders of northern Asia (Arachnida, Araneae, Salticidae). Moscow : KMK Scientific Press Ltd, 2000. 299 p.
2. *Харитонов Д.Е.* Дополнение к каталогу русских пауков // Учёные записки Пермского университета. 1936. Т. 2, вып. 1. С. 167–225.
3. *Краснобаев Ю.П., Матвеев В.А.* Каталог пауков Среднего Поволжья // Приложение к Бюллетеню «Самарская Лука» / Фонд развития Жигулёвского заповедника. Природный национальный парк «Самарская Лука». Самара, 1993. 74 с.
4. *Краснобаев Ю.П.* К познанию фауны пауков (Aranei) Ульяновской области // Естественнонаучные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. Ульяновск : Изд-во УлГТУ, 1999. С. 84–90.
5. *Алексеенко Ю.Г.* Пауки-скакунчики (Aranei: Salticidae) Ульяновской области // Серия «Природа Ульяновской области». Насекомые и паукообразные Ульяновской области. Ульяновск : Изд-во УлГТУ, 2000. Вып. 9. С. 170–175.
6. *Krasnobaev Yu.P.* New spider records from the middle reaches of the River Volga (Arachnidae: Aranei) // Arthropoda Selecta. 2002. Vol. 11, No 3. P. 239–246.
7. *Илюхин В.В.* К познанию фауны пауков (Arachnida: Aranei) Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья : сборник научных трудов. Ульяновск : Корпорация технологий продвижения, 2008. С. 113–119.
8. *Краснобаев Ю.П.* Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья. Самара : Жигулёвский государственный природный заповедник им. И.И. Спрыгина, 2004. 213 с.
9. *Алексеенко Ю.Г., Кузьмин Е.А.* Заметки по аранеофауне Ульяновской области (Arachnida: Aranei). Новые фаунистические находки // Природа Симбирского Поволжья : сборник научных трудов. Ульяновск : Корпорация технологий продвижения, 2010. Вып. 11. С. 99–103.

10. *Кузьмин Е.А., Алексеенко Ю.Г.* Добавления к списку пауков (Arachnida: Aranei) Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья : сборник научных трудов. Ульяновск : Корпорация технологий продвижения, 2011. Вып. 12. С. 169–178.
11. *Алексеенко Ю.Г.* Динамика численности и видовое разнообразие наземной аранеофауны кальцефитных биотопов окрестностей с. Арское // Природа Симбирского Поволжья : сборник научных трудов. Ульяновск : Корпорация технологий продвижения, 2012. Вып. 13. С. 103–107.
12. *Алексеенко Ю.Г., Кузьмин Е.А.* Новые виды пауков (Arachnida: Aranei) для Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья : сборник научных трудов. Ульяновск : Корпорация технологий продвижения, 2012. Вып. 13. С. 112–116.
13. *Кузьмин Е.А., Алексеенко Ю.Г.* Список видов пауков (Arachnida: Aranei) биостанции УлГПУ (Старомайнский район) // Природа Симбирского Поволжья : сборник научных трудов. Ульяновск : Корпорация технологий продвижения, 2012. Вып. 13. С. 130–136.
14. *Кузьмин Е.А.* Прогресс в исследовании аранеофауны Ульяновской области: роль баркодинга в фаунистических исследованиях пауков // Материалы 50-й юбилейной Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». 13–19 апреля 2012 г. Новосибирск, 2012. С. 66.
15. *Кузьмин Е.А.* Аранеофауна (Arachnida: Aranei) Ульяновской области: прошлое, настоящее, будущее // Природа Симбирского Поволжья : сборник научных трудов. Ульяновск : ФГБОУ ВПО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова», 2015. Вып. 16. С. 123–130.
16. *Logunov D.V., Marusik Y.M.* Miscellaneous notes on Palaearctic Salticidae (Arachnida: Aranei) // Arthropoda Selecta. 2000 (1999). Vol. 8, No. 4. P. 263–292.
17. *Almquist S.* Swedish Araneae, part 2 – families Dictynidae to Salticidae // Insect Systematics & Evolution. 2006. Suppl. 63. P. 285–601.
18. *Logunov D.V., Marusik Y.M., Rakov S.Y.* A review of the genus *Pellenes* in the fauna of Central Asia and the Caucasus (Araneae, Salticidae) // Journal of Natural History. 1999. Vol. 33. P. 89–148.
19. *Roberts M.J.* Collins Field Guide: Spiders of Britain & Northern Europe. London : HarperCollins, 1995. 383 p.
20. *Wesołowska W.* A revision of the genus *Heliophanus* C. L. Koch, 1833 (Aranei: Salticidae) // Annales Zoologici. Warszawa, 1986. Vol. 40. P. 1–254.
21. *Mikhailov K.G.* The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist // Arthropoda Selecta. Suppl. 3. Moscow : KMK Scientific Press Ltd, 2013. 262 p.
22. *Logunov D.V., Kronestedt T.* A new Palearctic species of the genus *Sitticus* Simon, with notes on related species in the *floricola* group (Araneae, Salticidae) // Bulletin of the British arachnological society. 1997. Vol. 10, No. 7. P. 225–233.
23. *Мельничнова Э.Ф., Беспятых А.В.* Арахнофауна Республики Татарстан по результатам исследований 2004–2008 гг. Разработка и создание сайта «Фауна пауков Республики Татарстан» // Учен. зап. Казан. ун-та. Естеств. науки. 2009. Т. 151, кн. 2. С. 162–172.
24. *Жеребцов А.К., Артемьева Т.И., Сабиров Р.М. и др.* Кадастр сообществ почвообитающих беспозвоночных (мезофауна) естественных экосистем Республики Татарстан. Казань : Казан. федеральный ун-т, 2014. 308 с.
25. *Сидоренко М.В.* Дополнение к фауне пауков (Arachnidae, Aranei) Нижегородской области // Вестник Нижегородского ун-та. 2001. Вып. 1, № 2. С. 41–43.

Поступила 16.06.2015 г.; повторно 19.12.2015 г.; принята 24.12.2015 г.

Авторский коллектив:
Кузьмин Евгений Александрович – аспирант кафедры биологии и химии, естественно-географического факультета Ульяновского государственного педагогического университета им. И.Н. Ульянова (г. Ульяновск, Россия).
E-mail: kea87@bk.ru

Азаркина Галина Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории систематики беспозвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: urmakuz@gmail.com

Kuzmin EA, Azarkina GN. Jumping spiders (Aranei: Salticidae) in Ulyanovsk oblast. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):82-101. doi: 10.17223/19988591/33/6 In Russian, English summary

Evgeniy A. Kuzmin[1], Galina N. Azarkina[2]

[1]*Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, Russian Federation*
[2]*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

Jumping spiders (Aranei: Salticidae) in Ulyanovsk oblast

Jumping spiders (Salticidae) in Ul'yanovsk oblast were first mentioned in 1936. Up until recently, 43 Salticidae species have been recorded from this area. The last catalogue published in 2004 included all the records for spider fauna from the Middle Volga Region and had numerous errors. The aim of this study was to make an inventory of all Salticidae fauna in Ul'yanovsk oblast and to complete an annotated check-list which describes jumping spiders of Ulyanovsk oblast totalling 43 species of 22 genera.

We collected spiders in Ul'yanovsk oblast in 2011-2014 using pitfall traps, sweep netting, sifting, as well as hand and pooter collecting and fixed them in 95% ethanol. All drawings were made with the aid of a reticular eyepiece attached to an MBS-10 stereomicroscope. Digital images were taken with a Zeiss Stemi 2000 and an attached Canon EOS 550D camera. The collected material is stored in the collection of the ISEA SB RAS (Novosibirsk).

The article presents a map of Salticidae species encounters in Ulyanovsk oblast and an annotated list of 44 Salticidae species: points in italics are given according to literature data; species marked with an asterisk (*) are new for Ulyanovsk oblast. It was discovered that five species - *Evarcha laetabunda* (C.L. Koch, 1846), *Neon rayi* (Simon, 1875), *Pellenes epularis* (O. Pickard-Cambridge, 1872), *P. tripunctatus* (Walckenaer, 1802) and *Talavera aperta* (Miller, 1971) were recorded in Ulyanovsk oblast for the first time. Four species - *Heliophanus aeneus* (Hahn, 1832), *H. melinus* L. Koch, 1867, *Sitticus rupicola* (C.L. Koch, 1837) and *Talavera monticola* (Kulczyński, 1884), which were hitherto reported in the area, are excluded from the species list as doubtful records. We discussed the state of knowledge of the Salticidae fauna in Ulyanovsk oblast in comparison with those of neighbouring territories.

Funding: The study was supported by RFBR grant № 14–04–31178 (UCC) and the Russian Federal Program of Fundamental Scientific Research for 2013-2020 (№VI.51.1.7)

Acknowledgments: We are thankful to Prof. SH Foord (Louis Trichardt, RSA), Cand.Sci. (Biol.) DV Logunov (Manchester, UK) and Dr.Sci. (Biol.), Prof. VV. Zolotukhin (U'yanovsk, Russian Federation) for various inputs during the preparation of this manuscript.

The article contains 2 Figures, 1 Table, 25 References.

Key words: jumping spiders; Salticidae; Araneae; Ulyanovsk oblast; fauna.

References

1. Logunov DV, Marusik YuM. Catalogue of the jumping spiders of northern Asia (Arachnida, Araneae, Salticidae). Moscow: KMK Scientific Press Ltd; 2000. 299 p.
2. Kharitonov DE. Dopolnenie k katalogu russkikh paukov [A supplement to the catalogue of Russian spiders]. Redikortsev VV, editor. *Uchenye zapiski Permskogo universiteta*. 1936;2(1):167-225. In Russian
3. Krasnobaev YuP, Matveev VA. Katalog paukov Srednego Povolzh'ya [Catalogue of spiders of the Middle Volga Region]. Chap TF, editor. In: *Prilozhenie k Byulletenyu "Samarskaya Luka"*. Samara: Fond razvitiya Zhigulevskogo zapovednika. Prirodnyy natsiolal'nyy park "Samarskaya Luka"; 1993. 74 p. In Russian
4. Krasnobaev YuP. K poznaniyu fauny paukov (Aranei) Ul'yanovskoy oblasti [On the knowledge of spider fauna (Aranei) of Ulyanovsk oblast]. *Estestvenno-nauchnye issledovaniya v Simbirsko-Ulyanovskom Krae na rubezhe vekov*. 1999;84-90. In Russian
5. Alekseenko YuG. Pauki-skakunchiki (Aranei: Salticidae) Ul'yanovskoy oblasti [Jumping spiders (Aranei: Salticidae) of Ulyanovsk oblast]. In: *Priroda Ul'yanovskoy oblasti. Nasekomye I paukoobraznye Ul'yanovskoy oblasti* [Nature of Ulyanovsk oblast. Insects and arachnids of Ulyanovsk oblast]. 2000;9:170-175. In Russian
6. Krasnobaev YuP. New spider records from the middle reaches of the River Volga (Arachnidae: Aranei). *Arthropoda Selecta*. 2002;11(3):239-246
7. Ilyukhin VV. K poznaniyu fauny paukov (Arachnida: Aranei) Ul'yanovskoy oblasti [On the knowledge of spider fauna (Arachnida: Aranei) of Ulyanovsk oblast]. In: *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov* [Nature of Simbirsk Volga Region. Proc. of X Sci. and Prac. Conf. "Natural Science Researches in Simbirsk - Ulyanovsk Province" (Ulyanovsk, Russia, 8-10 December, 2008)]. 2008;9:113-119. In Russian.
8. Krasnobaev YuP. Katalog paukov (Aranei) Srednego Povolzh'ya [Catalogue of spiders (Aranei) of the Middle Volga Region]. Michailov KG, editor. Samara: Zhigulyovskii gosudarstvennyi prirodnyi zapovednik im. II Saprygina Publ.; 2004. 213 p. In Russian
9. Alekseenko YuG, Kuzmin EA. Zametki po araneofaune Ul'yanovskoy oblasti (Arachnida: Aranei). Novye faunisticheskie nakhodki [Notes on araneofauna of Ulyanovsk Region (Arachnida: Aranei). New faunistic records]. In: *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov* [Nature of Simbirsk Volga Region. Proc. of XII Sci. and Prac. Conf. "Natural Science Researches in Simbirsk - Ulyanovsk Province" (Ulyanovsk, Russia, 9-10 December, 2010)]. 2010;11:99-103. In Russian
10. Kuzmin EA, Alekseenko YuG. Dobavleniya k spisku paukov (Arachnida: Aranei) Ul'yanovskoy oblasti [Additions to the check-list of spiders (Arachnida: Aranei) of Ulyanovsk Region]. Volodina UK, Borodina OE, editors. In: *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov* [Nature of Simbirsk Volga Region. Proc. of XIII Sci. and Prac. Conf. "Natura Science Researches in Simbirsk - Ulyanovsk Province" (Ulyanovsk, Russia, 5-6 December, 2011)]. 2011;12:169-178. In Russian
11. Alekseenko YuG. Dinamika chislennosti i vidovoe raznoobrazie nazemnoy araneofauny kal'tsefitnykh biotopov okrestnostey s. Arskoe [Abundance dynamics and species diversity of terrestrial araneofuna of calciphyte biotypes near Arskoe village]. Volodina UK, Borodina OE, editors. In: *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov* [Nature of Simbirsk Volga Region. Proc. of XIV Sci. and Prac. Conf. "Natura Science Researches in Simbirsk - Ulyanovsk Province" (Ulyanovsk, Russia, 3-4 December, 2012)]. 2012;13:103-107. In Russian
12. Alekseenko YuG, Kuzmin EA. Novye vidy paukov (Arachnida: Aranei) dlya Ul'yanovskoy oblasti [Spider species (Arachnida: Aranei) new for Ulyanovsk oblast]. Volodina UK, Borodina OE, editors. In: *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov* [Nature of Simbirsk Volga Region. Proc. of XIV Sci. and Prac. Conf. "Natura Science

Researches in Simbirsk - Ulyanovsk Province" (Ulyanovsk, Russia, 3-4 December, 2012)]. 2012;13:112-116. In Russian

13. Kuzmin EA, Alekseenko YuG. Spisok vidov paukov (Arachnida: Aranei) biostantsii UlGPU (Staromaynskiy rayon) [The check-list of spiders (Arachnida: Aranei) of biological state of UlSPU (Staraya Mayna District)]. Volodina UK, Borodina OE, editors. *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov* [Nature of Simbirsk Volga Region. Proc. of XIV Sci. and Prac. Conf. "Natura Science Researches in Simbirsk - Ulyanovsk Province" (Ulyanovsk, Russia, 3-4 December, 2012)]. 2012;13:130-136. In Russian
14. Kuzmin EA. Progress v issledovanii araneofauny Ul'yanovskoy oblasti: rol' barcodinga v faunisticheskikh issledovaniyakh paukov [Progress in studying araneofauna in Ulyanovsk oblast: role of bar-coding in faunal studies of spiders]. Shumnyi VK, editors. In: *Materialy 50-y yubileynoy mezhdunarodnoy nauchnoy studencheskoy konferentsii "Student i nauchno-tekhnicheskiy progress. Biologya"* [Student and technological progress. Biology. Proc. of the 50th Int. Student Sci. Conf. (Novosibirsk, Russia, 13-19 April, 2012)]. Novosibirsk: NSU Publ.; 2012. p. 66. In Russian
15. Kuzmin EA. Araneofauna poymennykh biotopov reki Bol'shoy Cheremshan [Spider fauna of floodplain habitats of the Bolshoy Cheremshan River]. Volodina UK, Borodina OE, editors. *Priroda Simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov* [Nature of Simbirsk Volga Region. Proc. of XV Scientific and Practical Conference Sci. and Prac. Conf. "Natura Science Researches in Simbirsk - Ulyanovsk Province" (Ulyanovsk, Russia, 2-3 December, 2012)]. 2013;14:104-113. In Russian
16. Logunov DV, Marusik YM. Miscellaneous notes on Palaearctic Salticidae (Arachnida: Aranei). *Arthropoda Selecta*. 2000(1999);8(4):263-292
17. Almquist S. Swedish Araneae. Pt. 2. The families Dictynidae to Salticidae. *Entomologica Scandinavica Supplements*. 2006;63:285-601
18. Logunov DV, Marusik YM & Rakov SY. A review of the genus *Pellenes* in the fauna of Central Asia and the Caucasus (Araneae, Salticidae). *Journal of Natural History*. 1999;33:89-148
19. Roberts MJ. Collins Field Guide: Spiders of Britain & Northern Europe. London: HarperCollins; 1995. 383 p.
20. Wesołowska W. A revision of the genus *Heliophanus* C. L. KOCH 1833 (Aranei: Salticidae). *Ann. Zool*. Warszawa. 1986;40(1):1-254
21. Mikhailov KG. The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist. Arthropoda Selecta. Suppl. 3. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2013. 262 p.
22. Logunov DV, Kronestedt T. A new Palearctic species of the genus *Sitticus* Simon, with notes on related species in the *floricola* group (Araneae, Salticidae). *Bul. Br. Arachnol. Soc*. 1997;10(7):225-233
23. Mel'nichkova JeF, Bespyutykh AV. Arakhnofauna Respubliki Tatarstan po rezul'tatam issledovaniy 2004-2008 gg. Razrabotka i sozdanie sayta "Fauna paukov Respubliki Tatarstan [Arachnofauna of the Republic of Tatarstan according to research results of 2004-2008. Development and creation of a site "Spider fauna of the Republic of Tatarstan"]. *Uchenye Zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya Estestvennye nauki*. 2009;151(2):162-172. In Russian
24. Zherebtsov AK, Artem'eva TI, Sabirov RM, Shulaev NV, Zaynulgabidinov JeR, Suhodol'skaya RA, Kuznetsova TV, Khalidov AB, Bogdanov AV, Kibardin VM, Gaynutdinova GA, Bespyatykh AV. Kadastr soobshchestv pochvoobitayushchikh bespozvonochnykh (mezofauna) estestvennykh jekosistem Respubliki Tatarstan. Kollektivnaya monografiya [The inventory of terricolous invertebrate (mesofauna) communities of natural ecosystems in the Republic of Tatarstan. Collective monograph].

Sabirov RM, editor. ISBN–Kazan’: Kazan’ Federal University Publ.; 2014. 308 p. In Russian
25. Sidorenko MV. Dopolnenie k faune paukov (Arachnidae, Aranei) Nizhegorodskoy oblasti [A supplement to the fauna of spiders (Arachnidae, Aranei) of Nizhny Novgorod oblast]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta*. 2001;1(2):41-43. In Russian

Received 16 June 2015;
Revised 19 December 2015;
Accepted 24 December 2015

Author info:
Kuzmin Evgeniy A, Postgraduate Student, Department of Biology and Chemistry, Faculty of Natural Science and Geography, Ulyanovsk State Pedagogical University, 4 Ploschad stoletiya so dnya rozhdeniya VI Lenina, Ulyanovsk 432700, Russian Federation.
E-mail: kea87@bk.ru
Azarkina Galina N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Systematics of Invertebrate Animals, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.
E-mail: urmakuz@gmail.com

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 102–125

УДК 563.123
doi: 10.17223/19988591/33/7

Е.В. Полковникова

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

Классификация фораминифер надсемейства Ammodiscoidea

Представлено переописание надсемейства Ammodiscoidea. В предложенной автором классификации отряда Ammodiscida надсемейство объединяет фораминиферы со свободными раковинами в составе четырех семейств: Ammovolumminidae; Ammovertellinidae; Ammodiscidae (Glomospirellinae, Ammodiscinae); Turritellellidae (Turritellellinae, Usbekistaniinae). Микропалеонтологическая классификация надсемейства отличается ранее не использованными исследователями изменениями и дополнениями. Изменением явилось исключение из состава надсемейства форм с прикрепленной раковиной. Дополнением стало уточнение объема ранее установленных таксонов. Указаны основные признаки, приводятся синонимика и переописание ранее установленных надсемейства, семейств и подсемейств. Определено таксономическое положение родов и распространенных в юрских отложениях Западной Сибири стратиграфически важных видов надсемейства.

Ключевые слова: *фораминиферы; Ammodiscoidea; классификация; состав; распространение; Западная Сибирь.*

Введение

Проблемы классификации фораминифер имеют большое практическое значение. До настоящего времени являются дискуссионными и остаются нерешенными вопросы определения ранга фораминифер, выбора концепции, применения основных принципов систематики и подходов к выделению таксонов, построения классификации фораминифер в определенной иерархии. Особую актуальность вопросы о критериях вида, рода и более высоких таксономических единиц надсемейства Ammodiscoidea Reuss, 1862 приобретают в связи с выполнением последовательных описаний, с синонимикой, указанием основных признаков, типовых видов, с уточнением состава родов, определением систематического положения ранее установленных и новых таксонов, с уточненными данными по стратиграфическому распространению.

Первоначально семейство Ammodiscinea было выделено А. Рейссом [1] как группа фораминифер с песчано-кремневой раковиной, состоящей из одной трубчатой спирально-свернутой камеры. Позже Л. Румблер [2] отнес к семейству Ammodisculinidae трубчатые, спирально-свернутые, агглютинированные формы как с прободенной известковистой, так и с непрободенной кремнистой стенкой. Работы по классификации семейства Ammodiscidae и надсемейства Ammodiscoidea продолжены Дж. Кушманом [3], Ф. Чепмэн, В. Парр и А. Коллинсом [4]. В 1958 г. А.В. Фурсенко [5] впервые выделил отряд Ammodiscida. Он придавал ему большое значение как отряду, у которого в строении раковины появились септация и спиральность, обусловившие в процессе дальнейшей эволюции всё многообразие типов строения раковин. Первоначально отряд Ammodiscida выделялся в объеме трех семейств – Ammodiscidae, Tournayellidae, Lituolidae [5], позже их ранг повысился до надсемейств [6]. В этом составе отряд описан В.Ф. Козыревой в монографии «Фораминиферы верхнеюрских отложений Западной Сибири» [7]. В классификациях фораминифер, выполненных А.А. Григялисом [8], Л.С. Алексейчик-Мицкевич, З.И. Булатовой [9], по-прежнему ранг фораминифер определялся как подкласс, но отряд Ammodiscida принимался уже в объеме двух надсемейств: Ammodiscacea Reuss, 1862, Lituolacea Blainville 1825. В работах В.И. Михалевич [10] и Х.М. Саидовой [11] фораминиферам придается ранг подтипа. Х.М. Саидова принимает отряд Ammodiscida в объеме одного надсемейства Ammodiscidea Reuss, 1862 и выделяет в его составе четыре семейства, три из которых новые, группируя в семействах как свободные, так и прикрепленные раковины. Американские микропалеонтологи А. Леблик и Х. Таппан в широко используемой до настоящего времени классификации 1987 г. [12] описывают надсемейство Ammodiscacea в объеме одного семейства Ammodiscidae и пяти подсемейств. В монографии, посвященной фораминиферам верхней юры и неокома Западной Сибири [13], отряд Ammodiscida описан на основе классификации, опубликованной во «Введении в изучение фораминифер» [9]. В работах Н.И. Маслаковой [14], М.В. Вдовенко, Д.М. Раузер-Черноусовой и соавт. [15], Д. Лии и соавт. [16], М. Каминским [17], Э.М. Бугровой [18], В.М. Подобиной [19] фораминиферам придается ранг класса. Наиболее полной является классификация отряда Ammodiscida с описанием трех семейств прежнего надсемейства Ammodiscacea, выполненная Д.М. Раузер-Черноусовой [15. С. 47–52].

В статьях последних лет Я. Павловским, М. Хольцманн, Я. Тышка [20] на основании молекулярного филогенетического изучения представлена надотрядная классификация фораминифер в ранге типа, в которой род *Ammodiscus* и семейство Ammodiscidae помещены в отряд Spirillinida (Hohenegger and Piller, 1975) emend Pawlowski, Holzmann, Tyszka, 2013 нового класса Tubothalamea Pawlowski, Holzmann, Tyszka, 2013. В.И. Михалевич [21] продолжила описывать свою систему 1992–2000 гг., в которой фораминиферам определен ранг типа, и определяет доминирующее значение признаку морфологии раковины, а составу и ультраструктуре стенки придает хотя и важное, но второстепенное значение. В.И. Михалевич строит систему на уровне более высоких таксонов, помещая представителей прежнего надсемейства Ammodiscacea в подкласс Ammodiscana Mikhalevich, 1980 класса Spirillinata Mikhalevich, 1992 в объеме двух отрядов – Ammodiscida Mikhalevich, 1980 и

Ammovertellinida Mikhalevich, 1999, указывая состав семейств и не определяя состав более низких таксонов.

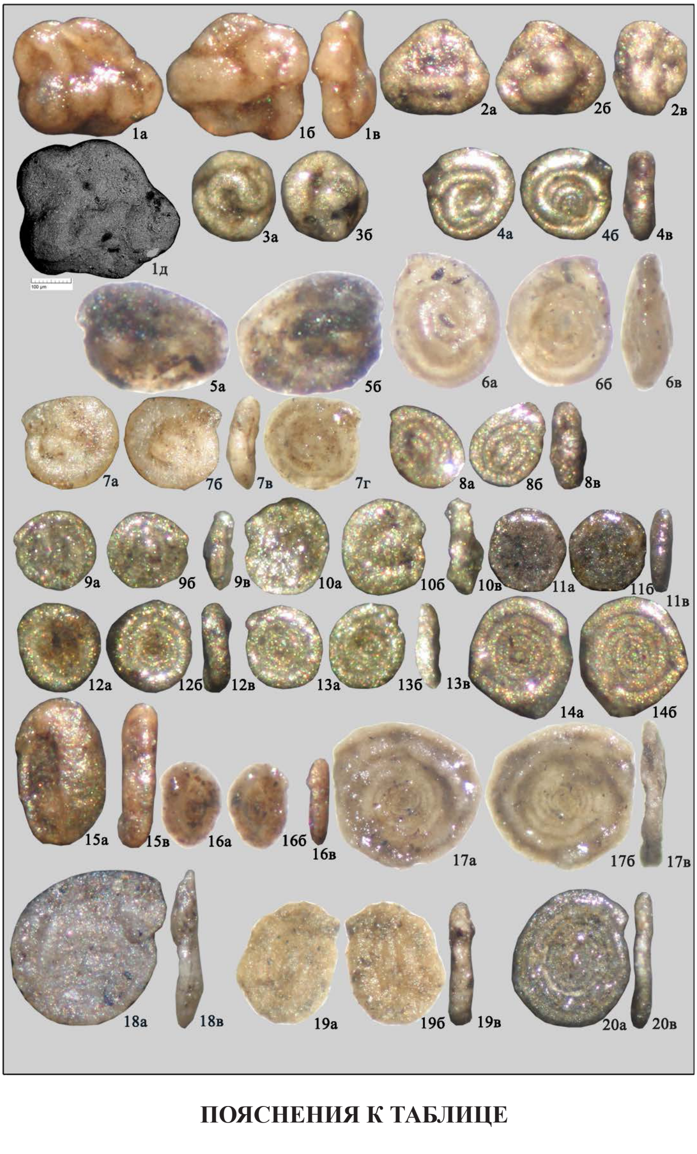
В связи с пересмотром значимости основных признаков отряда Ammodiscida [22], в котором прикрепленные или частично прикрепленные раковины были объединены в надсемейство Tolypamminoidea Cushman, 1928, а свободные раковины были сгруппированы в надсемейство Ammodiscoidea Reuss, 1862, объем надсемейства и описанных ранее разными авторами в его составе таксонов изменился и требует ревизии и переописания. Целью настоящей работы является определение и установление таксономического положения родов и видов фораминифер надсемейства Ammodiscoidea, широко распространенных и стратиграфически важных для юрских отложений Западной Сибири, с учетом понимания микропалеонтологами ранга фораминифер как класса и группы двухкамерных фораминифер спирального строения со второй псевдотрубчатой или (и) трубчатой неподразделенной камерой и агглютинированной кремнистой стенкой как отряда Ammodiscida [22].

Материалы и методики исследования

Объект настоящего изучения – раковины фораминифер надсемейства Ammodiscoidea. Материалом послужили коллекции раковин фораминифер и результаты исследования разрезов скважин Западной Сибири, полученные автором в ходе проведения научно-исследовательских работ в лаборатории микропалеонтологии ТГУ начиная с 1996 г. При извлечении раковин из породы использовалась стандартная методика сплавления с гипосульфитом [23]. Для изучения и фотографирования внешней морфологии раковин автором применялись бинокулярный стереоскопический микроскоп Carl Zeiss Stemi 2000-C и фотокамера Canon PowerShot A620. Для уточнения строения раковины использован сканирующий электронный микроскоп VEGA II LMU (ЦКП «Аналитический центр геохимии природных систем» ТГУ). Для изучения онтогенетической изменчивости у раковин производился подбор возрастных рядов. Внутреннее строение раковин исследовалось и фотографировалось при смачивании глицерином на прозрачном стекле и белом фоне в отраженном свете. Наименование таксонов производилось согласно правилам «Международного кодекса зоологической номенклатуры» [24]. Построение описаний таксонов осуществлялось по рекомендациям И.А. Коробкова [25]. Описание рассматриваемых таксонов надсемейства Ammodiscoidea выполнила автор статьи, опираясь на работы Д.М. Раузер-Черноусовой [15] и А. Леблик и Х. Таппан [12], поэтому часть используемой литературы для синонимики, ввиду ограничения объема публикации, в списке литературы не приводится. Видовой состав фораминифер и их распространение приводятся не полностью вследствие ограничения местонахождения в юрских отложениях Западной Сибири. Изображение изученных родов и видов надсемейства представлено в виде фотографий в таблице.

ТАБЛИЦА [PLATE]

Фораминиферы надсемейства Ammodiscoidea
[Foraminifera from the superfamily Ammodiscoidea]



ПОЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦЕ

Коллекция хранится в лаборатории микропалеонтологии ТГУ под № 128-1/. Все экземпляры из местонахождений Западной Сибири: Приуральского (фиг. 17); Фроловско-Тамбейского (фиг. 1; 11); Пурпейско-Васюганского (фиг. 2; 3; 7; 12; 13; 14; 15; 16; 19); Сильгинского (фиг. 4; 5; 6; 8; 9; 10; 18) и Ажарминского районов (фиг. 20). Принятые обозначения: а – боковая сторона; б – противолежащая сторона; в – вид с периферического края; г – просветленная глицерином раковина; д – S.E.M. микрофотография.

Название и нумерация зон приводятся согласно стратиграфической схеме келловея и верхней юры Западной Сибири [41]. **Ammovertellinidae.** Фиг. 1 а, б, в, д; 2 а, б, в; 3 а, б. *Glomospira oxfordiana* Scharovskaja: 1 – экз. №128-1/Г32-4/1, ×46; скв. Герасимовская 32, гл. 2 703,35 м; верхний келловей, f-зона Dorothia insperata, Trochammina rostovzevi JF25; 2 – экз. №128-1/С-В18-10/3а, ×46; скв. Северо-Васюганская 18, гл. 2 290,25 м; средняя часть верхнего оксфорда, f-зона Recurvoides disputabilis JF37; 3 – экз. №128-1/С-В18-10/3, ×34; там же. **Ammodiscidae (Glomospirellinae)**. Фиг. 4 а, б, в; 5 а, б; 6 а, б, в. *Glomospirella semiaffixa* Scharovskaja: 4 – экз. №128-1/Б106-3/6, ×45; скв. Болтная 106, гл. 2484,15 м; средний – основание верхнего оксфорда, f-зона Ammodiscus thomsi, Tolypammina svetlanae JF35; 5 – экз. №128-1/К17-1/6, ×76; скв. Казанская 17, гл. 2496,93 м; там же; 6 – экз. №128-1/Л4-1/3, ×44; скв. Линейная 1, гл. 2572,5 м; средняя часть верхнего оксфорда, f-зона JF37. Фиг. 7 а, б, в, г; 8 а, б, в. *Glomospirella galinae* Sharovskaja: 7 – экз. №128-1/128-1/Ю-Т135-3/1, ×24; скв. Южно-Табаганская 135, гл. 2608,8 м; средний – основание верхнего оксфорда, f-зона JF35; 8 – экз. №128-1/Б106-3/5, ×47; скв. Болтная 106, гл. 2484,15 м; там же. Фиг. 9 а, б, в; 10 а, б, в. *Glomospirella otorica* Romanova: 9 – экз. №128-1/О152-4/1, ×40; скв. Олимпийская 152, гл. 2436,0 м; нижний кимеридж, комплекс с *Glomospirella otorica*; 10 – экз. №128-1/О152-4/2, ×43; там же. **Ammodiscidae (Ammodiscinae).** Фиг. 11 а, б, в. *Ammodiscus uglicus* Ehremeeva subsp. *uglicus* Ehremeeva. Экз. №128-1/Ен-Ях612-1/1, ×29; скв. Ен-Яхинская 612, гл. 3984,6 м; верхи верхнего бата – нижний келловей, f-слои с *Ammodiscus uglicus* JF26. Фиг. 12 а, б, в; 13 а, б, в; 14 а, б. *Ammodiscus uglicus* Ehremeeva subsp. *ehremeevae* Dain: 12 – экз. №128-1/И3-12/1, ×48; скв. Игольская 3, гл. 2790,2 м; нижний оксфорд, f-зона Ammobaculites tobolskensis, Trochammina oxfordiana JF34; 13 – экз. №128-1/Ю-М27-6/2, ×42; скв. Южно-Мыльджинская 27, гл. 2577,6 м; средний – основание верхнего оксфорда, f-зона JF35; 14 – экз. №128-1/Б106-3/1, ×46; скв. Болтная 106, гл. 2484,15 м; там же. Фиг. 15 а, в; 16 а, б, в. *Ammodiscus* aff. *southeyensis* Wall: 15 – экз. №128-1/И3-12/3, ×47; скв. Игольская 3, гл. 2 790,2 м; нижний оксфорд, f-зона JF34; 16 – экз. №128-1/И3-12/6, ×43; там же. Фиг. 17 а, б, в. *Ammodiscus thomsi* Chamney. Экз. №128-1/М11203-7/1, ×20; скв. Мапасийская 11203, гл. 1 335,13 м; средний – основание верхнего оксфорда; f-зона JF35 (из коллекции Л. К. Левчук). Фиг. 18 а, в; 19 а, б, в. *Ammodiscus cheradospirus* Loeblich et Tappan: 18 – экз. № 128-1/К124-1/3, ×32; скв. Казанская 124, гл. 2884,62 м; то же, там же; 19 – экз. № 128-1/Вес 247-2/1, ×28; скв. Весенняя 247, гл. 2561,7 м; то же, там же. Фиг. 20 а, в. *Ammodiscus veteranus* Kosyreva. Экз. № 128-1/В2-1/4, ×23; скв. Ванжильская 2, гл. 2 040,9 м; верхи средневолжского – низы верхневолжского подъяруса; f-зона Ammodiscus veteranus, Evolutinella emeljanzevi JF52 (из коллекции Г.М. Татьянина). Микрофотографии Е.В. Полковниковой. S.E.M. микрофотография Е.В. Корбовяк.

[NOTES TO THE PLATE

The collection is stored in the Laboratory of Micropaleontology, TSU, collection № 128-1/. All specimens are from West Siberia: Priuralsk (фиг. 17); Frolovsko-Tambeysk (fig. 1; 11); Purpeisk-Vasyugansk (fig. 2; 3; 7; 12; 13; 14; 15; 16; 19); Silgin (fig. 4; 5; 6; 8; 9; 10; 18) and Azharmin Facies Regions (fig. 20). The accepted designations: а - lateral view; б - the opposed side; в - peripheral view; г - clarified shell in glycerin; д - S.E.M. microphotography. Zone names and numbers f-Zone are given in accordance with Stratigraphic Charts for the Callovian and Upper Jurassic of Western Siberia [41]. **Ammovertellinidae.** Fig. 1 а, б, в, д; 2 а, б, в; 3 а, б. *Glomospira oxfordiana* Scharovskaja: 1 - specimen № 128-1/Г32-4/1, ×46; Gerasimovskaya 32 Borehole, depths 2703,35 m; Upper Callovian, f-Zone Dorothia insperata, Trochammina rostovzevi JF25; 2 - specimen № 128-1/С-В18-10/3а, ×46; Severo-Vasyuganskaya 18 Borehole, depths 2290,25 m; middle part Upper, f-Zone Recurvoides disputabilis JF37; 3 - specimen № 128-1/С-В18-10/3, ×34; ibidem. **Ammodiscidae (Glomospirellinae).** Fig. 4 а, б, в; 5 а, б; 6 а, б, в. *Glomospirella semiaffixa* Scharovskaja: 4 - specimen № 128-1/Б106-3/6, ×45; Boltnaya 106 Borehole, depths 2484,15 m; Middle - lowermost Upper Oxfordian, f-Zone Ammodiscus thomsi, Tolypammina svetlanae JF35; 5 - specimen № 128-1/К17-1/6, ×76; Kazanskaya 17 Borehole, depths 2496,93 m; ibidem; 6 - specimen № 128-1/Л4-1/3, ×44; Lineynaya 1 Borehole, depths 2572,5 m; middle part Upper Oxfordian, f-Zone JF37. Fig. 7 а, б, в, г; 8 а, б, в. *Glomospirella galinae* Sharovskaja: 7 - specimen №128-1/128-1/Ю-Т135-3/1, ×24; Yuzhno-Tabaganskaya 135 Borehole, depths 2608,8 m; Middle - lowermost Upper Oxfordian, f-Zone JF35; 8 - specimen № 128-1/Б106-3/5, ×47; Boltnaya 106 Borehole, depths 2484,15 m; ibidem. Fig. 9 а, б, в; 10 а, б, в. *Glomospirella otorica* Romanova: 9 – specimen № 128-1/О152-4/1, ×40; Olimpiyskaya 152 Borehole, depths 2436,0 m; Lower Kimmeridgian, complex with *Glomospirella otorica*; 10 - specimen № 128-1/О152-4/2, ×43; ibidem. **Ammodiscidae (Ammodiscinae).** Fig. 11 а, б, в. *Ammodiscus uglicus* Ehremeeva subsp. *uglicus* Ehremeeva. Specimen № 128-1/Ен-Ях612-1/1, ×29; En-Yakhinskaya 612 Borehole, depths 3984,6 m; uppermost Upper Bathonian - Lower Callovian, Beds with *Ammodiscus uglicus* JF26. Fig. 12 а, б, в; 13 а, б, в; 14 а, б. *Ammodiscus uglicus* Ehremeeva subsp. *ehremeevae* Dain: 12 - specimen № 128-1/И3-12/1, ×48; Igol'skaya 3 Borehole, depths 2790,2 m; Lower Oxfordian, f-Zone Ammobaculites tobolskensis, Trochammina oxfordiana JF34; 13 - specimen № 128-1/Ю-М27-6/2, ×42; Yuzhno-Myl'dzhinskaya 27 Borehole, depths 2577,6 m; Middle - lowermost Upper Oxfordian, f-Zone JF35; 14 - specimen № 128-1/Б106-3/1, ×46; Boltnaya 106 Borehole, depths 2 484,15 m; ibidem. Fig. 15 а, в; 16 а, б, в. *Ammodiscus* aff. *southeyensis* Wall: 15 - specimen № 128-1/И3-12/3, ×47; Igol'skaya 3 Borehole, depths 2790,2 m; Lower Oxfordian, f-Zone JF34; 16 - specimen № 128-1/И3-12/6, ×43; ibidem. Fig. 17 а, б, в. *Ammodiscus thomsi* Chamney. Specimen № 128-1/М11203-7/1, ×20; Mapasiyskaya 1203 Borehole, depths 1335,13 m; Middle - lowermost Upper Oxfordian; f-Zone JF35 (from LK Levchuk's collection). Fig. 18 а, в; 19 а, б, в. *Ammodiscus cheradospirus* Loeblich et Tappan: 18- specimen № 128-1/К124-1/3, ×32; Kazanskaya 124 Borehole, depths 2884,62 m; ibidem; 19 - specimen № 128-1/Вес247-2/1, ×28; Vesennyaya 247 Borehole, depths2561,7 m; ibidem. Fig. 20 а, в. *Ammodiscus veteranus* Kosyreva. Specimen № 128-1/В2-1/4, ×23; Vanzhil'skaya 2 Borehole, depths 2 040,9 m; uppermost Middle - lowermost Upper Volgian; f-Zone Ammodiscus veteranus, Evolutinella emeljanzevi JF52 (from GM Tatyanin's collection). Microphotography by EV Polkovnikova. S.E.M. microphotography by EV Korbovyak]

Результаты исследования и обсуждение

На основе определения и переоценки веса классификационных критериев – морфологического (биологический критерий органического развития), дискретности – и диагностических признаков (тип строения = тип навивания, форма) автор предлагает уточнить таксономический состав и объемы установленных ранее надсемейства Ammodiscoidea, семейств и подсемейств отряда Ammodiscida [11; 12; 15; 17]. Определены четыре основных типа спирального строения раковин, обусловивших выделение семейств в надсемействе: 1) изогнутые или скрученные, или навитые незавершенной спиралью, или с одним оборотом; 2) неправильно клубковидные; 3) спирально-плоскостные; 4) спирально-конические. Тип строения раковины, обусловленный основным типом навивания второй псевдотрубчатой и (или) трубчатой камеры, является основным морфологическим критерием для выделения семейств, а его разновидности позволят провести разделение на подсемейства.

Класс Foraminifera d'Orbigny, 1826
Подкласс Textulariata Mikhalevich, 1980
Отряд Ammodiscida Fursenko, 1958 [5. С. 23],
emend. Polkovnikova, 2015 [22]
Надсемейство Ammodiscoidea Reuss, 1862 emend. Polkovnikova, hic
(nom. transl. Chapman, Parr, Collins, 1934 [4. P. 556]
ex Ammodiscinea Reuss, 1862 [1. P. 365])

Ammodiscacea part.: Loeblich, Tappan, 1961. P. 275; 1984. P. 7; 1987. P. 46; Kaminski, 2004. P. 245; Ammodiscoidea part.: Chapman, Parr, Collins, 1934. P. 556; Ammodiscidea part.: Даин, Основы палеонтологии…, 1959. С. 180–183; Козырева, Фораминиферы верхнеюрских…, 1972. С. 30; Саидова, 1981. С. 15.

Д и а г н о з. Раковины свободные. Начальная камера неясно отчлененная или отчетливая, шаровидная или субшаровидная. Вторая камера трубчатая или псевдотрубчатая, неподразделенная, поверхность со случайными поперечными сжатиями роста, короткая с быстрым расширением или длинная с постепенным расширением. Обычно раковины эволютные. Изогнутые, скрученные или навитые незавершенной спиралью, или с навиванием различного типа – неправильно клубковидные, спирально-плоскостные (планиспиральные или стрептоспиральные), спирально-конические (трохоспиральные (трохоидные) или спирально-винтовые) и (или) комбинированные. В поздней стадии роста часть раковины может быть выпрямленной или изогнутой неправильно или зигзагообразно. Стенка раковины агглютинированная, агглютинат преимущественно из зерен кварца, реже других минералов с секреционным цементом. Цемент у современных форм органический [26]. Устье обычно простое, расположено в открытом конце трубчатой или псевдотрубчатой камеры. У форм с дихотомически разветвленной второй камерой устье сложное, расположено в открытом конце трубчатых камер.

С о с т а в. 4 семейства: Ammovolumminidae Chernykh, 1967; Ammovertellinidae Saidova, 1981; Ammodiscidae Reuss, 1862; Turritellellidae Saidova, 1981. В о з р а с т. Ранний кембрий – голоцен.

Семейство Ammovolumminidae Chernykh, 1967, emend. Polkovnikova, hic (nom. transl. Pojarkov, 1979 [27. С. 63] ex Ammovolummininae Tschernich, 1967 [28. С. 38]; nom. correct. Rauser 1993 [15. С. 47])

Ammovolummininae part.: Черных, 1967. С. 38; Loeblich, Tappan, 1984. P. 7; 1987. P. 46; Ammovolumminidae part.: Поярков, 1979. С. 63; nom. correct., Rauser, 1993. С. 47; Lituiforminoidinae part.: Саидова, 1981. С. 16 (subfam.: name not available, ICZN [24. С. 56. Ст. 13.1]. Для подсемейства типовым выбран род *Lituiforminoides* Saidova, 1981 – типовой вид *Trochammina lituiformis* Brady, 1879, являющийся типовым видом для рода *Lituotuba* Rhumbler, 1895 [12. P. 69].

Д и а г н о з. Раковины свободные. Изогнутые, скрученные или навитые незавершенной спиралью, или с одним оборотом. Начальная камера иногда неясно отчлененная. Вторая камера трубчатая, короткая, с довольно быстрым расширением, изогнутая или скрученная. В ранней стадии роста навита незавершенной спиралью или с одним оборотом. По форме в виде короткого конуса (слабоизогнутые, сильноизогнутые) или булавовидные. Раковины различного очертания: коротоконусовидные (скрученные или изогнутые) с быстрым расширением второй короткой камеры, или вначале округлые, или короткокрючкообразно изогнутые, в поздней стадии прямолинейно удлиненные. Устье простое в открытом конце трубчатой камеры. Р о д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 4 рода: *Hyperbathoides* Ireland, 1966 (нижний – средний силур) [15]; *Ammovolummina* Chernykh, 1967 (средний силур – нижний девон) [29]; *Tubacera* Chernykh, 1979 (нижний девон) [15]; *Psammonyx* Doderlein, 1892 (силур – голоцен) [11. С. 16; 15; 22. Рис. 1]. З а м е ч а н и я. Описание семейства дано по Раузер-Черноусовой [15. С. 47] с уточнением автора, а дополнением явилось то, что к семейству Ammovolumminidae отнесены роды, имеющие свободную раковину. В о з р а с т. Силур – ранний девон, голоцен.

Т и п о в о й р о д: *Ammovolummina* Chernykh, 1967 [28. С. 39]. Т и п о в о й в и д: *Ammovolummina saumensis* Chernykh, 1967, нижний девон, восточный склон Урала, голотип [28; 15. Рис. 8, а, б].

Семейство Ammovertellinidae Saidova, 1981, emend. Polkovnikova, hic

Ammoverlellinidae part.: Саидова, 1981. С. 15; Ammovertellininae part.: Саидова, 1981. С. 16; Loeblich, Tappan, 1987. P. 50; Раузер-Черноусова, 1993. С. 50; Kaminski, 2004. P. 245; Glomospirellinae part.: Ciarapica, Zaninetti, 1985. P. 307.

Д и а г н о з. Раковины свободные, неправильно клубковидные или комбинированные. Нарастание второй камеры происходит без определенного порядка, неправильно клубковидно, с сигмоидальной стадией, в нескольких направлениях, стрептоспирально или комбинированно. В поздней стадии роста часть раковины может быть выпрямленной или изогнутой неправильно или зигзагообразно. По форме: мономорфные – в виде клубка неправильной формы, субсферические, овоидные, уплощенно-овоидные, угловато-овоидно-уплощенные; гетероморфные – в ранней стадии в виде клубка неправильной формы, или дисковидные. В поздней стадии – в виде трубки, выпрямленные, прямолинейно удлиненные или изогнутые: S-образно, U-образно. По очертанию угловато-округлые или угловато-овальные, или округлые, или овальные, или иррегулярно-U-образные. Устье простое в открытом конце псевдотрубчатой или трубчатой камеры. Родовой состав и распространение. 5 родов: *Glomospira* Rzehak, 1885 (силур – голоцен) [15. С. 50]; *Ammovertellina* Suleimanov, 1959 (нижний карбон – голоцен) [29. С. 85]; *Rectoglomospira* Trifonova, 1978 (триас) [29. С. 95]; *Thalmannina* Majzon, 1943 (верхний мел, Украина) [12; 22. Рис. 1]; *Gandinella* Ciarapica et Zaninetti, 1985 (триас) [30].

Замечания. Х.М. Саидова [11] выделила семейство Ammovertellinidae на том основании, что «вторая камера в начале свернута стрептоспирально», и отнесла к подсемейству Ammovertellininae 4 рода (*Ammovertellina*, *Glomospira*, *Glomospirella* Plummer, 1945, *Thalmannina*) со свободной раковиной. Леблик и Таппан [12] добавили в состав подсемейства ещё 3 рода с кремнистой стенкой: *Annectina* Suleymanov, 1963; *Pilamminella* Salaj, 1978; *Rectoglomospira*. Род *Pilamminella* (средний – верхний триас) [12] с известковой гранулярной стенкой без признаков агглютинированных частиц был удален из списка родов [29. P. 94]. Раузер-Черноусова [15], понизив ранг семейства до подсемейства, относила к нему свободные и прикрепленные раковины с «клубкообразным» навиванием в ранней стадии роста, в поздней стадии часть раковины изогнута неправильно или зигзагообразно, с плотным прикасанием оборотов, и включила в состав подсемейства 2 рода: *Ammovertellina* (свободные) и *Ammovertella* Cushman, 1928 (прикрепленные) = *Ammodiscus (Psammophis) inversus* Schellwien, 1898. Другие роды – *Glomospira*, *Glomospirella* – были отнесены к подсемейству Glomospirellinae Ciarapica, Zaninetti, 1985.

Описание семейства уточнено автором, а дополнением явилось то, что автор статьи предлагает изменить объем семейства Ammovertellinidae [11], включив в него свободные раковины, неправильно клубковидные и (или) комбинированные, с раковиной в виде клубка неправильной формы – с неправильно клубковидным навиванием в ранней стадии роста, субсферической, овоидной, уплощенно-овоидной формы, в поздней стадии роста – в виде трубки, выпрямленные, прямолинейно удлиненные или изогнутые, исключая из семейства раковины со спирально-плоскостным (стрептоспиральным) навиванием только дисковидной формы. Раковины родов *Glomospirella*, *Annectina* дисковидной формы автор включает в подсемейство Glomospirellinae семейства Ammodiscidae Reuss, 1862. По сравнению с классификацией Раузер-Черноусовой [15] автор исключает прикрепленные раковины из семейства. Прикрепленные раковины рода *Ammovertella* предлагается отнести к семейству Ammodiscellinidae Saidova, 1981 [22]. Возраст. Силур – голоцен.

Т и п о в о й р о д: *Ammovertellina* Suleimanov, 1959. *Ammovertellina*: Сулейманов, 1959. С. 19; *Hemigordiellina*: Marie, in Deleau and Marie, 1961. P. 76; типовой вид: *Glomospira diversa* Cushman et Waters, 1930. P. 42 [12. P. 50]. Т и п о в о й в и д: *Ammovertellina prima* Suleymanov, 1959, палеоцен, Средняя Азия, Кызылкумы, голотип [31. С. 19–20. Рис. 1, а, б; 12. Pl. 39. Fig. 2, 3; 15. С. 51. Табл. IX. Фиг. 10]. В о з р а с т. Ранний карбон (ранний визейский век) – голоцен [12. P. 50; 29].

Р о д *Glomospira* Rzehak, 1885. Т и п о в о й в и д (по автору рода): *Trochammina squamata* Jones et Parker, 1860 var. *gordialis* Jones et Parker, 1860, современный, Индийский океан, голотип [Jones et Parker, 1860. P. 304]. Т и п о в о й в и д (предлагается автором): *Glomospira gordialis* (Jones et Parker), 1860, современный, Атлантический океан [12. Pl. 38. Fig. 5–6; 15. С. 50. Табл. IX. Фиг. 6]. *Glomospira*: Rzehak, 1885. P. 126; Chushman, 1928. P. 102; Основы палеонтологии…, 1959. С. 180. non Рис. 93; Loeblich, Tappan, 1987. P. 50-51. Pl. 38. Fig. 5, 6; Раузер-Черноусова, 1993. С. 50. Табл. IX. Фиг. 6; *Gordiammina*: Rhumbler. 1895. P. 84: type species: obj. Schellwien, 1898. P. 265; *Ammodiscus* (*Gordiammina*): Schellwien, 1898. P. 265 (nom. transl.); *Arglomospirum*: Rhumbler, 1913. P. 387 (err. emend). Синонимика рода дана по Леблик и Таппан [12. P. 50–51]. В и д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 3 вида: *Glomospira perplexa* Franke, 1936, синемюр [32. Табл. f-3. Фиг. 13]; *Glomospira* ex gr. *gordialis* (Jones et Parker, 1860), верхний плинсбах – основание тоара, нижний байос – низы нижнего келловея [32. Табл. f-3. Фиг. 14–16]; *Glomospira oxfordiana* Scharovskaja, 1966 (таблица, фиг. 1–3), верхний келловей – оксфорд Западной Сибири и севера Средней Сибири. С р а в н е н и е. Раковины *Glomospira* с одним последним оборотом, расположенным в одной плоскости, сходны с раковинами *Glomospirella*. Отличаются характером навивания (рыхлым, несколько свободным против плотного, правильного, последовательного), формой раковины (субсферической, овоидной, уплощенно-овоидной, угловато-овоидно-уплощенной против дисковидной (плоской, слабо двояковыпуклой, слабо выпукло-вогнутой), очертанием раковины (угловато-округлым против правильного округлого или овального). От рода *Repmanina* Suleymanov, 1966 отличаются типом навивания (неправильно клубковидным против спирально-винтового – вокруг низкой вертикальной оси правильными последовательными оборотами, «как нитки на шпульке»), формой раковины (субсферической, овоидной, уплощенно-овоидной, угловато-овоидно-уплощенной против низкосубцилиндрической). В о з р а с т. Силур – голоцен.

Семейство Ammodiscidae Reuss, 1862, emend. Polkovnikova, hic
(nom. correct. Rhumbler, 1895 [2. P. 83]
ex Ammodiscinea Reuss, 1862 [1. P. 365])

Ammodiscinea part.: Reuss, 1862. P. 365; Ammodiscidae part.: Rhumbler, 1895. P. 83; Ammodiscida part.: Haeckel, 1894. P.185; Ammodisculinidae part.: Rhumbler, 1913. P. 339; Arammodisclidia part.: Rhumbler, 1913. P. 341; Ammodiscidae part.: Даин, Основы палеонтологии…, 1959. С. 180–182; Герке, 1960;

Loeblich, Tappan, 1964. P. C210; Волошинова и др., 1970; Козырева, Фораминиферы верхнеюрских…, 1972. С. 30; Саидова, 1981. С. 16; Loeblich, Tappan, 1984. P. 7; 1987. P. 46; Раузер-Черноусова, 1993. С. 49.

Д и а г н о з. Раковины свободные. Спирально-плоскостные со стрептоспиральным или планиспиральным навиванием или (и) комбинированные. В поздней стадии роста часть второй камеры выпрямляется или в последнем обороте разделяется на две с выпрямлением, или неправильно изогнута с неправильными изгибами по одной из поверхностей. Раковины эволютные или полуэволютные. По форме обычно мономорфные – дисковидные или гетероморфные – в ранней стадии дисковидные, в поздней стадии – в виде трубки, выпрямленные или изогнутые. По очертанию обычно только округлые и овальные, реже – с выпрямленной прямолинейной или изогнутой конечной частью. Стенка раковины агглютинированная, агглютинат кремнистый, с секреционным цементом. Устье обычно простое, расположено в открытом конце трубчатой или псевдотрубчатой камеры. У форм с дихотомически разветвленной второй камерой устье сложное, расположено в открытом конце трубчатых камер. С о с т а в. 2 подсемейства: Glomospirellinae Ciarapica, Zaninetti, 1985; Ammodiscinae Reuss, 1862. З а м е ч а н и я. Основной критерий разделения на подсемейства – преобладающий тип навивания второй длинной камеры. Стрептоспиральное навивание (определение дано автором статьи [22. С. 407]) для Glomospirellinae и планиспиральное – для раковин Ammodiscinae. В о з р а с т. Ранний кембрий – голоцен [29].

Подсемейство Glomospirellinae Ciarapica,
Zaninetti, 1985, emend. Polkovnikova, hic

Glomospirellinae part.: Ciarapica, Zaninetti, 1985. P. 307; Раузер-Черноусова, 1993. С. 50.

Д и а г н о з. Раковины свободные, со спирально-плоскостным – стрептоспиральным навиванием или комбинированные. На ранней стадии роста стрептоспирально навитые – с небольшим колебанием плоскостей навивания или отклонением от планиспирального навивания, или неправильно клубковидные, или вторая камера навита вокруг низкой вертикальной оси правильными последовательными оборотами, «как нитки на шпульке» (*Glomospirella*), или правильно клубковидные (*Annectina*); в поздней стадии роста вторая камера изменяет свое навивание на планиспиральное (по крайней мере, в последнем обороте). Или комбинированные: в поздней стадии роста часть раковины выпрямляется или неправильно изгибается. Раковины эволютные или полуэволютные. По форме: мономорфные – дисковидные, слабо двояковыпуклые, слабо выпукловогнутые; гетероморфные – в ранней стадии дисковидные, в поздней стадии – в виде трубки, выпрямленные или изогнутые. По очертанию обычно только округлые или овальные, реже – с выпрямленной прямолинейной или изогнутой конечной частью. Р о д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 3 рода: *Glomospirella* Plummer, 1945 (нижний кембрий – нижний неоген (миоцен) [22; 29. P. 90]; *Agathamminoides*

Vangerow, 1964 (карбон – пермь) [15. С. 50]; *Annectina* Suleymanov, 1963 (берриас – голоцен) [22. Рис. 1; 29. P. 86]. З а м е ч а н и я. Первоначально авторы выделили подсемейство Glomospirellinae [30. P. 307], указав лишь, что подсемейство «объединяет Ammodiscidae, навитые в клубке». Раузер-Черноусова [15] переописала подсемейство и отнесла к нему раковины «свободные, эволютные полностью или частично, клубкообразно плотно навитые или в комбинации со спирально-плоскостным навиванием, реже – часть второй камеры выпрямленная или неправильно изогнутая; агглютинат обычно тонкозернистый» и включила в это подсемейство 3 рода: *Glomospira*, *Agathamminoides*, *Glomospirella*. Автор статьи по-прежнему придерживается диагноза подсемейства Раузер-Черноусовой 1993 г. [15], существенно его уточнив и расширив объем, а дополнением автора явилось исключение из подсемейства раковин с преобладающим неправильно клубковидным навиванием. Неправильно клубковидные раковины рода *Glomospira* отнесены к семейству Ammovertellinidae. В о з р а с т. Ранний кембрий – голоцен.

Т и п о в о й р о д: *Glomospirella* Plummer, 1945. *Glomospirella*: Plummer, 1945. P. 233; Loeblich, Tappan, 1987. P. 51. Pl. 38. Fig. 1–2; Раузер-Черноусова, 1993. С. 50. Табл. IX. Fig. 8; non *Glomospirella*: Рейтлингер, 1950. С. 27; *Mjatliukaeina*: Сулейманов, 1969. P. 51; *Ammodiscus gaultinus*: Berthelin, 1880. P. 19; *Glomospirella* (*Usbekistania*) part.: Сулейманов, I960. С. 18. Рис. 1. Фиг. 1, 2; *Usbekistania* part.: Loeblich, Tappan, 1987. P. 52. Pl. 39. Fig. 18, 19. Т и п о в о й в и д: *Glomospira umbilicata* Cushman, Waters, 1927, средний карбон, США [12. Pl. 38. Fig. 12; 15. С. 50. Табл. IX. Fig. 8]. В и д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 3 вида: *Glomospirella semiaffixa* Scharovskaja, 1966 (таблица, фиг. 4–6), верхний келловей – оксфорд; *Glomospirella galinae* Scharovskaja, 1966 (таблица, фиг. 7–8) [33. Табл. I. Фиг. 10–11], келловей – оксфорд; *Glomospirella otorica* Romanova, 1972 (таблица, фиг. 9–10) [33. Табл. I. Фиг. 14, 15], верхи верхнего оксфорда – кимеридж Западной Сибири. З а м е ч а н и я. С. Кульвер в 1991 г. публикует данные о первом появлении аммодисцид в отложениях нижнего кембрия Западной Африки и приводит изображение экземпляра, по его мнению, принадлежащего роду *Glomospira* [34. P. 691. Fig. 1 (C)]. Автор статьи считает, что этот экземпляр имеет спирально-плоскостное (стрептоспиральное) навивание, дисковидную форму и характерное для рода устье – в открытом конце псевдотрубчатой камеры, всё это диагностические признаки рода *Glomospirella*. Поэтому временем первого появления представителей рода *Glomospirella* следует считать ранний кембрий. В о з р а с т. Ранний кембрий – ранний неоген (миоцен) [15. С. 50; 29. P. 90].

Подсемейство Ammodiscinae Reuss, 1862
(nom. transl. Rhumbler, 1904 [35. P. 275]
ex Ammodiscinea Reuss, 1862 [1. P. 365])

Ammodiscinae part.: Rhumbler, 1904. P. 275; Саидова, 1981. С. 16; Loeblich, Tappan, 1987. P. 47; Раузер-Черноусова, 1993. С. 49; Kaminski, 2004. P. 245.

Д и а г н о з. Раковины свободные, со спирально-плоскостным – планиспиральным навиванием (*Ammodiscus* Reuss, 1862; *Spirosolenites* Glaessner, 1979) или комбинированные. В поздней стадии роста часть второй камеры выпрямляется (*Rectoammodiscus* Reitlinger, 1993) или в последнем обороте разделяется на две с выпрямлением (*Bifurcammina* Ireland, 1939); или неправильно изогнута с неправильными изгибами по одной из поверхностей (*Hemidiscus* Schellwien, 1898). По форме обычно мономорфные – дисковидные или гетероморфные – в ранней стадии дисковидные, в поздней стадии – в виде трубки, выпрямленные или изогнутые. По очертанию обычно только округлые или овальные, реже – с выпрямленной прямолинейной или изогнутой конечной частью. Устье обычно простое, расположено в открытом конце трубчатой или псевдотрубчатой камеры. У форм с раздвоенной второй камерой (*Bifurcammina*) устье сложное, расположено в открытом конце двух трубчатых камер. Р о д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 5 родов: *Ammodiscus* Reuss, 1862 (нижний кембрий – голоцен) [29. P. 85]; *Rectoammodiscus* Reitlinger, 1993 (силур – карбон) [15. С. 49]; *Bifurcammina* Ireland, 1939 (силур – верхняя пермь) [15. С. 50]; *Hemidiscus* Schellwien, 1898 (карбон – пермь, мезозой) [15. С. 50]; *Spirosolenites* Glaessner, 1979 (нижний кембрий) [12. P. 49; 22. Рис. 1]. В о з р а с т. Ранний кембрий – голоцен.

Т и п о в о й р о д: *Ammodiscus* Reuss, 1862. *Ammodiscus*: Reuss, 1862. P. 365; Bornemann 1874. P. 724; Rhumbler, 1895. P. 83; Loeblich, Tappan. 1954. P. 308; Pokorny, 1958. P. 175; Даин, Основы палеонтологии…, 1959. С. 178–181; Герке, 1960. С. 7; Герке, 1961. С. 121; Loeblich, Tappan, 1964. P. C. 210; Волошинова и др., 1970. С. 49; Козырева, Фораминиферы верхнеюрских…, 1972. С. 34–35; Loeblich, Tappan, 1987. P. 47–48; Раузер-Черноусова, 1993. С. 49; *Involutina* (part.): Terquem, 1862. P. 450; *Arammodiscum*: Rhumbler, 1913. P. 387 (err. emend.); *Grzybowskiella*: Mjatliuk, 1970. P. 70; типовой вид: *Cornuspira angusta* Friedberg, 1901. P. 637. Т и п о в о й в и д: *Ammodiscus infimus* Bornemann, 1874 [Bornemann, 1874. P. 725] (= *Involutina silicea* Terquem, 1862) нижняя юра Франции, лектотип [12. Pl. 36. Fig. 1–2; 15. Табл. IX. Рис. 2]. В о з р а с т. Ранний кембрий – голоцен [29. P. 85]. В и д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 10 видов: *Ammodiscus siliceus* (Terquem, 1862), верхи нижнего – низы верхнего плинсбаха [32]; *Ammodiscus glumaceus* Gerke et Sossipatrova, 1961, низы нижнего тоара – верхи нижнего аалена [32]; *Ammodiscus arangastachiensis* Nikitenko, 1991, низы нижнего байоса – нижний оксфорд [32]; *Ammodiscus uglicus* Ehremeeva 1972 – 2 подвида *Ammodiscus uglicus* Ehremeeva, 1972 subsp. *uglicus* Ehremeeva, 1972 (таблица, фиг. 11), верхи верхнего бата – келловей [32]; *Ammodiscus uglicus* Ehremeeva, 1972 subsp. *ehremeevae* Dain, 1972 (таблица, фиг. 12–14) [33. Табл. I. Фиг. 1–3], оксфорд; *Ammodiscus* aff. *southeyensis* Wall, 1960 (таблица, фиг. 15–16), нижний оксфорд; *Ammodiscus thomsi* Chamney, 1971 (таблица, фиг. 17), оксфорд – кимеридж [32. С. 240]; *Ammodiscus cheradospirus* Loeblich et Tappan, 1950 (таблица, фиг. 18–19), верхи верхнего келловея – верхний оксфорд; *Ammodiscus* *zaspelovae* Kosyreva, 1972, волжский ярус [7]; *Ammodiscus veteranus* Kosyreva, 1972 (таблица, фиг. 20), верхи средневолжского подъяруса – низы нижнего берриаса Западной Сибири [32].

Семейство Turritellellidae Saidova, 1981, emend. Polkovnikova, hic

Turritellellidae: Саидова, 1981. С. 16; Usbekistaniidae part.: Вялов, 1968. С. 5.

Д и а г н о з. Раковины свободные, спирально-конические или комбинированные. Трохоспиральные (трохоидные) – вторая камера в ранней стадии роста навита вокруг вертикальной оси разной высоты (от низкой до высокой) или комбинированно – в ранней стадии трохоидно, в поздней стадии – в одной плоскости. Спирально-винтовые – вторая камера в ранней стадии роста навита вокруг низкой вертикальной оси правильными последовательными оборотами, «как нитки на шпульке», или комбинированно. В поздней стадии роста часть второй камеры может быть навита в одной плоскости (1–2 оборота). По форме субтреугольные, низкосубцилиндрические, удлиненно-субцилиндрические. По очертанию округлые, овальные или удлиненно-овальные. С о с т а в. 2 подсемейства: Turritellellinae Saidova, 1981; Usbekistaniinae Vyalov, 1968.

З а м е ч а н и я. Спирально-конические (трохоспиральные (трохоидные) и спирально-винтовые) раковины объединяет семейство Turritellellidae. Описание семейства уточнено автором, а дополнением явилось то, что к семейству Turritellellidae отнесены роды, имеющие только свободную раковину (против свободных и прикрепленных у автора семейства), и то, что семейство было разделено на два подсемейства. Выделение подсемейств основывается на типе навивания второй псевдотрубчатой или трубчатой камеры. Раковины в ранней стадии роста, навитые трохоспирально, по форме субтреугольные или удлиненно-субцилиндрические, объединяет подсемейство Turritellellinae. Раковины, навитые вокруг низкой вертикальной оси правильными последовательными оборотами, «как нитки на шпульке», по форме низкосубцилиндрические, объединяет подсемейство Usbekistaniinae. В о з р а с т. Ранний кембрий – голоцен [29].

Подсемейство Turritellellinae Saidova, 1981, emend. Polkovnikova, hic

Turritellellinae: Саидова, 1981. С. 16; Раузер-Черноусова, 1993. С. 51; Usbekistaniidae part.: Вялов, 1968. С. 5; Usbekistaniinae part.: Loeblich, Tappan, 1982. P. 26; 1987. P. 51; Kaminski, 2004. P. 245.

Д и а г н о з. Раковины свободные, спирально-конические, трохоспиральные (трохоидные) или спирально-винтовые, все полностью или только в начальной части, или комбинированные. Вторая камера навита вокруг вертикальной оси разной высоты (от низкой до высокой) в плотную высокую винтовую спираль с небольшим углом расширения (*Turritellella* Rhumbler, 1904) или в низкую трохоидную спираль с большим расширением (*Arenoturrispirilina* Tairov, 1956). Или в ранней стадии роста навиты трохоидно, в поздней стадии – в одной плоскости (*Ammodiscoides* Chushman, 1909). По форме субтреугольные, удлиненно-субцилиндрические. По очертанию округлые, овальные или удлиненно-овальные. Р о д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 3 рода: *Turritellella* Rhumbler, 1904 (нижний кембрий – голоцен) [29. P. 99]; *Ammodiscoides* Chushman, 1909 (средний карбон (московский) – голоцен) [36. P. 16; 29. P. 85]; *Arenoturrispirilina* Tairov, 1956 (келловей – голоцен) [22. Рис. 1; 36. P. 17]. З а м е ч а н и я. Описание подсемейства уточнено автором, а дополнением явилось то, что к подсемейству Turritellellinae отнесены роды, имеющие только свободную раковину (против свободных и прикрепленных у автора подсемейства). В о з р а с т. Ранний кембрий – голоцен [34; 29. P. 99].

Т и п о в о й р о д: *Turritellella* Rhumbler, 1904. *Turritellella*: Rhumbler, 1904, S. 283 (nom. subst. pro *Turritellopsis* Rhumbler, 1895); Даин, Основы палеонтологии…, 1959. С. 181; Loeblich, Tappan, 1987. P. 52; *Turritellopsis*: Rhumbler, 1904. P. 289 (nom. correct. pro *Turritellopsis* Rhumbler, 1895) (non *Turriiellopsis* Sars, 1878); *Turitellopsis*: Rhumbler 1895. P. 84 (nom. imperf.); *Arturritellum*: Rhumbler, 1913. P. 387 (err. emend.). Синонимика рода дана по Леблик и Таппан [12. P. 52]. Т и п о в о й в и д: *Trochammina shoneana* Siddal, 1878, современные, северная Атлантика, голотип [Siddal, 1878. P. 46; 12. Pl. 39. Fig. 22, 23; 15. Табл. IX. Фиг. 11]. В о з р а с т. Ранний кембрий – голоцен [34; 29. P. 99]. В и д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 4 вида: *Turritellella giffordi* Hedinger, 1993 [37], верхняя часть нижнего кимериджа Канады, f-слои с *Haplophragmoides* (?) *canuiformis* JF39 в интерпретации Б.Л. Никитенко [32. С. 390–391]; *Turritellella parva* Hedinger, 1993, там же [37]; *Turritellella volubilis* Gerke et Sossipatrova, 1961, верхний синемюр – верхний плинсбах Западной Сибири [32. Табл. f-4. Фиг. 8, 10].

Подсемейство Usbekistaniinae Vyalov, 1968, emend. Polkovnikova, hic
(nom. transl. Loeblich, Tappan, 1982 ex Usbekistaniidae Vyalov, 1968)

Usbekistaniidae part.: Вялов, 1968. С. 5; Turritellellinae part.: Саидова, 1981. С. 16; Раузер-Черноусова. 1993. С. 51; Usbekistaniinae part.: Loeblich, Tappan, 1982. P. 26; 1987. P. 51; Kaminski, 2004. P. 245.

Д и а г н о з. Раковины свободные, спирально-конические, спирально-винтовые. Вторая камера навита вокруг низкой вертикальной оси правильными последовательными оборотами, «как нитки на шпульке», или комбинированно. В поздней стадии роста часть второй камеры навита вокруг оси, расположенной под некоторым углом к начальной части раковины, в одной плоскости (0,5–2 оборота). По форме низкосубцилиндрические. По очертанию округлые или овальные. Р о д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 2 рода: *Usbekistania* Suleymanov, 1960 (силур? – голоцен) [12. P. 52]; *Repmanina* Suleymanov, 1966 (юра – голоцен) [12. P. 52; 22. Рис. 1; 36. P. 29]. З а м е ч а н и я. Раковины, свободные, навитые вокруг низкой вертикальной оси правильными последовательными оборотами, «как нитки на шпульке», по форме низкосубцилиндрические, объединяет подсемейство Usbekistaniinae. Описание подсемейства уточнено автором, а дополнением явилось предложение принять новый типовой вид рода *Usbekistania* [38. С. 18. Рис. 1.

Фиг. 4], исключить из рода и подсемейства раковины дисковидной формы [38. С. 18. Рис. 1. Фиг. 1–3] и отнести эти формы к роду *Glomospirella* и подсемейству Glomospirellinae. В о з р а с т. Силур? – голоцен [12. P. 51; 15; 29].

Т и п о в о й р о д: *Usbekistania* Suleymanov, 1960. *Glomospirella* (*Usbekistania*) part.: Сулейманов, 1960. С. 18. Рис. 1, Фиг. 4; *Usbekistania* part.: Loeblich, Tappan, 1964. P. C212 (nom. transl.); 1987. P. 52. Pl. 39. Fig. 20; *Discospirella:* Fuchs, 1967. P. 260; type species: *Discospirella obscura* Fuchs, 1967. Т и п о в о й в и д (по автору рода): *Glomospirella* (*Usbekistania*) *mubarekensis* Suleymanov, 1960, голотип: ВНИГРИ, № 517-60, Узбекистан, Бухарский вал, станция Мубарек, скв. 3, глубина 250–260 м, палеоцен [38. С. 18. Рис. 1. Фиг. 1; 12. Pl. 39. Fig. 18]. Т и п о в о й в и д (предлагается автором): *Glomospirella* (*Usbekistania*) *mubarekensis* Suleymanov, 1960 subsp.: ВНИГРИ, № 517-56, Узбекистан, низовье р. Аму-Дарьи, киш. Кара-Узяк, верхний эоцен [38. С. 18. Рис. 1. Фиг. 4; 12. Pl. 39. Fig. 20]. С р а в н е н и е. Род *Usbekistania* от рода *Glomospirella* отличается формой раковины (низкосубцилиндрической против дисковидной). В о з р а с т. Силур? – голоцен [12. P. 52].

Р о д *Repmanina* Suleymanov, 1966. *Repmanina*: Сулейманов: Арапова, Сулейманов, I966. С. 122; Loeblich, Tappan, 1987. P. 52. Pl. 39. Fig. 24–26. Т и п о в о й в и д: *Trochammina squamata* Jones et Parker, 1860 var. *charoides* Jones et Parker, 1860, современный, Тихий океан [Jones et Parker, 1860. P. 304; 39. С. 122]. В и д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. *Repmanina* sp. indet. [ранее *Turritellella volubilis* [32. Табл. f-4. Фиг. 9], нижняя юра, верхний синемюр – верхний плинсбах Западной Сибири. С р а в н е н и е. От рода *Glomospira* отличается типом навивания (спирально-винтовым – вокруг низкой вертикальной оси правильными последовательными оборотами, «как нитки на шпульке», против неправильно клубковидного), формой раковины (низкосубцилиндрической против субсферической, овоидной, уплощенно-овоидной, угловато-овоидно-уплощенной). От рода *Usbekistania* отличается отсутствием оборотов в поздней стадии роста, расположенных в одной плоскости. В о з р а с т. Юра – голоцен [39; 12; 36. P. 29].

Incertae sedis

Р о д *Dolgenia* Kemper, 1995 [40. P. 77–78. Taf. 2. Fig. 3, 8-10; Taf. 3. Fig. 1]. Т и п о в о й в и д: *Dolgenia convoluta* Kemper, 1995, T 527/5 BGR – Ганновер, скв. Долген IV/1, 94,5 м, нижний мел, низы среднего апта, Германия, голотип [40. Taf. 2. Fig. 3].

Д и а г н о з. «Вид и род Tolypammininae, навивание которого первоначально вполне правильное и подобно *Ammodiscus* образует спираль, но затем становится нерегулярным и приподнимается. Стенка умеренно тонкоагглютинированная» [40. P. 77]. З а м е ч а н и я. На экземплярах, приведенных Е. Кемпер [40. Taf. 2. Fig. 3, 8–10; Taf. 3. Fig. 1], для рода и вида нет следов прикрепления, поэтому непонятно отнесение их к подсемейству Tolypammininae. В ранней стадии роста можно наблюдать как планиспиральное, так и стрептоспиральное навивание; в поздней стадии часть трубчатой камеры отходит от ранней части раковины, выпрямляется или изгибается. Устье округлое в конце трубчатой камеры. В и д о в о й с о с т а в и р а с п р о с т р а н е н и е. 1 вид: *Dolgenia* [ранее *Lituotuba*] *igarkaensis* (Bulynnikova, 1990), верхняя часть верхнего келловея – низы нижнего оксфорда Западной Сибири [13. С. 25–26. Табл. 3. Фиг. 9].

Таким образом, в классе фораминифер подкласса Textulariata отряда Ammodiscida надсемейство Ammodiscoidea объединяет фораминиферы со свободными раковинами в составе четырех семейств: Ammovolumminidae (изогнутые, скрученные или навитые незавершенной спиралью, или с одним оборотом; коротко-конусовидной (слабоизогнутые, сильноизогнутые) или булавовидной формы); Ammovertellinidae (неправильно клубковидные или комбинированные; мономорфные – в виде клубка неправильной формы, субсферические, овоидные, уплощенно-овоидные, угловато-овоидно-уплощенные; гетероморфные – в ранней стадии роста в виде клубка неправильной формы или дисковидные, в поздней стадии – в виде трубки, выпрямленные, прямолинейно-удлиненные или изогнутые: S-образно, U-образно); Ammodiscidae (спирально-плоскостные или комбинированные; обычно мономорфные – дисковидной формы или гетероморфные – в ранней стадии роста дисковидные, в поздней стадии – в виде трубки, выпрямленные или изогнутые); Turritellellidae (спирально-конические; субтреугольной, низкосубцилиндрической, удлиненно-субцилиндрической формы). В семействе Ammodiscidae выделяют два подсемейства – Glomospirellinae (со стрептоспиральным навиванием (определение уточнено автором [22]); обычно мономорфные – дисковидные, слабо двояковыпуклые, слабо выпукловогнутые) и Ammodiscinae (с планиспиральным навиванием или комбинированные; обычно мономорфные – дисковидные или гетероморфные – в ранней стадии роста дисковидные, в поздней стадии – в виде трубки, выпрямленные или изогнутые). В семействе Turritellellidae выделяются два подсемейства – Turritellellinae (трохоспиральные (трохоидные) или спирально-винтовые, все полностью или только в начальной части, или комбинированные; субтреугольной, удлиненно-субцилиндрической формы) и Usbekistaniinae (спирально-винтовые, вторая камера навита вокруг низкой вертикальной оси правильными последовательными оборотами, «как нитки на шпульке», или комбинированно; низкосубцилиндрической формы).

Заключение

Несмотря на существующие разногласия в определении ранга фораминифер, микропалеонтологи и протозоологи придают важнейшее значение в классификации и выделении таксонов фораминифер морфологии раковины. Микропалеонтологи придают фораминиферам ранг класса, но при этом состав надсемейств, семейств, подсемейств отряда Ammodiscida и их систематическое положение неоднозначны. Автор в качестве главнейшего признака в выделении отряда Ammodiscida принимает агглютинированный тип стенки кремнистого состава и спиральный характер строения двухкамерной раковины со второй псевдотрубчатой или (и) трубчатой неподразделенной камерой. Для выделения надсемейства Ammodiscoidea основным признаком является свободный характер раковины, выразившийся в отсутствии на раковине следов прикрепления, принимается во внимание, и ряд диагностических признаков (тип строения = тип навивания, форма). Тип строения раковины, обусловленный основным типом навивания второй камеры, является основным морфологическим критерием для выделения семейств, а его разновидности позволяют провести разделение (если это возможно) на подсемейства. Определено таксономическое положение родов и распространенных в юрских отложениях Западной Сибири стратиграфически важных видов надсемейства Ammodiscoidea, с учетом собственных и литературных данных установлено их стратиграфическое распространение.

Благодарю Rachel Bays (Библиотека Университета Женевы), д-ра Андрея Эрнста (Andrej Ernst) (Институт Геологии Университета Гамбурга) за предоставление необходимой литературы; канд. геол.-мин. наук Л.К. Левчук (Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск) и Г.М. Татьянина (Томский государственный университет, Томск), предоставивших автору раковины аммодискусов.

Литература

1. *Reuss A.E.* Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen // Sitzungsber. Kgl. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Cl. 1862. Bd. 44. S. 355–396.
2. *Rhumbler L.* Entwurf eines Nattirlichen Systems der Thalamophoren // Nachr. Ges. Wiss. Gottingen. Math.-phys. Kl. 1895. Vol. I. S. 51–98.
3. *Cushman J.A.* Foraminifera. Their classification and economic use // Cushman Lab. Foram. Research. Spec. Publ. 1928. № 1. 401 p.
4. *Chapman F., Parr W.J., Collins A.C.* Tertiary foraminifera of Victoria, Australia. The Balcombian deposits of Port Phillip. Part III // Journal of the Linnaean Society of London. Zoologv. 1934. Vol. 38, № 262. P. 553–577.
5. *Фурсенко А.В.* Основные этапы развития фаун фораминифер в геологическом прошлом // Тр. Ин-та геол. наук АН БССР. 1958. Вып. 1. С. 10–29.
6. *Основы* палеонтологии. Т. 1 : Общая часть. Простейшие / отв. ред. Д.М. Раузер-Черноусова, А.В. Фурсенко. М. : Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.
7. *Фораминиферы* верхнеюрских отложений Западной Сибири / С.П. Булынникова, Л.Г. Даин, В.Ф. Козырева, В.К. Комиссаренко, В.И. Левина, К.Е. Тылкина : Труды Всесоюз. нефт. науч.-исслед. ин-та. Л. : Недра, 1972. Вып. 317. 272 с.
8. *Григялис А.А.* О высших таксонах фораминифер. Пелеонтологический журнал. 1978. № 3. С. 3–12.
9. *Введение* в изучение фораминифер. (Классификация мелких фораминифер мезокайнозоя) / под ред. Субботиной Н.Н., Волошиновой Н.А., Азбель А.Я. Л. : Недра, 1981. 211 с.
10. *Михалевич В.И.* Систематика и эволюция фораминифер в свете новых данных по их цитологии и ультраструктуре // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных / под ред. М.В.Крылова, Я.И. Старобогатова. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. : Наука, 1980. Т. 94. С. 42–61.

11. *Саидова Х.М.* О современном состоянии системы надвидовых таксонов кайнозойских бентосных фораминифер. М. : Институт океанологии им. Ширшова АН СССР, 1981. 73 с.
12. *Loeblich A.R., Tappan H.* Foraminiferal genera and their classification. N.Y. : Van Nostrand Reinhold, 1988 (1987). Vol. 1. 970 p.; Vol. 2. 212 p. Pl. 847.
13. *Атлас* моллюсков и фораминифер морских отложений верхней юры и неокома Западно-Сибирской нефтегазоносной области. Т. 2 : Фораминиферы / сост.: С.П. Булынникова, В.К. Комиссаренко, Н.А. Белоусова, Е.Д. Богомякова, Г.Е. Рылькова, К.Е. Тылкина. М. : Недра, 1990. 359 с.
14. *Маслакова Н.И., Горбачик Т.Н., Алексеев А.С., Барсков И.Н., Голубев С.Н., Назаров Б.Б., Петрушевская М.Г.* Микропалеонтология : учебник. М. : Изд-во МГУ, 1995. 256 с.
15. *Справочник* по систематике фораминифер палеозоя (за исключением эндотироидей и пермских многокамерных лагеноидей) / отв. ред. Д.М. Раузер-Черноусова, Е.А. Рейтлингер. М. : Наука, 1993. 126 с.
16. *Lee J.J., Pawlowski J., Debenay J.P., Whittaker J.E., Banner F.T., Gooday A.J., Tendal O., Haynes J., Faber W.W.* Class Foraminifera. Lee J.J., Leedale G.F., Bradbury P. (eds), An Illustrated Guide to the Protozoa, second edition. Society of Protozoologists. Lawrence, Kansas : Allen Press. 2000. P. 877–951.
17. *Kaminski M.A.* The Year 2000 Classification of Agglutinated Foraminifera. In: Bubik M., Kaminski M.A. (eds). Proceedings of the Sixth International Workshop on Agglutinated Foraminifera // Grzybowski Foundation Special Publication. 2004. № 8. P. 237–255.
18. *Бугрова Э.М.* Практическое руководство по микрофауне. Т. 8 : Фораминиферы кайнозоя / ред. Э.М. Бугрова. СПб. : Изд-во ВСЕГЕИ, 2005. С. 20–32.
19. *Подобина В.М.* Предлагаемая система фораминифер (высшие таксоны) // Вестник Томского государственного университета. 2014. № 380. С. 215–224.
20. *Pawlowski J., Holzmann M., Tyszka J.* New supraordinal classification of Foraminifera: Molecules meet morphology // Marine Micropaleontology. 2013. Vol. 100. P. 1–10.
21. *Mikhalevich B.I.* New insight into the systematics and evolution of the foraminifera // Micropaleontology. 2013. Vol. 59, № 6. P. 493–527.
22. *Полковникова Е.В.* Классификация фораминифер отряда Ammodiscida и надсемейства Tolypamminoidea // Вестник Томского государственного университета. 2015. № 400. С. 404–413.
23. *Основы* палеонтологии. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные / отв. ред. Н.Е. Чернышева. М. : ГОНТИ, 1960. Т. 8. С. 291–292.
24. *Международный* кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук / пер. с англ. и фр. И.М. Кержнера ; ред. перевода А.П. Андрияшев, Я.И. Старобогатов. М. : Т-во научных изданий КМК, 2004. 223 с.
25. *Коробков И.А.* Палеонтологические описания. Л. : Недра, 1978. 208 с.
26. *Bender H.* Test structure and classification in agglutinated foraminifera // Proceedings of the Fourth International Workshop on Agglutinated Foraminifera / M.A. Kaminski, S. Geroch, M.A. Gasinski. Grzybowski Foundation Special Publication. 1995. № 3. P. 27–70.
27. *Поярков Б.В.* Развитие и распространение девонских фораминифер. М. : Наука, 1979. 172 с.
28. *Черных В.В.* Новые позднесилурийские фораминиферы Урала // Палеонтологический журнал. 1967. № 2. С. 37–42.
29. *Kaminski M.A., Setoyama E., Cetean C.G.* Revised Stratigraphic Ranges and the Phanerozoic Diversity of Agglutinated Foraminiferal Genera // Proceedings of the Seventh International Workshop on Agglutinated Foraminifera / M.A. Kaminski, R. Coccioni (eds.). Grzybowski Foundation Special Publication. 2008. № 13. P. 79–106.
30. *Ciarapica G., Zaninetti L.* Gandinella apenninica n. gen., n. sp. (foraminifère) dans le Trias superieur (Rhétien, biozone à Triasina Hantkeni du Monte Cetona, Apennin septentrional // Revue de Paléobiologie. 1985. Vol. 4, № 2. P. 307–310.

31. *Сулейманов И.С.* О новом роде и виде фораминифер из сем. AMMODISCIDAE // Докл. АН УзССР. 1959. № 7. С. 19–20.
32. *Никитенко Б.Л.* Стратиграфия, палеобиогеография и биофации юры Сибири по микрофауне (фораминиферы и остракоды). Новосибирск : Параллель, 2009. 680 с.
33. *Полковникова Е.В.* Представители семейства Ammodiscidae Reuss, 1862 в комплексах фораминифер из оксфордских и нижнекимериджских отложений юго-востока Западной Сибири // Эволюция жизни на Земле : материалы IV Международного симпозиума. Томск : ТМЛ-Пресс, 2010. С. 398–402.
34. *Culver S.* Early Cambrian Foraminifera from West Africa // Science. 1991. № 254. P. 689–691.
35. *Rhumbler L.* Systematische Zusammen-stellung der recenten Reticulosa // Archiv fur Prolisien-kunde. 1904. № 3. P. 181–294.
36. *Sepkoski J.* A Compendium of Fossil Marine Animal Genera // Bulletins of American Paleontology. 2002. № 363. 560 p.
37. *Hedinger A.S.* Upper Jurassic (Oxfordian-Volgian) Foraminifera from the Husky Formation, Aklavik Range, District of Mackenzie, Northwest Territories // Geological Survey of Canada. 1993. Bull. 439. P. 173.
38. *Сулейманов Н.С.* Новый подрод и два новых вида из семейства AMMODISCIDAE // Докл. АН УзССР. 1960. № 2. С. 18–20.
39. *Арапова Н.Д., Сулейманов Н.С.* О фораминиферах из коньякских отложений Западного Узбекистана и Кызылкумов // Ташкентский государственный университет им. В.И. Ленина. 1966. Вып. 273. С.121–127.
40. *Kemper E.* Abfolge und Verbreitung der Foraminiferen im Barreme und Apt Nordwest-Deutschlands // Geologisches Jahrbuch. Reihe A: Allgemeine und regionale Geologie BRD und Nachbargebiete, Tektonik, Stratigraphie, Palaeontologie. Hannover. 1995. № 141. P. 63–111.
41. *Решение* 6-го Межведомственного стратиграфического совещания по рассмотрению и принятию уточненных стратиграфических схем мезозойских отложений Западной Сибири / гл. ред. Ф.Г. Гурари. Новосибирск : СНИИГГиМС, 2004. 114 с., прил. 3 на 31 листе.

Поступила 24.12.2015 г.; повторно 28.02.2016 г.; принята 10.03.2016 г.

Полковникова Елена Валентиновна – н.с. лаборатории микропалеонтологии, геолого-географического факультета Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: polkovnikova@ggf.tsu.ru

Polkovnikova EV. The classification of foraminifera from the superfamily Ammodiscoidea. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):102-125. doi: 10.17223/19988591/33/7 In Russian, English summary

Elena V. Polkovnikova

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

The classification of foraminifera from the superfamily Ammodiscoidea

The aim of the present paper was to define and determine the taxonomic position of foraminiferal genera and species of the superfamily Ammodiscoidea, which are widely distributed and stratigraphically important for the Jurassic deposits of Western Siberia. Moreover, the micropaleontologists' insight was taken into account as to the

foraminiferal rank as a class and the group of bicamerate foraminifera with coiled structure, having the second pseudo-tubular or/and tubular indivisible chamber and agglutinated siliceous wall like the order Ammodiscida.

The collections of foraminiferal tests served as the material along with the results of investigation of borehole sections of Western Siberia which we obtained during the scientific exploration. The main feature for isolating the superfamily Ammodiscoidea was a free character of the test manifesting itself in the absence of attachment scars as well as a number of diagnostic signs (a construction type = type of coiling, a form). The test structure depending on the main type of coiling in the second chamber is the principal morphologic criterion for establishing families and its varieties permit dividing (if possible) into subfamilies.

We established that the superfamily Ammodiscoidea comprised four families: Ammovolumminidae Chernykh, 1967, emend. Polkovnikova, hic (curved or coiling, coiled with the incomplete spiral, or with one whorl); Ammovertellinidae Saidova, 1981, emend. Polkovnikova, hic (irregular coiled or combined); Ammodiscidae Reuss, 1862 (planispiral or combined); Turritellellidae Saidova, 1981, emend. Polkovnikova, hic (conical coiled). In the family Ammodiscidae, we distinguished two subfamilies: Glomospirellinae Ciarapica et Zaninetti, 1985, emend. Polkovnikova, hic (with streptospiral coiling) and Ammodiscinae Reuss, 1862 (with planispiral coiling or combined). We proposed that the family Turritellellidae contain two subfamilies: Turritellellinae Saidova, 1981, emend. Polkovnikova, hic (trochospiral (trochiform), as a whole or only in the initial part, or combined) and Usbekistaniinae Vyalov, 1968, emend. Polkovnikova, hic (trochospiral, the second chamber is coiled around the low vertical axis with regular consecutive turns “like the yarn on the bobbin” or combined). The synonyms and re-description of the previously established families and subfamilies are reported in this work. We refined the taxonomic positions of genera and stratigraphically important species occurring in the Jurassic deposits of Western Siberia. The images of the studied genera and species of the superfamily Ammodiscoidea are presented as photos in the Plate).

Acknowledgments: We thank Rachel Bays (University Library of Geneva) and Dr. Andrej Ernst (Institut für Geologie, Universität Hamburg) for providing necessary literature; Cand. Sci (Geol. Min.) LK Levchuk (Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk) and GM Tat’janin (Tomsk State University, Tomsk) for providing the author with Ammodiscus tests.

The article contains 1 Plate, 41 References.

Key words: Foraminifera; Ammodiscoidea; classification; composition; distribution; Western Siberia.

References

1. Reuss AE. Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Matematisch-Naturwissenschaftliche Classe*. 1862;44(1):355-396. In German
2. Rhumbler L. Entwurf eines Nattirlichen Systems der Thalamophoren. *Nachrichten von der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Mathematisch-Physikalische Klasse.* 1895;1:51-98. In German
3. Cushman JA. Foraminifera: their classification and economic use. *Cushman Laboratory for Foraminiferal Research Special Publication.* 1928;1:401.
4. Chapman F, Parr WJ, Collins AC. Tertiary foraminifera of Victoria, Australia. – The Balcombian deposits of Port Phillip. Part III. *Journal of the Linnaean Society of London. Zoology*. 1934;38(262):553-577. doi: 10.1111/j.1096-3642.1934.tb00996.x

5. Fursenko AV. Osnovnye etapy razvitiya faun foraminifer v geologicheskom proshlom [Milestones of foraminifera faunas in the geological past]. *Trudy instituta geologicheskikh nauk akademii nauk BSSR*. 1958;1:10-29. In Russian
6. Osnovy paleontologii. Obshchaya chast'. Prosteyshie [Fundamentals of paleontology. General part. Protozoa]. Vol. 1. Rauzer-Chernousova DM, Fursenko AV, editors. Moscow: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR; 1959. 428 p. In Russian
7. Bulynnikova SP, Dain LG, Kozyreva VF, Komissarenko VK, Levina VI, Tylkina KE. Foraminifery verkhneyurskikh otlozheniy Zapadnoy Sibiri [Foraminifera of upper Jurassic deposits in West Siberia]. *Trudy Vsesoyuznogo neftyanogo nauchno-issledovatel'skogo instituta – Proceedings of the All-Union Petroleum Research Institute.* Vol. 317. Leningrad: Nedra Publ.; 1972. 272 p. In Russian
8. Grigyalis AA. O vysshikh taksonakh foraminifer [On the highest taxa of foraminifers]. *Paleontologicheskiy zhurnal – Paleontological Journal*. 1978;3:3-12. In Russian
9. *Vvedenie v izuchenie foraminifer (Klassifikatsiya melkikh foraminifer mezokaynozoya)* [Introduction to the study of foraminifera (Classification of small foraminifera of the Meso-Cenozoic)]. Subbotina NN, Voloshinova NA, Azbel' AYa, editors. Leningrad: Nedra Publ.; 1981. 211 p.
10. Mikhalevich VI. Sistematika i evolyuciya foraminifer v svete novyikh dannyikh po ih citologii i ul'trastrukture [Systematics and evolution of the Foraminifera in view of the new data on their cytology and ultrastructure]. In: *Printsipy postroeniya makrosistemy odnokletochnykh zhivotnykh. Trudy Zoologicheskogo instituta Akademii Nauk SSSR* [Principles of forming the macrosystem of unicellular animals]. Krylova MV, Starobogatova YaI, editors. 1980;94:42-61. In Russian
11. Saidova KhM. O sovremennom sostoyanii sistemy nadvidovykh taksonov kaynozoyskikh bentosnykh foraminifer [The present state of supra-species taxa of Cenozoic benthic foraminifera]. Moscow: Institut okeanologii im. Shirshova Akademii Nayk SSSR Publ.; 1981. 73 p. In Russian
12. Loeblich AR, Tappan H. Foraminiferal genera and their classification. New York: Van Nostrand Reinhold Publ.; 1988(1987). Vol. 1. 970 p.; Vol. 2. 212 p.
13. Bulynnikova SP, Komissarenko VK, Belousova NA, Bogomyakova ED, Ryl'kova GE, Tylkina KE. Atlas mollyuskov i foraminifer morskikh otlozheniy verkhney yury i neokoma Zapadno-Sibirskoy neftegazonosnoy oblasti [Atlas of mollusks and foraminifera of marine deposits of the Upper Jurassic and Neocomian of the West Siberian oil and gas field]. Vol. 2. Moscow: Nedra Publ.; 1990. 359 p. In Russian
14. Maslakova NI, Gorbachik TN, Alekseev AS, Barskov IN, Golubev SN, Nazarov BB, Petrushevskaya MG. Mikropaleontologiya [Micropaleontology]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1995. p. 256. In Russian
15. Spravochnik po sistematike foraminifer paleozoya (za isklyucheniem endotiroidey i permskikh mnogokamernykh lagenoidey) [Reference on the Paleozoic foraminifera systematics (except endotiroides and Permian multicellular lagenoides)]. Rauzer-Chernousova DM, Reytlinger EA, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1993. 126 p. In Russian
16. Lee JJ, Pawlowski J, Debenay JP, Whittaker JE, Banner FT, Gooday AJ, Tendal O, Haynes J, Faber WW. Class Foraminifera. In: *An Illustrated Guide to the Protozoa.* Society of Protozoologists. 2nd ed. Lee JJ, Leedale GF & Bradbury P, editors. Lawrence, Kansas: Allen Press Publ.; 2000. pp. 877-951.
17. Kaminski MA. The Year 2000 Classification of Agglutinated Foraminifera. In: *Grzybowski Foundation Special Publication*. Proc. of the Sixth International Workshop on Agglutinated Foraminifera. Bubik M, Kaminski MA, editors. 2004;8:237-255.
18. Bugrova EM. *Prakticheskoe rukovodstvo po mikrofaune* [Practical Guide to microfauna]. Vol. 8. Bugrova EM, editor. St. Petersburg: VSEGEI Publ.; 2005. pp. 20-32. In Russian

19. Podobina VM. The suggested system of foraminifera (higher taxa). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2014;380:215-224. In Russian, English summary
20. Pawlowski J, Holzmann M, Tyszka J. New supraordinal classification of Foraminifera: Molecules meet morphology. *Marine Micropaleontology*. 2013;100:1-10. doi: 10.1016/j.marmicro.2013.04.002
21. Mikhalevich VI. New insight into the systematics and evolution of the foraminifera. *Micropaleontology*. 2013;59(6):493-527.
22. Polkovnikova EV. Classification of foraminifera from order Ammodiscida and superfamily Tolypamminoidea. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2015;400:404-413. In Russian, English summary. doi: 10.17223/15617793/400/61
23. Osnovy paleontologii. Chlenistonogie, trilobitoobraznye i rakoobraznye [Fundamentals of paleontology. Arthropoda, Trilobitomorpha and Crustacea]. Vol. 8. Chernysheva NE, editor. Moscow: GONTI Publ.; 1960. pp. 291-292. In Russian
24. Mezhdunarodnyy kodeks zoologicheskoy nomenklatury. Izdanie chetvertoe [International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. Adopted by the International Union of Biological Sciences]. 2nd ed. Kerzhner IM, translated from English and France; Andriyashev AP, Starobogatov YaI, translated editors. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2004. 223 p. In Russian
25. Korobkov IA. Paleontologicheskie opisaniya [Paleontological descriptions]. Leningrad: Nedra Publ.; 1978. 208 p. In Russian
26. Bender H. Test structure and classification in agglutinated foraminifera. In: *Grzybowski Foundation Special Publication.* Proc. of the Fourth International Workshop on Agglutinated Foraminifera. Kaminski MA, Geroch S. & Gasinski MA, editors. 1995;3:27-70.
27. Poyarkov BV. Razvitie i rasprostranenie devonskikh foraminifer [Develoment and distribution of Devonian foraminifera]. Moscow: Nauka Publ.; 1979. 172 p. In Russian
28. Chernykh VV. Novye pozdnesiluriyskie foraminifery Urala [New Late Silurian foraminifera of the Urals]. *Peleontologicheskiy zhurnal – Paleontological Journal*. 1967;2:37-42. In Russian
29. Kaminski MA, Setoyama E, Cetean CG. Revised Stratigraphic Ranges and the Phanerozoic Diversity of Agglutinated Foraminiferal Genera. In: *Grzybowski Foundation Special Publication*. Proc. of the Seventh International Workshop on Agglutinated Foraminifera. Kaminski MA, Coccioni R, editors. 2008;13:79-106.
30. Ciarapica G, Zaninetti L. Gandinella apenninica n. gen., n. sp. (foraminifère) dans le Trias superieur (Rhétien, biozone à Triasina Hantkeni du Monte Cetona, Apennin septentrional. *Revue de Paléobiologie*. 1985;4(2):307-310. In French
31. Suleymanov IS. O novom rode i vide foraminifer iz sem. AMMODISCIDAE [On a new foraminifera genus and species from AMMODISCIDAE family]. *Doklady akademii nauk UzSSR*. 1959;7:19-20. In Russian
32. Nikitenko BL. Stratigrafiya, paleobiogeografiya i biofatsii yury Sibiri po mikrofaune (foraminifery i ostrakody) [Stratigraphy, paleobiogeography and biofacies of the Jurassic of Siberia by microfauna (foraminifera and ostracods)]. Novosibirsk: Parallel’ Publ.; 2009. 680 p. In Russian
33. Polkovnikova EV. Predstaviteli semeystva Ammodiscidae Reuss, 1862 v kompleksakh foraminifer iz oksfordskikh i nizhnekimeridzhskikh otlozheniy yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Representatives of family Ammodiscidae Reuss, 1862 in foraminiferal assemblages from the Oxfordian and Lower Kimmeridgian deposits in the south-east Western Siberia]. In: *Evolyutsiya zhizni na Zemle* [The evolution of life on Earth. Proc. of the IV Int. Symposium (Tomsk, Russia, 10-12 November, 2010)]. Podobina VM, editor. Tomsk: TML-Press Publ.; 2010. pp. 398-402. In Russian

34. Culver S. Early Cambrian Foraminifera from West Africa. *Science*. 1991;254:689-691.
35. Rhumbler L. Systematische Zusammen-stellung der recenten Reticulosa. *Archiv fur Prolisien-kunde*. 1904;3:181-294. In German
36. Sepkoski J. A Compendium of Fossil Marine Animal Genera. In: *Bulletins of American Paleontology*. Vol. 364. Ithaca, NY: Paleontological Research Institution; 2002. 560 p.
37. Hedinger AS. Upper Jurassic (Oxfordian-Volgian) Foraminifera from the Husky Formation, Aklavik Range, District of Mackenzie, Northwest Territories. *Geological Survey of Canada*. 1993. Bull. 439. 173 p.
38. Suleymanov IS. Novyy podrod i dva novykh vida iz semeystva AMMODISCIDAE [A new subgenus and two new species from Ammodiscidae family]. *Doklady Akademii Nauk UzSSR*. 1960;2:18-20. In Russian
39. Arapova ND, Suleymanov NS. O foraminiferakh iz kon‘yakskikh otlozheniy Zapadnogo Uzbekistana i Kyzylkumov [On foraminifera from Coniacian deposits of Western Uzbekistan and the Kyzylkum]. Tashkent: Tashkentskiy gosudarstvennyy universitet im. VI Lenina Publ.; 1966;273:121-127. In Russian
40. Kemper E. Abfolge und Verbreitung der Foraminiferen im Barreme und Apt Nordwest-Deutschlands [Stratigraphic distribution of Barremian and Aptian foraminifera in Northwest Germany]. *Geologisches Jahrbuch*. *Reihe A: Allgemeine und regionale Geologie BRD und Nachbargebiete, Tektonik, Stratigraphie, Palaeontologie.* 1995;141:63-111. In German
41. Reshenie 6-go Mezhvedomstvennogo stratigraficheskogo soveshchaniya po rassmotreniyu i prinyatiyu utochnennykh stratigraficheskikh skhem mezozoyskikh otlozheniy Zapadnoy Sibiri, Novosibirsk, 2003 g. [The decision of the 6th Interdepartmental Stratigraphic Meeting on the consideration and adoption of revised stratigraphic schemes of Mesozoic deposits of Western Siberia, Novosibirsk, 2003]. Gurari FG, editor. Novosibirsk: Siberian Research Institute of Geology, Geophysics and Mineral Resources Publ.; 2004. 114 p. In Russian

Recived 24 December, 2015;
Revised 28 February, 2016;
Accepted 10 March, 2016

Author info:
Polkovnikova Elena V, Researcher, Laboratory of Micropaleontology, Faculty of Geology and Geography, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: polkovnikova@ggf.tsu.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 126–139

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 575.224:631.528:633.71
doi: 10.17223/19988591/33/8

Е.А. Уварова[1], А.А. Загорская[1], С.Г. Поздняков[2], Е.В. Дейнеко[1,3], С.Н. Щелкунов[1,4]

[1]Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия
[2]Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, г. Новосибирск, Россия
[3]Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия
[4]Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, г. Новосибирск, Россия

Вариабельность накопления S-антигена вируса гепатита B в корнеплодах и листьях индивидуальных трансгенных растений моркови

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».

Исследовано накопление поверхностного вирионного белка HBsAg вируса гепатита B человека в корнеплодах и листьях индивидуальных трансгенных растений моркови. В геном растений моркови был перенесен ген, кодирующий один из белков вирусной оболочки, а именно короткий S-антиген под управлением 35S промотора вируса мозаики цветной капусты Cauliflower mosaic virus (CaMV). Изучено соотношение количества HBsAg в листьях и корнеплодах у каждого индивидуального растения. Установлено, что среди изученных растений моркови только у двух соотношение между накоплением HBsAg в листьях и корнеплодах было близко к равнозначному. У других растений количество HBsAg в листьях преобладало над количеством в корнеплодах (восемь растений) или количество HBsAg в корнеплодах преобладало над количеством в листьях (три растения). Обсуждаются возможные причины отсутствия прямой корреляции между уровнем накопления HBsAg в тканях корнеплодов и листьев исследуемых трансгенных растений моркови.

Ключевые слова: *Daucus carota*; HBsAg; *агробактериальная трансформация; CaMV35S-промотор; вариабельность накопления антигена.*

Введение

Для вакцинации против вирусного гепатита B человека используется поверхностный рекомбинантный антиген HBsAg, синтезируемый клетками дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae* и *Pichia pastoris*). Несмотря на антигенную и иммунологическую эквивалентность белков (рекомбинантного и белка, выделенного из сыворотки носителей вируса гепатита В), вакцина, полученная в дрожжевой системе экспрессии, не лишена недостатков и требует ее дальнейшего улучшения. HBsAg входит в состав белков оболочки вирусной частицы, его образование кодируется геном *env*. С нуклеотидной последовательности этого гена за счет особенностей организации рамки считывания синтезируется три белка, являющихся компонентами белковой оболочки вируса: короткий (S, или HBsAg), средний (M, или preS2-HBsAg) и большой (L, или preS1-preS2-HBsAg). Все три белка, входящие в состав вирусной оболочки, обладают иммуногенными свойствами и используются при разработке рекомбинантных вакцин. Использование для иммунизации двух или всех трех поверхностных антигенов одновременно приводит к повышению иммуногенности вакцинного препарата [1, 2]. S-, M- и L-антигены обычно производятся в системах экспрессии на основе дрожжей [3] или клеток млекопитающих [2, 4].

Тревожная ситуация, сложившаяся в связи с распространением вируса гепатита В не только в нашей стране, но и в мире, вызванная многими причинами, в том числе и проблемами в области профилактики, стимулировала исследования по созданию недорогих широко доступных и эффективных вакцин.

В настоящее время генетически модифицированные растения рассматриваются как перспективная альтернативная экспрессионная платформа для получения рекомбинантных белков медицинского назначения, в том числе и для получения вакцинных белков, в частности рекомбинантных антигенов вируса гепатита В. Первым антигеном, полученным в растительной системе экспрессии для вакцинации человека в виде инъекций, а также для пероральной иммунизации, был S-антиген вируса гепатита В [5–7]. Для увеличения выхода рекомбинантного белка в стабильной системе экспрессии, т.е. при интеграции чужеродного гена в ядерный или хлоропластный геномы растения, исследователями использовались как активные промоторы, так и различные генетические элементы, усиливающие экспрессию целевого гена. Положительный эффект в усилении экспрессии S-HBsAg в растительных клетках был связан с общим типом метаболизма клеток [8]. Например, относительно высокое содержание S-HBsAg-иммуногена наблюдалось в суспензионных культурах клеток, в которых антиген секретировался в среду для культивирования [9].

Хорошо охарактеризованный конститутивный промотор вируса мозаики цветной капусты (CaMV), обеспечивающий транскрипцию молекулы 35S РНК CaMV и называемый соответственно P35S [10], широко используется в экспериментах по созданию трансгенных растений. CaMV35S-промотор обеспечивает достаточно высокий уровень экспрессии трансгена у двудольных растений и несколько менее эффективен у однодольных [11, 12]. По данным некоторых исследователей, эффективность промотора CaMV35S в обеспечении высокого уровня экспрессии трансгена не всегда одинакова во всех клетках и тканях трансгенного растения [13, 14].

Известно, что при агробактериальной трансформации растений интеграция целевых генов в составе генетической конструкции происходит случайным образом в различные участки разных хромосом, поэтому каждое трансгенное растение индивидуально по месту встройки и числу встроенных копий трансгена [15]. Установлено, что уровень экспрессии трансгена, находящегося под контролем CaMV35S, может значительно варьировать у разных трансгенных растений, полученных в одном эксперименте. Таким образом, уровень экспрессии трансгена часто зависит от его положения в растительном геноме (близость или удаленность от сильных промоторов, усилителей или глушителей транскрипции и т.п.), метилирования ДНК и модификации гистонов в области промотора [14, 16–19].

С развитием методов геномного и транскриптомного анализов экспериментально было установлено, что экспрессия большого числа генов в разных органах (например, в листьях и корнях) одного и того же растения, как правило, существенно различается [20–22]. Полученные данные о различиях в накоплении транскриптов одних и тех же генов, экспрессирующихся в разных тканях растения, наводят на мысль о различиях в уровне накопления рекомбинантных белков в разных органах и тканях среди индивидуальных трансгенных растений. Однако данные о том, как индивидуальные трансгенные растения различаются по относительному уровню синтеза рекомбинантного белка в разных органах и тканях растения, в имеющейся доступной литературе весьма малочисленны.

В связи с этим целью данного исследования послужил сравнительный анализ накопления HBsAg-антигена в различных органах – корнеплодах и листьях индивидуальных трансгенных растений моркови, несущих ген, кодирующий S-белок, под контролем промотора CaMV35S.

Материалы и методики исследования

В качестве бинарного вектора для трансформации растений использовали плазмиду pBINPLUS/ARS (рис. 1, *a*), любезно предоставленную Dr. R.W. Hammond (USDA, USA). По сайтам эндонуклеаз рестрикции *Hin*dIII-*Acc*65I в состав pBINPLUS/ARS встраивали кодирующую последовательность HBsAg (GenBank V00867.1), находящуюся под контролем промотора CaMV35S (435 п.н.) и ограниченную с 3’-конца последовательностью сигнала полиаденилирования мРНК CaMV (polyA, 202 п.н.) (рис. 1, *b*) [23].

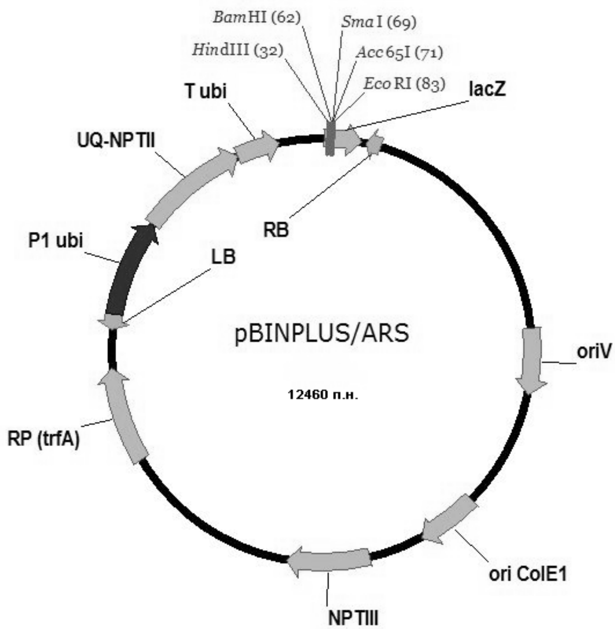
Трансформацию клеток моркови (*Daucus carota* L.) проводили методом агробактериального переноса. В качестве эксплантов использовали эмбриогенный каллус, индуцированный из зрелых зародышей моркови сорта Нантская 4. Ночную культуру *Agrobacterium tumefaciens*, плотностью 1 о.е. при 600 нм, предварительно разбавляли средой MS в соотношении 1:3. После ко-культивирования с агробактерией в течение 3 сут в темноте и при температуре 22°C экспланты переносили на среду MS с добавлением 0,2 мг/л кинетина и 0,2 мг/л 2,4-Д, содержащую 500 мг/л цефотаксима для подавления роста агробактерии и 100 мг/л канамицина в качестве селективного агента. Пассирование каллусов на свежую среду аналогичного состава проводили каждые 3–4 нед до начала эмбриогенеза. Хорошо сформировавшиеся эмбриоиды с развивающейся первой листовой пластинкой переносили на безгормональную среду MS с канамицином (100 мг/л) и цефотаксимом (500 мг/л) для развития трансгенных растений-регенерантов. Растения с хорошо развитой корневой системой и розеткой листьев выращивали в условиях теплицы на гидропонной культуре при освещенности 20 тыс. лк, световом периоде 18/6 часов и суточных колебаниях температуры 18–25°С [24].

Геномную ДНК растений выделяли по стандартной методике [25]. Наличие перенесенного гена в геномной ДНК растений моркови подтверждали ПЦР с использованием пары праймеров (см. рис. 1, *b*, указано стрелками): S1 5`CCGCAAATCACCAGTCTCT3` и S2 5`GGGTAACGCCAGGGTTTT3`. ПЦР проводили в 10 мкл буфера, содержащего 67 мМ трис-HCL (pH 8,9), 16 мМ $(NH_4)_2SO_4$, 1,5 мМ $MgCl_2$, 0,01% Tween 20, 10 мМ β-меркаптоэтанола, 200 мкМ dNTP, 10 пМ праймеров, 1 ед. акт. Taq-ДНК-полимеразы («Биосан», г. Новосибирск) с использованием амплификатора «Терцик» («ДНК-Технология», Россия) по следующей программе: первый цикл: 95°С – 3 мин; пять циклов 95°С – 10 с, 63°С – 10 с, 72°С – 18 с; двадцать восемь циклов 95°С –10 с, 62°С – 10 с, 72°С – 18 с. Электрофорез проводили в 1,5% агарозном геле в 1хTAE буфере.

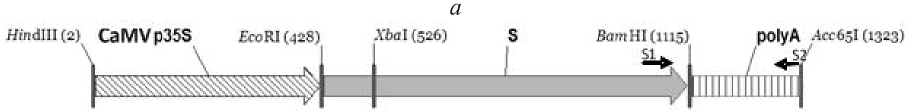
Белковые экстракты из тканей растений получали по ранее описанному методу [6] с небольшой модификацией: 1 г листьев или корнеплода моркови (отдельно для каждого растения) растирали в ступке с жидким азотом. Навеску полученного порошка (500 мг) помещали в 1,5 мл пробирку и добавляли 500 мкл дистиллированной воды. Эту смесь инкубировали в течение одного часа на шейкере при комнатной температуре, затем оставляли на ночь при температуре +4°С для экстракции. Экстракт центрифугировали 30 мин с ускорением 16 000 об/мин, супернатант ресуспендировали и вновь центрифугировали 40 мин с ускорением 20 000 об/мин на центрифуге Bekman J2-21 (США), ротор JA-20. Полученный супернатант анализировали методом ИФА на наличие HBsAg, используя набор «Вектогеп В-HBs-антиген D-0556» («Вектор-Бест», Россия) в соответствии с рекомендациями производителя. Экстракцию белка из тканей одних и тех же растений проводили независимо дважды, с интервалом 2 дня. Между анализами образцы растений хранили при +4°С. Для сравнительного анализа содержания HBsAg в тканях различных органов (листья и корнеплоды) из 27 трансформантов было отобрано 13 трансгенных растений моркови, в экстрактах из которых был обнаружен целевой белок.

Используемые в работе олигонуклеотиды синтезированы в ЦКП по синтезу олигонуклеотидов и их аналогов (ИЦИГ СО РАН). Работы по определению первичной структуры последовательностей ДНК выполнены в ЦКП «Геномика» СО РАН (г. Новосибирск). Генетически модифицированные растения моркови выращивали в ЦКП «Лаборатория искусственного выращивания растений» (ИЦИГ СО РАН, г. Новосибирск).

Статистическая обработка материала и построение графика проведены с помощью программы Microsoft Excel 2010.



a



b

Рис. 1. Схема бинарного вектора pBINPLUS/ARS и целевого фрагмента: *a* – структура бинарного вектора для агробактериальной трансформации растений pBINPLUS/ARS [26]. RB и LB – концевые повторы Т-ДНК плазмиды Ti; oriV, ori CoLE1; RP(trfA) (relaxosome protein RP) – генетические элементы плазмиды с широким кругом хозяев; nptIII – ген устойчивости к канамицину (белок аминогликозид 3' фосфотрансфераза), функционирующий в бактериях; P1ubi-UQ-nptII-Tubi – гибридный ген ubiquitin-NPTII, экспрессирующийся в растениях и обеспечивающий устойчивость к канамицину; P1ubi, Tubi – промотор и терминатор гена ubi, кодирующего убиквитин; lacZ – структурный ген лактозного оперона, генетический элемент, позволяющий проводить цветовую селекцию колоний. *b* – фрагмент ДНК 1328 пн, который встраивали в вектор pBINPLUS/ARS по сайтам HindIII-Acc65I, p35S – последовательность промотора P35S; S – последовательность ДНК, кодирующая HBsAg; стрелками указаны места, комплементарные праймерам S1 и S2 (см. текст)
[**Fig. 1.** Scheme of the binary vector pBINPLUS/ARS and the target fragment: *a* - the structure of the binary vector for agrobacterium-mediated plant transformation pBINPLUS/ARS [26]. RB and LB are terminal repeats in the T-DNA plasmid Ti; oriV, ori CoLE1; RP(trfA) (relaxosome protein RP) are plasmid genetic elements with a broad host range; nptIII is kanamycyn resistance gene (Aminoglycoside 3'-phosphotransferase) functioning in bacteria; P1ubi-UQ-nptII-Tubi is ubiquitin-NPTII hybrid gene expressed in plants and providing resistance to kanamycin,; P1ubi, Tubi are ubi gene promoter and terminator, encoding ubiquitin; lacZ is a structural gene of the lac operon , genetic element, allowing to carry out color selection of colonies. *b* - the 1328 bp DNA fragment which was inserted into pBINPLUS/ARS vector at HindIII-Acc65I sites, p35S is P35S promoter sequence; S is DNA sequence encoding HBsAg; the arrows indicate places complimentary to S1 and S2 primers (see the text)]

Результаты исследования и обсуждение

В результате агробактериальной трансформации было получено 27 трансгенных растений моркови, содержащих последовательность гена, кодирующего короткий S-белок, или HBsAg вируса гепатита B, находящуюся под контролем конститутивного промотора CaMV35S. Трансгенный статус полученных трансформантов подтверждали методом ПЦР (рис. 2).

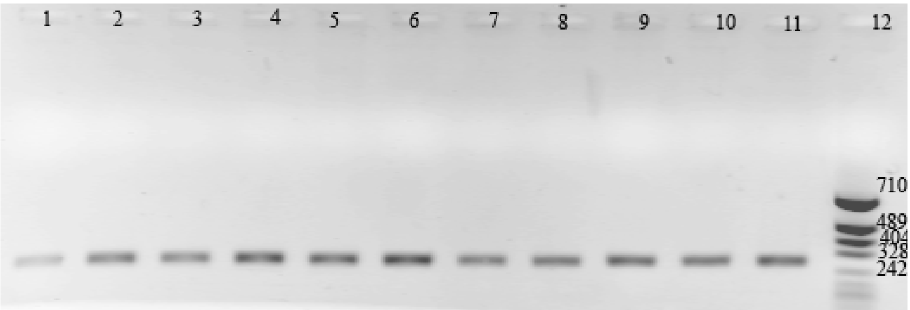


Рис. 2. ПЦР-анализ трансгенных растений моркови, содержащих последовательность ДНК, кодирующую HBsAg, в 2% агарозном геле. *1–10* трансгенные растения, содержащие целевой ген; *11* – положительный контроль (плазмидная ДНК); *12* – маркер длин фрагментов ДНК плазмиды pBluescriptSK(+)/ MspI.
[**Fig. 2.** PCR analysis of transgenic carrot plants containing DNA sequence encoding HBsAg, in 2% agarose gel. 1-10 - are transgenic plants containing a target gene; 11 - is positive control (plasmid DNA); 12 - is length marker of pBluescriptSK(+)/ MspI plasmid DNA fragments]

Присутствие на фореграмме полос на дорожках *1–10*, размер которых соответствовал ожидаемому, свидетельствовало о наличии целевой последовательности в геноме исследуемых растений моркови.

Из 27 белковых экстрактов растений были выбраны 13, содержащие по данным ИФА целевой белок в детектируемых ИФА количествах. Результаты сравнительного анализа накопления HBsAg как в листьях, так и в корнеплодах индивидуальных трансгенных растений представлены на рис. 2. Среднее содержание исследуемого рекомбинантного антигена в листьях составило 9,43 нг/г сырой массы и в корнеплодах – 4,57 нг/г. Между индивидуальными растениями наблюдалась вариабельность в накоплении HBsAg как в листьях, так и в корнеплодах. Изменчивость по накоплению анализируемого антигена составила от 0,1 до 20,69 нг/г сырой массы в тканях листьев и от 0,34 до 12,07 нг/г в тканях корнеплодов исследуемых трансгенных растений моркови (см. рис. 2).

Как видно из представленных на рис. 3 данных, при сравнении индивидуальных растений моркови наблюдаемая вариабельность HBsAg не была равнозначной по его накоплению в тканях корнеплодов и листьев, т.е. высокий уровень антигена в листьях не соответствовал таковому в корнеплодах, и наоборот. Несмотря на то, что последовательность гена, кодирующего HBsAg в составе генетической конструкции, находилась под управлением конститутивного CaMV35S-промотора, обеспечивающего экспрессию трансгена во всех тканях трансгенного растения, по результатам сравнительного анализа среди исследуемых растений нами выделены три группы.

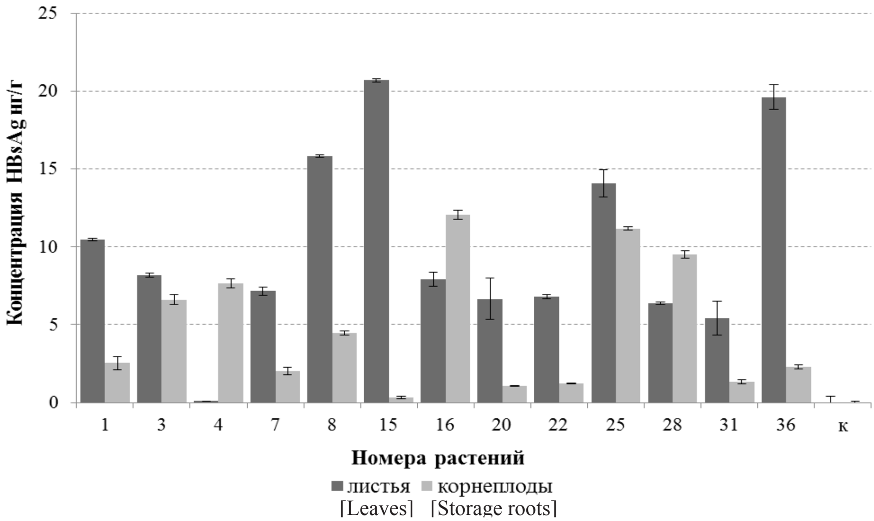


Рис. 3. Содержание HBsAg в листьях и корнеплодах трансгенных растений моркови (нг/г сырой массы): *1–36* – номера выбранных трансгенных растений
[**Fig. 3.** HbsAg concentration in leaves and storage roots of transgenic carrot plants (ng/g fresh weight). 1-36 are selected transgenic plants. On the Y-axis - HbsAg concentration; on the X-axis - Numbers of selected transgenic plants]

В первую группу вошли только два растения (№ 3 и 25), у которых соотношение между накоплением HBsAg-антигена в листьях и корнеплодах было близко к равнозначному. Ко второй группе были отнесены растения, у которых количество HBsAg в листьях превышало количество этого антигена, выявляемое в корнеплодах (№ 1; 7; 8; 15; 20; 22; 31 и 36). У растений третьей группы накопление HBsAg в корнеплодах преобладало в пользу его накопления в листьях (№ 4; 16 и 28).

Удобными моделями для выявления особенностей экспрессии чужеродных генов под управлением различных промоторов, как тканеспецифичных, так и конститутивных, являются трансгенные растения, в геном которых интегрированы репортерные гены, такие как *gfp*, кодирующий зеленый флюоресцирующий белок, или *uidA*, кодирующий фермент бета-глюкуронидазу. На основании сравнительного анализа активности бета-глюкуронидазы, синтезируемой в различных органах и тканях у разных видов трансгенных растений, установлено, что в листьях трансгенных растений табака CaMV 35S-промотор обеспечивает более высокую экспрессию *uidA*-гена по сравнению с листьями трансгенных растений люцерны, канолы или *Arabidopsis thaliana* [27]. Отмечена вариабельность по активности бета-глюкуронидазы в различных тканях трансгенных растений табака – в листьях и стеблях активность фермента была значительно выше, чем в цветках и семенах [26, 27]. У трансгенных растений люцерны высокая активность фермента бета-глюкуронидазы наблюдалась в листьях, стеблях и корнях, однако CaMV 35S-промотор не был активен в клетках кортикального слоя корней и в симбиотической зоне корневых волосков, где активность фермента не детектировалась [28].

У трансгенных растений моркови с геном *uidA* под контролем CaMV35S-промотора, а также «двойного» CaMV35S-промотора активность фермента бета-глюкуронидазы была выше в листьях по сравнению с корнеплодами [29]. Полученные нами данные о соотношении среднего количества целевого белка в листьях и корнеплодах трансгенных растений моркови в целом хорошо согласуются с данными Уэлли и соавт. [29]. Однако при оценке индивидуальных трансгенных растений выявляются некоторые несоответствия в соотношениях средних количеств HBsAg между анализируемыми органами растения. Выявленные несоответствия, вероятнее всего, отражают эффект положения трансгена в геноме трансгенного растения, связанный с тем, что тканеспецифичные промоторы генов из геномного окружения области инсерции трансгена могли модулировать активность CaMV35S-промотора. Возможность изменения активности промоторов растительных генов в районе интеграции *uidA*-гена под управлением CaMV35S-промотора продемонстрирована в исследованиях Женг и соавт. [30]. Полученные в данной работе результаты подчеркивают необходимость проведения селекции наиболее продуктивных по целевому белку трансгенных растений по результатам анализа накопления этого белка в соответствующих целевых для технологической переработки тканях/органах растения (например, в корнеплодах моркови, плодах томатов, зернах риса), а не в листьях проростков, что обычно осуществляется на ранних этапах изучения получаемых трансгенных растений.

Заключение

Проанализировано накопление HBsAg в листьях и корнеплодах трансгенной моркови. Обнаружена вариабельность в уровне накопления этого антигена как в листьях, так и в корнеплодах исследованных растений. Кроме того, нами не обнаружена прямая корреляции между уровнем накопления целевого белка в листьях и корнеплодах индивидуальных растений.

Литература

1. *Zuckerman J.N., Sabin C., Craig J., Williams A., Zuckerman A.J.* Immune response to a new hepatitis B vaccine in healthcare workers who had not responded to standard vaccine: randomised double blind dose-response study // BMJ. 1997. Vol. 314, № 7077. P. 329–333.

2. *Shouval D., Roggendorf H., Roggendorf M.* Enhanced immune response to hepatitis B vaccination through immunization with a Pre-S1/Pre-S2/S Vaccine // Med. Microbiol. Immunol. 2015. Vol. 204, № 1. P. 57–68.
3. *Brocke P., Schaefer S., Melber K., Jenzelewski V., Müller F., Dahlems U., Bartelsen O., Park K.-N., Janowicz Z.A., Gellissen G.* Recombinant Hepatitis B Vaccines: Disease Characterization and Vaccine Production // Production of Recombinant Proteins: Novel Microbial and Eukaryotic Expression Systems / ed. Gellissen G. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, 2004. P. 319–359.
4. *Shouval D., Ilan Y., Adler R., Deepen R., Panet A., Even-Chen Z., Gorecki M., Gerlich W.H.* Improved immunogenicity in mice of a mammalian cell-derived recombinant hepatitis B vaccine containing pre-S1 and pre-S2 antigens as compared with conventional yeast-derived vaccines // Vaccine. 1994. Vol. 12, № 15. P. 1453–1459.
5. *Mason H.S., Lam D.M., Arntzen C.J.* Expression of hepatitis B surface antigen in transgenic plants // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 1992. Vol. 89, № 24. P. 11745–11749.
6. *Thanavala Y., Yang Y.F., Lyons P., Mason H.S., Arntzen C.* Immunogenicity of transgenic plant-derived hepatitis B surface antigen // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 1995. Vol. 92, April. P. 3358–3361.
7. *Kapusta J., Modelska A., Figlerowicz M., Pniewski T., Letellier M., Lisowa O., Yusibov V., Koprowski H., Plucienniczak A., Legocki A.B.* A plant-derived edible vaccine against hepatitis B virus // FASEB J. 1999. Vol. 13, № 13. P. 1796–1799.
8. *Pniewski T.* The twenty-year story of a plant-based vaccine against hepatitis B: Stagnation or promising prospects? // Int. J. Mol. Sci. 2013. Vol. 14, № 1. P. 1978–1998.
9. *Sunil Kumar G.B., Ganapathi T.R., Revathi C.J., Prasad K.S.N., Bapat V.A.* Expression of hepatitis B surface antigen in tobacco cell suspension cultures // Protein Expr. Purif. 2003. Vol. 32, № 1. P. 10–17.
10. *Odell J.T., Nagy F., Chua N.-H.* Identification of DNA sequences required for activity of the cauliflower mosaic virus 35S promoter // Nature. 1985. Vol. 313, № 6005. P. 810–812.
11. *Battraw M.J., Hall T.C.* Histochemical analysis of CaMV 35S promoter-β-glucuronidase gene expression in transgenic rice plants // Plant Mol. Biol. 1990. Vol. 15, № 4. P. 527–538.
12. *Benfey P.N., Ren L., Chua N.H.* Tissue-specific expression from CaMV 35S enhancer subdomains in early stages of plant development // EMBO J. 1990. Vol. 9, № 6. P. 1677–1684.
13. *Potenza C., Aleman L., Sengupta-Gopalan C.* Targeting transgene expression in research, agricultural, and environmental applications: Promoters used in plant transformation // Vitr. Cell. Dev. Biol. - Plant. 2004. Vol. 40, № 1. P. 1–22.
14. *Okumura A., Shimada A., Yamasaki S., Horino T., Iwata Y., Koizumi N., Nishihara M., Mishiba K.* CaMV-35S promoter sequence-specific DNA methylation in lettuce // Plant Cell Rep. Springer Berlin Heidelberg, 2016. Vol. 35, № 1. P. 43–51.
15. *Hansen G., Chilton M.D.* Lessons in gene transfer to plants by a gifted microbe // Curr. Top. Microbiol. Immunol. 1999. Vol. 240. P. 21–57.
16. *Mlynarova L., Keiser L.P.C., Stiekema W., Nap J.-P.* Approaching the Lower Limits of Transgene Variability // Plant Cell. 1996. Vol. 8, № 9. P. 1589–1599.
17. *Щелкунов С.Н., Саляев Р.К., Рыжова Т.С., Поздняков С.Г., Нестеров А.Е., Рекославская Н.И., Сумцова В.М., Пакова Н.В., Мишутина У.О., Копытина Т.В., Хэммонд Р.В.* Создание кандидатной съедобной вакцины против вируса гепатита В и иммунодефицита человека на основе трансгенного томата // Вестник РАМН. 2004. № 11. С. 50–51.
18. *Filipecki M., Malepszy S.* Unintended consequences of plant transformation: a molecular insight. // J. Appl. Genet. 2006. Vol. 47, № 4. P. 277–286.
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 РАН. 2009. Т. 425, № 3. С. 400–403.

20. *Schena M., Shalon D., Davis R.W., Brown P.O.* Quantitative Monitoring of Gene Expression Patterns with a Complementary DNA Microarray // Science (80). 1999. Vol. 70, № 270. P. 467–470.
21. *Galbraith D.W., Birnbaum K.* Global studies of cell type-cpecific gene expression in plants // Annu. Rev. Plant Biol. 2006. Vol. 57, № 1. P. 451–475.
22. *Brenner W.G., Schmulling T.* Transcript profiling of cytokinin action in Arabidopsis roots and shoots discovers largely similar but also organ-specific responses // BMC Plant Biol. 2012. Vol. 12. P. 112.
23. *Koncz C., Martini N., Szabadosz L., Hrouda M., Bachmair A., Schell J.* Specialized vectors for gene tagging and expression studies // Plant Molecular Biolog. Manual / ed. by S.B. Gelwin, R.A. Schilperoort. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 1994. P. 53–74.
24. *Сидорчук Ю.В., Дейнеко Е.В., Власов В.В., Сенников С.В., Якушенко Е.В., Филипенко Е.А., Загорская А.А., Козлов В.А., Шумный В.К., Филипенко М.Л.* Способ получения трансгенных растений моркови, продуцирующих интерлейкин-10 человека. Патент RU 2374321. 2009.
25. *Murray M.G., Thompson W.F.* Rapid isolation of high molecular weight plant DNA // Nucleic Acids Res. 1980. Vol. 8, № 19. P. 4321–4326.
26. *Garbarino J.E., Belknap W.R.* Expression of Its Promoter in Transgenic Plants // Plant Mol. Biol. 1994. Vol. 24. P. 119–127.
27. *Malik K., Wu K., Li X-Q., Martin-Heller T., Hu M., Foster E., Tian L., Wang C., Ward K., Jordan M., Brown D., Gleddie S., Simmonds D., Zheng S., Simmonds J., Miki B.* A constitutive gene expression system derived from the tCUP cryptic promoter elements // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 105, № 4. P. 505–514.
28. *Samac D.A., Tesfaye M., Dornbusch M., Saruul P., Temple S.J.* A comparison of constitutive promoters for expression of transgenes in alfalfa (*Medicago sativa*) // Transgenic Res. 2004. Vol. 13, № 4. P. 349–361.
29. *Wally O., Jayaraj J., Punja Z.K.* Comparative expression of β-glucuronidase with five different promoters in transgenic carrot (*Daucus carota* L.) root and leaf tissues // Plant Cell Rep. 2008. Vol. 27, № 2. P. 279–287.
30. *Zheng X., Deng W., Luo K., Duan H., Chen Y., McAvoy R., Song S., Pei Y., Li Y.* The cauliflower mosaic virus (CaMV) 35S promoter sequence alters the level and patterns of activity of adjacent tissue- and organ-specific gene promoters // Plant Cell Rep. 2007. Vol. 26, № 8. P. 1195–1203.

Поступила в редакцию 15.10.2015 г.; повторно 25.02.2016 г.; принята 10.03.2016 г.

Авторский коллектив:

Уварова Елена Александровна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории биоинженерии растений Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: uvarova@bionet.nsc.ru

Загорская Алла Алексеевна – н.с. лаборатории биоинженерии растений Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: zagorska@bionet.nsc.ru

Поздняков Сергей Геннадьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории медицинской химии Института химической биологии и фундаментальной медицины Сибирского отделения Российской академии наук (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: serpogen@gmail.com

Дейнеко Елена Викторовна – профессор, д-р биол. наук, зав. лабораторией биоинженерии растений Института цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск, Россия); профессор кафедры физиологии

растений и биотехнологии Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: deineko@bionet.nsc.ru
Щелкунов Сергей Николаевич – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории молекулярных механизмов патологических процессов Института цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск, Россия), профессор кафедры молекулярной биологии Национального исследовательского Новосибирского государственного университета (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: snshchel@rambler.ru

Uvarova EA, Zagorskaya AA, Pozdnyakov SG, Deineko EV, Shchelkunov SN. Variability in the accumulation of hepatitis B virus S antigen in storage roots and leaves of individual transgenic carrot plants. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):126-139. doi: 10.17223/19988591/33/8 In Russian, English summary

Elena A. Uvarova[1], Alla A. Zagorskaya[1], Sergey G. Pozdnyakov[2], Elena V. Deineko[1,3], Sergey N. Shchelkunov[1,4]

[1]*Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*
[2]*Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*
[3]*Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*
[4]*Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russian Federation*

Variability in the accumulation of hepatitis B virus S antigen in storage roots and leaves of individual transgenic carrot plants

The aim of this work was to assess the production level of hepatitis B virus S antigen (HBsAg) in storage roots and leaves of individual transgenic carrot plants carrying HBsAg gene under control of CaMV P35S promoter.

We transferred Gene env, encoding one of the proteins of the viral envelope, such as short S-antigen under control of the 35S promoter of cauliflower mosaic virus (CaMV), into the genome of carrot plants. The level of HBsAg in leaves and roots was examined as the ratio of HBsAg in the leaves and roots of thirteen carrot plants was determined by ELISA accumulation individually, and especially HBsAg accumulation in various plant organs. As a binary vector for plant transformation we used pBINPLUS/ARS plasmid (Fig. 1a), kindly provided by Dr. RW Hammond (USDA, USA). At sites of restriction endonucleases *Hin*dIII-*Acc*65I we inserted HBsAg (GenBank V00867.1) coding sequence, under control of CaMV35S (435 bp) promoter and restricted at the 3'-end by the polyadenilation signal sequence мРНК CaMV (polyA, 202 bp), in pBINPLUS/ARS (Fig. 1b). Carrot cells (*Daucus carota* L.) were transformed by means of agrobacterium mediation. Genomic DNA of plants was isolated by the method of Murray MG and Thompson WF. The presence of the transformed gene in genomic DNA of carrot plants was confirmed by PCR using primer pairs (Fig. 1b)

We observed variability both in leaves and roots of the transgenic carrot in HBsAg accumulation. The HBsAg content in the leaves of the plants chosen for this comparative analysis varied from 0.1 to 20.69 ng/g of fresh weight, amounting on the average to 9.43 ng/g, and in the storage roots, from 0.34 to 12.07 ng/g, with an average of 4.57 ng/g. HBsAg content in the plant leaves selected for this comparative analysis varied from 0.1 to 20.69 ng/g fresh weight, amounting, on average, to 9.43 ng/g, and in the storage roots, from 0.34 to 12.07 ng/g, with an average of 4.57 ng/g. Among analyzed plant carrots there are only two (№ 3 and № 25) where the relationship between HBsAg accumulation in leaves and roots was close to equal. Other plants were divided into two groups, the first group is where the ratio of HBsAg leaves prevailed over the number in the roots (eight plants) and the second group where the roots of HBsAg dominated the quantity in the leaves (three plants). We discussed possible reasons for the lack of a direct correlation between the level of HBsAg accumulating in the tissues of roots and leaves of the transgenic carrot. We found no direct correlation between the level of the target protein accumulation in leaves and storage roots of individual plants.

Funding: This work was supported by ICG SB RAS budget project VI.62.1.5. "Development and improvement of genetic constructions to optimize the expression of target genes and the synthesis of recombinant proteins for medical use in transgenic plants and animals".

The article contains 3 Figures, 31 References.

Key words: *Nicotiana tabacum;* HBsAg; agrobacterium-mediated transformation; 35S promoter; different expression patterns.

References

1. Zuckerman JN, Sabin C, Craig, Williams A, Zuckerman AJ. Immune response to a new hepatitis B vaccine in healthcare workers who had not responded to standard vaccine: Randomised double blind dose-response study. *BMJ.* 1997;1(314):329-333. doi: http://dx.doi.org/10.1136/bmj.314.7077.329
2. Shouval D, Roggendorf H, Roggendorf M. Enhanced immune response to hepatitis B vaccination through immunization with a Pre-S1/Pre-S2/S Vaccine. *Med Microbiol Immunol*. 2015;204(1):57-68. doi: 10.1007/s00430-014-0374-x
3. Brocke P, Schaefer S, Melber K, Jenzelewski V, Müller F, Dahlems U, Bartelsen O, Park K.-N, Janowicz ZA, Gellissen G. Recombinant hepatitis B vaccines: disease characterization and vaccine production. In: *Production of recombinant proteins. Novel Microbial and Eukaryotic Systems*. Gellissen G, editor. Germany Wiley-VCH Verlag GmbH & Co KGaA: Weinheim; 2005. pp. 319-359. doi: 10.1002/3527603670.ch15
4. Shouval D, Ilan Y, Adler R, Deepen R, Panet A, Even-Chen Z, Gorecki M, Gerlich W.H. Improved immunogenicity in mice of a mammalian cell-derived recombinant hepatitis B vaccine containing pre-S1 and pre-S2 antigens as compared with conventional yeast-derived vaccines *Vaccine.* 1994;12(15):1453-1459. doi: 10.1016/0264-410X(94)90155-4
5. Mason HS, Lam DM-K, Arntzen CJ. Expression of hepatitis B surface antigen in transgenic plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1992;89(24):11745-11749
6. Thanavala Y, Yang YF, Lyons P, Mason HS, Arntzen C. Immunogenicity of transgenic plantderived hepatitis B surface antigen. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1995;92(8):3358-3361. doi: 10.1073/pnas.92.8.3358
7. Kapusta J, Modelska A, Figlerowicz M, Pniewski T, Letellier M, Lisowa O, Yusibov V, Koprowski H, Plucienniczak A, Legocki AB. A plant-derived edible vaccine against hepatitis B virus. *FASEB J.* 1999;13(13):1796-1799. PMID: 10506582
8. Pniewski T. The twenty-year story of a plant-based vaccine against hepatitis B: stagnation or promising prospects? *Int. J. Mol. Sci.* 2013;14(1):1978-1998. doi: 10.3390/ijms14011978
9. Sunil Kumar GB, Ganapathi TR, Revathi CJ, Prasad KSN, Bapat VA. Expression of hepatitis B surface antigen in tobacco cell suspension cultures. *Prot. Exp. Purif.* 2003;32(1):10-17. doi: 10.1016/j.pep.2003.07.004
10. Odell JT, Nagy F, Chua N-H. Identification of DNA sequences required for activity of the cauliflower mosaic virus 35S promoter. *Nature.* 1985;313(6005):810-812. doi: 10.1038/313810a0

11. Battraw MJ, Hall TC. Histochemical analysis of CaMV 35S promoter-beta-glucuronidase gene expression in transgenic rice plants. *Plant Mol Biol.* 1990;15(4):527-38. doi: 10.1007/BF00017828
12. Benfey PN, Ren L, Chua NH. Tissue-specific expression from CaMV 35S enhancer subdomains in early stages of plant development. *EMBO J.* 1990;9(6):1677-1684. PMC 551870
13. Potenza C, Aleman L, Sengupta-Gopalan C. Targeting transgene expression in research, agricultural, and environmental applications: promoters used in plant transformation. *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* 2004;40(1):1-22. doi: 10.1079/IVP2003477
14. Okumura A, Shimada A, Yamasaki S, Horino T, Iwata Y, Koizumi N, Nishihara M, Mishiba K. CaMV-35S promoter sequence-specific DNA methylation in lettuce. *Plant Cell Rep.* 2016;35(1):43-51. doi: 10.1007/s00299-015-1865-y
15. Hansen G, Chilton MD. Lessons in gene transfer to plants by a gifted microbe. In: *Plant Biotechnology. New Products and Application*. Hammond J, McGarvey P, Yusibov V, editors. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1999; pp. 21-58. doi: 10.1007/978-3-642-60234-4_2
16. Mlynarova L, Keiser LPC, Stiekema W, Nap J-P. Approaching the lower limits of transgene variability. *Plant Cell.* 1996; 8(9):1589-1599. doi: http://dx.doi.org/10.1105/tpc.8.9.1589.
17. Shchelkunov SN, Salyaev RK, Ryzhova TS, Pozdnyakov SG, Nesterov AE, Rekoslavskaya NI, Sumtsova VM, Pakova NV, Mishutina UO, Kopytina TV, Hammond RV. Designing (on the basis of a transgenic tomato) of a candidate edible vaccine against hepatitis B and HIV. *Annals of the Russian Academy of Medical Sciences.* 2004;11:50-51. In Russian, English summary.
18. Filipecki M, Malepszy S. Unintended consequences of plant transformation: a molecular insight. *J Appl Genet.* 2006;47(4):277-286. PMID: 17132892
19. Deineko EV, Zagorskaya AA, Filipenko EA, Permyakova NV, Sidorchuk YuV, Shumny VK, Vlasov VV, Pozdnyakov SG, Uvarova EA, Pozdnyakova LD, Shchelkunov SN, Hammond RV. Compartive analysis of HBV M-antigen production in leaves of individual transgenic carrot plants. *Doklady Biochemistry and Biophysics.* 2009;425:76-79. doi: 10.1134/S1607672909020057
20. Schena M, Shalon D, Davis RW, Brown PO. Quantitative monitoring of gene expression patterns with a complementary DNA microarray. *Science.* 1995;270(5235):467-470. doi: 10.1126/science.270.5235.467
21. Galbraith DW, Birnbaum K. Global studies of cell type-specific gene expression in plants. *Annu Rev Plant Biol.* 2006; 57:451-475. doi: 10.1146/annureV.arplant.57.032905.105302
22. Brenner WG, Schmulling T. Transcript profiling of cytokinin action in *Arabidopsis* roots and shoots discovers largely similar but also organ-specific responses. *BMC Plant Biol.* 2012;12:112. doi: 10.1186/1471-2229-12-112
23. Koncz C, Martini N, Szabadosz L, Hrouda M, Bachmair A, Schell J. Specialized vectors for gene tagging and expression studies. In: *Plant Molecular Biology. Manual*. Gelwin SB, Schilperoort RA, editors. Netherland Dordrecht: Kluwer Academic Publ.; 1988. pp. 53-74.
24. Sidorchuk YuV, Deineko EV, Vlasov VV, Sennikov SV, Yakushenko EV, Filipenko EA, Zagorskaya AA, Kozlov VA, Shumny VK, Filipenko ML. Method of growing transgenic carrot plants, which produce human interleukin-10 (RU 2374321). 2009. In Russian
25. Murray MG, Thompson WF. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Res.* 1980;8(19):4321-4325. doi: 10.1093/nar/8.19.4321
26. Garbarino JE, Belknap WR. Isolation of a ubiquitin-ribosomal protein gene (ubi3) from potato and expression of its promoter in transgenic plants. *Plant Mol Biol.* 1994:24:119-27. doi: 10.1007/BF00040579
27. Malik K, Wu K, Li X-Q, Martin-Heller T, Hu M, Foster E, Tian L, Wang C, Ward K, Jordan M, Brown D, Gleddie S, Simmonds D, Zheng S, Simmonds J, Miki B. A constitutive gene

expression system derived from the tCUP cryptic promoter elements. *Theor Appl Genet.* 2002;105(4):505-514. doi: 10.1007/s00122-002-0926-0
28. Samac DA, Tesfaye M, Dornbusch M, Saruul P, Temple SJ. A comparison of constitutive promoters for expression of transgenes in alfalfa (*Medicago sativa*). *Transgenic Research.* 2004;13(4):349-361. doi: 10.1023/B:TRAG.0000040022.84253.12
29. Wally O, Jayaraj J, Punja ZK. Comparative expression of beta-glucuronidase with five different promoters in transgenic carrot (*Daucus carota* L.) root and leaf tissues. *Plant Cell Rep.* 2008;27(2):279-287. doi: 10.1007/s00299-007-0461-1
30. Zheng X, Deng W, Luo K, Duan H, Chen Y, McAvoy R, Song S, Pei Y, Li Y. The cauliflower mosaic virus (CaMV) 35S promoter sequence alters the level and patterns of activity of adjacent tissue- and organ-specific gene promoters. *Plant Cell Rep.* 2007;26(8):1195-1203. doi: 10.1007/s00299-007-0307-x

Received 15 October, 2015;
Revised 25 February, 2016;
Accepted 10 March, 2016

Author info:
Uvarova Elena A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Plant Bioengineering, Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Lavrentieva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: uvarova@bionet.nsc.ru
Zagorskaya Alla A, Researcher, Laboratory of Plant Bioengineering, Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Lavrentieva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: zagorska@bionet.nsc.ru
Pozdnyakov Sergei G, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Lavrentieva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: serpogen@gmail.com
Deineko Elena V, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Plant Bioengineering, Federal Research Center 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
Shchelkunov Sergei N, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Molecular Mechanisms of Pathological Processes, Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Lavrentieva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation; Professor, Chair of Molecular Biology, Novosibirsk State University, 2 Pirogova Str., Novosibirsk, 630090.
E-mail: snshchel@rambler.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 1 (33). С. 140–158

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И БИОХИМИЯ

УДК 581.5:582.681.61:577.13
doi: 10.17223/19988591/33/9

Е.А. Карпова, Т.Д. Фершалова

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

Динамика содержания пигментов в листьях *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* при интродукции в Западной Сибири (г. Новосибирск)

Впервые изучена динамика содержания пигментов листьев (хлорофиллов a и b, каротиноидов, антоцианов) и показателей физиологического состояния (соотношений хлорофилл a / хлорофилл b, хлорофилл / каротиноиды, хлорофилл / антоцианы) в течение сезона вегетации у растений Begonia grandis subsp. grandis, *интродуцированных в Западной Сибири в условиях оранжереи и открытого грунта. В весенний период активного роста выявлены максимальные показатели содержания хлорофилла (8–9 мг/г абсолютно сухой массы), каротиноидов (4–5 мг/г) и антоцианов (18–20 мг/г). Установлено, что характер динамики пигментов с мая по конец сентября аналогичен в оранжерее и в открытом грунте. Для периодов адаптации характерны более низкие величины соотношений хлорофилл / каротиноиды (1,3–4,4) и хлорофилл / антоцианы (0,3–1,0) по сравнению с благоприятными периодами (5,5–6,2 и 2–2,1 соответственно). В условиях воздействия низкой температуры значительно больше антоцианов содержат листья оранжерейных растений, находящихся в более благоприятных условиях и имеющих более высокий физиологический статус. Переход к состоянию покоя* B. grandis subsp. grandis *при интродукции в оранжерее не сопровождается значительным уменьшением содержания хлорофилла и накоплением антоцианов.*

Ключевые слова: *Begonia grandis* subsp. *grandis*; *адаптация*; *хлорофилл a+b*; *каротиноиды*; *антоцианы.*

Введение

Физиолого-биохимические характеристики ассимилирующих органов, определяющих ростовые и репродуктивные процессы, чувствительны к изменениям окружающей среды и используются для ранней диагностики состояния растений. Содержание хлорофиллов и каротиноидов – главных фоторецепторов клетки – является одним из биохимических показателей степени адаптации растений к экологическим условиям. Содержание антоциановых пигментов, участвующих в обеспечении устойчивости растений к стрессовым факторам, также может быть использовано для оценки их физиологического состояния [1, 2].

Begonia grandis subsp. *grandis* (синонимы *B. discolor* R. Brown, *B. evansiana* Andrews, *B. grandis* subsp. *evansiana* (Andrews) Irmsch.) – единственный представитель рода *Begonia*, встречающийся в суббореальных летне-зелёных лесах [3], в отличие от большинства видов рода, в естественных условиях обитающих в зоне тропических лесов или в субтропической зоне.

В литературе нами не обнаружено данных о содержании фотосинтезирующих пигментов и антоцианов *B. grandis* subsp. *grandis*. В составе антоцианов представителей рода *Begonia* найдены гликозиды цианидина (3-О-глюкозид, 3-О-самбукозид, 3-О-софорозид, 3-О-глюкозилрутинозид, 3-О-ксилозилрутинозид) [4], каффеил- и кумароилгликозиды цианидина [5], 3-О-глюкозид пеларгонидина [4], 5-О-глюкозид пеонидина [6]. В качестве основного антоцианового компонента 18 видов рода установлен 3-О-(2´´-ксилозил-6´´-рамнозилглюкозид) цианидина [7].

Целью исследования является изучение динамики содержания пигментов (хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды, антоцианы) и соотношений (хлорофилл *a* / *b*, хлорофилл / каротиноиды и хлорофилл / антоцианы) в листьях растений *B. grandis* subsp. *grandis*, интродуцированных в условиях открытого и закрытого грунта, в течение вегетационного периода.

Материалы и методики исследования

В качестве образцов использованы листья растений *Begonia grandis* subsp. *grandis*, интродуцированных в условиях оранжереи и открытого грунта Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС СО РАН) в г. Новосибирске, в различные фазы вегетационных периодов 2013–2015 гг. (таблица).

Новосибирск находится в лесостепной зоне с континентальным климатом. Самый жаркий месяц – июль, когда среднемесячная температура достигает + 20,7°С, максимальная +37°С. Средняя продолжительность безморозного периода – 119 суток. Первые заморозки наблюдаются с третьей декады августа [8]. Период высокого уровня суммарной солнечной радиации (471–652 МДж/м^2) длится с апреля по август, максимум солнечной радиации приходится на июнь [9].

Почвенный покров участка культивирования представлен дерново-подзолистыми почвами. Реакция почвенной среды слабокислая (pH 5–6). В открытый грунт клубни высаживают в третьей декаде мая под пологом соснового леса (г. Новосибирск). Освещенность, измеренная в полдень, составляла от 500 до 6 000 лк в зависимости от погодных условий. Измерения освещенности проводились на высоте, равной средней высоте *B. grandis* subsp. *grandis* в этих условиях (50 см от поверхности почвы). Период вегетации длится до отмирания надземной части растений в третьей декаде сентября. В оранжерее клубни высаживают в феврале в почвосмесь, аналогичную почве участка культивирования. Период вегетации в оранжерее заканчивается в конце ноября переходом к состоянию покоя.

Фондовые оранжереи ЦСБС СО РАН представляют собой железобетонную конструкцию, двускатную, закрытую поликарбонатом. Растения, высаженные в пластмассовые горшки, размещены на бетонных стеллажах, поднятых на высоту 75 см от поверхности пола.

Характеристика вегетационного периода *Begonia grandis* subsp. *grandis*
[Characteristics of *Begonia grandis* subsp. *grandis* growing season]

Месяц [Month]	Оранжерея [Greenhouse]		Отрытый грунт [Open ground]	
	Фаза развития растения [Phase of plant development]	Стрессовые факторы [Stress factors]	Фаза развития растения [Phase of plant development]	Стрессовые факторы [Stress factors]
IV	Активный рост [Active growth]	Высокая инсоляция [High insolation]	–	–
V	Активный рост [Active growth]	Суточные перепады температур до 10°C [Daily temperature drops to 10°C]	Высадка растений из оранжереи в открытый грунт, адаптация [Planting from the greenhouse to the open ground, adaptation]	Высокая инсоляция, суточные перепады температур [High insolation, daily temperature drops]
VI	Активный рост [Active growth]	–//–	Активный рост [Active growth]	–//–
VII	Замедление роста, бутонизация [Plant growth retardation, budding]	О	Рост [Growth]	Высокая инсоляция [High insolation]
VIII	Цветение [Flowering]	Суточные перепады температур до 5°C [Daily temperature drops to 5°C]	Цветение [Flowering]	Высокая инсоляция, суточные перепады температур до 10°C [High insolation, daily temperature drops to 10°C]
IX	Цветение, плодоношение [Flowering, fructification]	Суточные перепады температур до 5°C [Daily temperature drops to 5°C]	Цветение [Flowering]	–//–
X*	Цветение, плодоношение [Flowering, fructification]	Суточные перепады температур до 10°C [Daily temperature drops to 10°C]	Отмирание надземной части [Dieback of above-ground parts]	Низкая температура [Low temperature]
XI	Единичное цветение, плодоношение, переход к состоянию покоя [Single flowering, fructification, transition to dormant state]	О	–	–

Примечание. О – минимальное воздействие неблагоприятных факторов; «–» – отсутствие вегетации растений в этот период; * – конец сентября.
[Note: O - minimal impact of unfavorable factors; – absence of plant growth during this period; * end of September]

В период вегетации освещенность составляет 500–5 000 лк в зависимости от облачности. Для предотвращения теплового шока у растений в весенний и летний периоды над стеллажами натягиваются пологи из акрила (с третьей декады апреля по третью декаду сентября).

Температурный режим в оранжереях зависит от времени года. С октября по апрель работает стационарная система отопления. В это время температура воздуха составляет в среднем +20°C. С мая по сентябрь отопительная система не работает, и температура воздуха во многом зависит от погодных условий. Иногда перепады температур могут достигать 20°C в течение суток. Период вегетации в оранжерее длится до отмирания надземной части растений в ноябре–декабре. Вступление в состояние покоя с отмиранием надземной части жестко детерминировано эндогенной ритмикой [10].

Как и большинство представителей рода, *B. grandis* subsp. *grandis* относится к теневыносливым растениям. В условиях интродукции характеризуется цветением один раз в год в осеннее-зимний период.

Средняя проба состояла из фрагментов центральной части вызревших листьев среднего яруса (между крупными жилками), не имеющих повреждений, отобранных с 5–10 растений. Листья для анализа собирали 1 раз в месяц (с 15-го по 20-е число каждого месяца) в первой половине дня, за исключением сентября, когда листья собирали дважды – в начале месяца (до 5 сентября) и сразу после наступления заморозка (с 15 по 20 сентября).

Для исследования пигментов растений, находящихся в конце фазы перехода к состоянию покоя, в пределах одного растения вырезали неповрежденные участки здоровых листьев и листьев, имеющих выраженные участки некроза.

Для определения содержания хлорофилла и каротиноидов свежие листья экстрагировали 96%-ным этанолом. Расчет вели по формулам:

$$C_a = (13{,}36 \cdot A_{664} - 5{,}19 \cdot A_{649});$$
$$C_b = (27{,}43 \cdot A_{649} - 8{,}12 \cdot A_{664});$$
$$C_c = (1000 \cdot A_{470} - 2{,}13 \cdot C_a - 97{,}64 \cdot C_b)/209,$$

где C_a, C_b, C_c – содержание хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов, мг/л экстракта, A_{664}, A_{649} и A_{470} – оптическая плотность экстракта, измеренная при 664, 649 и 470 нм [11] с последующим пересчетом содержания на 1 г абсолютно сухой массы листьев.

Экстракцию антоцианов проводили 1%-ным водным раствором соляной кислоты. Отделение антоцианов от других флавоноидов производили фильтрованием через концентрирующий патрон Диапак С 16. Состав антоцианов изучали методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) на пластинках Silufol 15×15 см в системах растворителей хлороформ – этилацетат – муравьиная кислота – вода 24:20:16:1 (система 1) и хлороформ – этанол – муравьиная кислота 9:1:0,5 (система 2).

Идентификацию агликонов проводили сравнением со стандартом цианидин-хлорида (Sigma), идентификацию гликозидов – сравнением с 3-глюкозилрутинозидом, 3-рутинозидом и 3-глюкозидом цианидина из экстракта вишни садовой *Prunus cerasus* L. [12] и 3-глюкозидом цианидина из экстракта земляники садовой *Fragaria* x *ananassa* Duch. сорт Junia Smayds [13].

Содержание антоцианов определяли спектрофотометрическим методом на UV-Vis спектрофотометре «Agilent 8453» (США). Содержание суммы антоцианов (мг/г абсолютно сухого веса) рассчитывали с применением молярного показателя поглощения цианидин-3-рутинозида в 1%-ном водном растворе HCl, равного 28 840 [14]. Оптическую плотность полученного экстракта измеряли при длинах волн 529 и 650 нм. Поправку на содержание хлорофилла и продуктов его деградации учитывали по следующей формуле:

$$A = A_{529} - 0{,}288 \times A_{650},$$

где A_{529} и A_{650} – оптическая плотность экстракта, измеренная при 529 и 650 нм [15].

Кислотный гидролиз антоцианов проводили 2 N соляной кислотой на кипящей водяной бане в течение 30 мин.

Для каждого показателя вычисляли среднее арифметическое и стандартную ошибку среднего арифметического из показателей трех лет исследования [16]. Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены в программе Excel 2007 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

Содержание хлорофилла и каротиноидов. Содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях и отношение их суммы к содержанию каротиноидов являются надежными показателями физиологического состояния растений и индикаторами стресса. Высокая концентрация хлорофилла характерна для здоровых растений, тогда как содержание каротиноидов, как правило, увеличивается у растений, подверженных стрессу [11, 17].

В течение периода вегетации в оранжерее содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* в листьях *B. grandis* subsp. *grandis* снижалось от максимального значения 8,6 мг/г в апреле до 2,75 мг/г в июне, в июле наблюдался второй максимум 6,80 мг/г. Затем содержание хлорофиллов уменьшалось до минимума в августе (1,42 мг/г), возрастало к сентябрю (до 4,56 мг/г) и не снижалось до периода покоя в ноябре (рис. 1).

В открытом грунте содержание суммы хлорофиллов варьировало в значительно меньших пределах с максимумом в мае (6,16 мг/г) и минимумом в конце сентября (1,40 мг/г).

Следует отметить, что минимумы содержания хлорофилла в листьях в оранжерее (июнь, август) и в открытом грунте (сентябрь) всегда были связаны со значительным понижением среднесуточной температуры воздуха. Более позднее уменьшение содержания хлорофиллов в открытом грунте, вероятно, связано с большей степенью адаптации растений открытого грунта к экстремальным факторам среды, развившейся за 4 месяца вегетации в этих условиях.

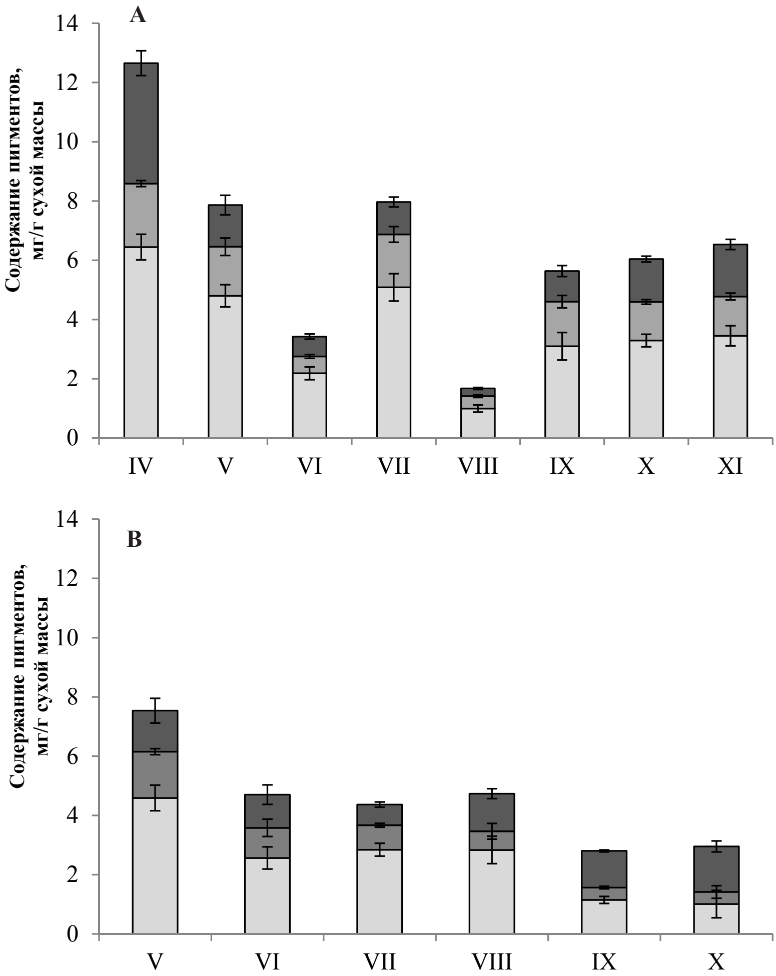


Рис. 1. Содержание хлорофиллов *a* (), *b* () и каротиноидов () в листьях *Begonia grandis* subsp. *grandis* в течение периода вегетации в оранжерее (А) и в открытом грунте (В)

[**Fig. 1.** Content of chlorophylls and carotenoids in *Begonia grandis* subsp. *grandis* leaves during the growing season in the greenhouse (A) and in the open ground (B)]

Динамика соотношения хлорофилл *a* / хлорофилл *b* в условиях оранжереи в целом соответствовала динамике солнечной радиации с максимумом в июне (3,82) (рис. 2). К сентябрю происходило уменьшение величины соотношения до минимума (2,12) и далее – незначительное увеличение до 2,59 к ноябрю. В открытом грунте летом этот показатель был значительно выше (до 4,57 в августе), но к октябрю он уменьшался приблизительно до того же уровня, что и в оранжерее (2,50). Значительно меньший интервал изменения соотношения хлорофиллов *a* и *b* в оранжерее свидетельствует о более стабильном режиме освещенности.

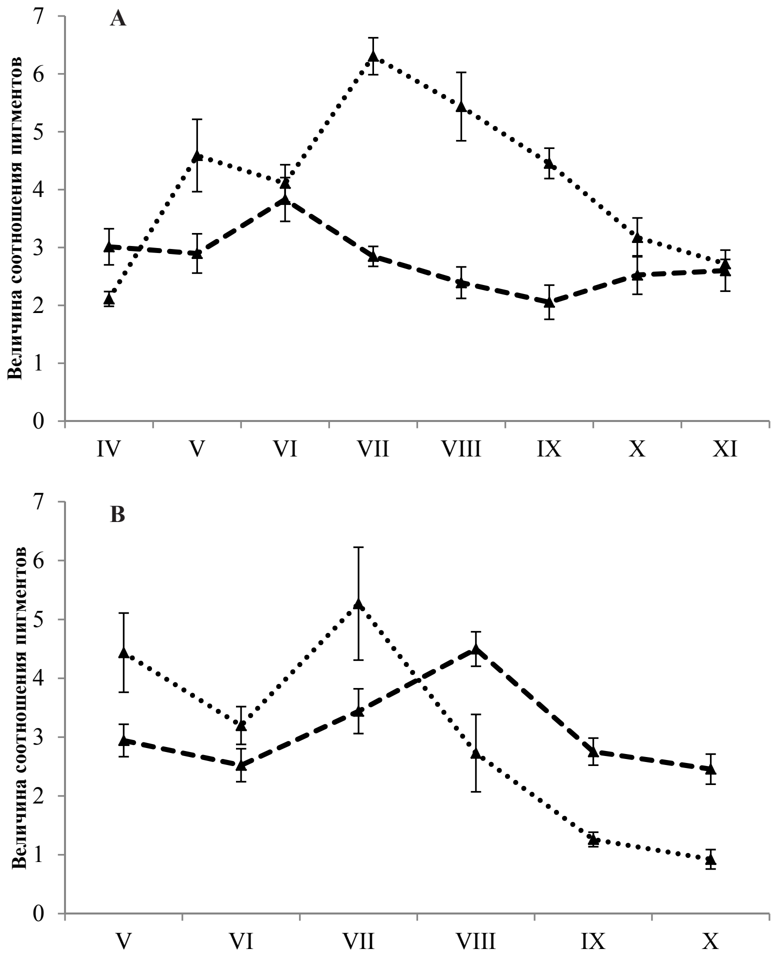


Рис. 2. Соотношения хлорофилла *a* + *b* / каротиноиды (·····) и хлорофилл *a* / хлорофилл *b* (- - -) в листьях *Begonia grandis* subsp. *grandis* в течение периода вегетации в оранжерее (A) и в открытом грунте (B)
[**Fig. 2.** Chlorophyll *a* + *b* / carotenoids (·····) and chlorophyll *a* / chlorophyll *b* (- - -) ratios in *Begonia grandis* subsp. *grandis* leaves during the growing season in the greenhouse (A) and in the open ground (B)]

Содержание каротиноидов в листьях оранжерейных растений падало с апреля по август с 4 до 0,26 мг/г, а затем увеличивалось к ноябрю до 1,76 мг/г. В листьях растений открытого грунта наблюдалась аналогичная динамика с понижением с мая по июль с 1,39 до 0,70 мг/г и повышением к концу сентября до 1,54 мг/г.

В соответствии с показателями пигментного состава наиболее благоприятным месяцем вегетационного периода в оранжерее является июль. Этот месяц характеризуется высоким содержанием суммы хлорофиллов и максимумом соотношения хлорофилл / каротиноиды. При этом относительно высокая величина соотношения хлорофилл *a* / хлорофилл *b* (2,83) является показателем определенной избыточности освещения. В осенний период соотношение хлорофилл *a* / хлорофилл *b* ближе к оптимуму для фотосинтетического аппарата тенелюбивого растения (2,12–2,59) [11, 18].

Высокая величина соотношения хлорофилл / каротиноиды в августе (5,52) свидетельствует об удовлетворительном физиологическом состоянии оранжерейных растений, несмотря на значительное уменьшение содержания суммы хлорофиллов. Аналогичное резкое снижение содержания хлорофилла отмечено и в листьях растений открытого грунта в сентябре. Однако при этом соотношение хлорофилл / каротиноиды более чем в 4 раза ниже (1,27). Это говорит о снижении физиологического статуса растений открытого грунта, вызванном воздействием низкой температуры. В листьях оранжерейных растений в период с нестабильной температурой не происходит падения соотношения хлорофилл / каротиноиды ниже 3, т.е. в такие периоды физиологический статус оранжерейных растений значительно выше.

Содержание антоцианов. В результате ТСХ гидролизованного экстракта антоцианов листьев *B. grandis* subsp. *grandis* было показано наличие только одного агликона – цианидина. Антоциановые компоненты экстрактов в соответствии с величинами R_f характеризуются как ди- и тригликозиды. Основной компонент по хроматографической подвижности соответствует 3-глюкозилрутинозиду цианидина [12].

Спектры поглощения экстрактов антоцианов имеют максимумы 282, 521 нм, характерные для производных цианидина [5], а максимумы спектра поглощения гидролизатов 274, 541 нм соответствуют спектру цианидина [19].

В спектре поглощения экстрактов листьев, собранных в весенний и летний периоды, обнаруживался дополнительный пик 328 нм, что указывает на наличие антоцианов, ацилированных кофейной или феруловой кислотой (рис. 3) [20].

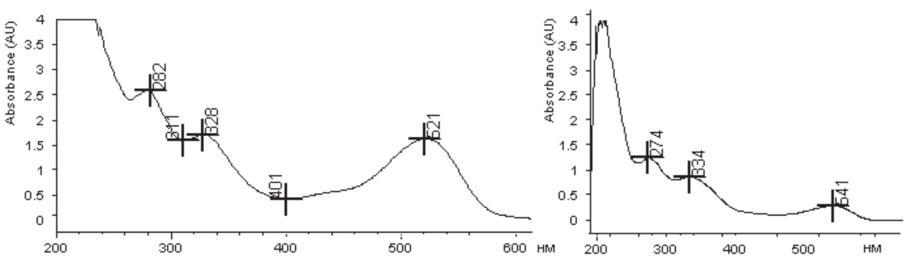


Рис. 3. Спектры поглощения экстракта и гидролизата антоцианов листьев *Begonia grandis* subsp. *grandis*, находящейся в фазе активного роста в условиях оранжереи. По оси ОХ – длина волны (нм), по оси OY – поглощение
[**Fig. 3.** Absorption spectra of the extract and hydrolyzate of anthocyanins in *Begonia grandis* subsp. *grandis* leaves in the phase of active growth in the greenhouse. On X axis - Wave length, (nm), on the Y axis - Absorption]

Соотношение максимумов $A_{440}/A_{Vismax} = A_{440}/A_{521}$ (33%) свидетельствует о замещении гидроксильной группы в положении 3 и о свободной гидроксильной группе в положении 5 [19], что также подтверждает наличие в экстракте 3-гликозидов цианидина.

Максимумы содержания антоцианов в листьях оранжерейных растений *B. grandis* subsp. *grandis* наблюдаются в период активного роста весной (19,08 мг/г), в августе и в конце сентября в условиях перепадов температуры воздуха (4,82 и 8,87 мг/г соответственно), а минимумы – в оптимальных условиях в июле (2,23 мг/г) и при переходе к состоянию покоя в ноябре (2,75 мг/г) (рис. 4).

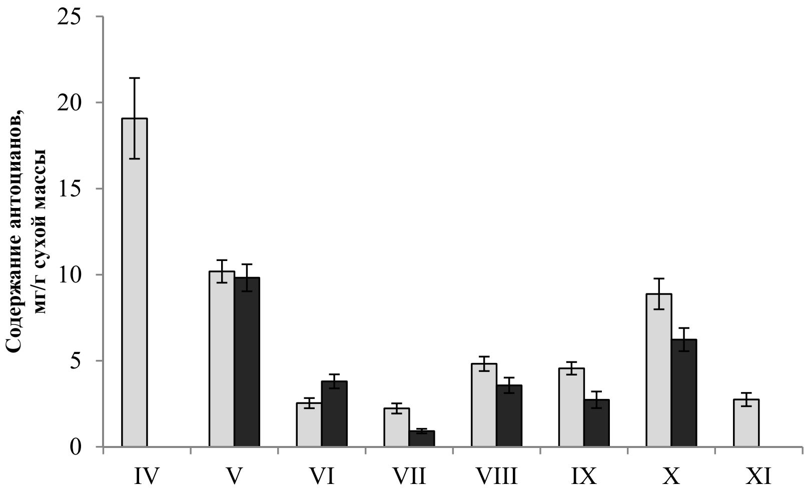


Рис. 4. Содержание антоцианов в листьях *Begonia grandis* subsp. *grandis* в течение периода вегетации в оранжерее (▢) и в открытом грунте (■)
[**Fig. 4.** Content of anthocyanins in *Begonia grandis* subsp. *grandis* leaves during the growing season in the greenhouse and in the open ground]

Динамика содержания антоцианов в листьях растений открытого грунта имеет аналогичный характер. Максимумы содержания наблюдаются в мае после высадки в грунт (9,82 мг/г), в августе (3,57 мг/г) и в конце сентября в условиях заморозков (6,65 мг/г).

Следует отметить, что в августе–сентябре в открытом грунте, где растения подвергаются более серьезному воздействию низкой температуры, содержание антоцианов в листьях ниже, чем в оранжерее.

Антоцианы в адаптации Begonia grandis subsp. *grandis.* Для оценки роли антоцианов в адаптации *B. grandis* subsp. *grandis* проведено сопоставление динамики содержания антоцианов и основных индикаторов стресса в листьях растений оранжереи и открытого грунта. Динамика этих показателей в оранжерее и в открытом грунте характеризуется значительным понижением содержания хлорофилла, соотношения хлорофилл / каротиноиды и повышением содержания антоцианов в периоды адаптации растений к перепадам температуры (рис. 4), в благоприятных условиях, наоборот, повышаются содержание хлорофилла, соотношение хлорофилл / каротиноиды и понижается содержание антоцианов.

В листьях оранжерейных растений динамика содержания антоцианов имеет обратный характер по отношению к динамике отношений хлорофилл / антоцианы и хлорофилл / каротиноиды (минимумы / максимумы в апреле и июле). Минимум содержания антоцианов достигается уже в июне, когда соотношение хлорофилл *a* / хлорофилл *b* максимально. Это может свидетельствовать о низкой температуре как основном стрессовом факторе для оранжерейных растений в весенний и осенний периоды.

В листьях растений открытого грунта также наблюдается обратный характер динамики содержания антоцианов по отношению к динамике отношений хлорофилл / антоцианы и хлорофилл / каротиноиды (минимумы / максимумы в июле и в конце сентября). При этом августовское понижение соотношения хлорофилл / каротиноиды и максимум содержания антоцианов совпадают с максимумом отношения хлорофиллов *a* и *b*, что может говорить о большем вкладе фактора избыточной освещенности в стрессовое воздействие на растения открытого грунта.

Несмотря на то, что в открытом грунте колебания температуры и освещенности выражены сильнее, интервал изменения содержания антоцианов в листьях растений открытого грунта меньше, чем в листьях оранжерейных растений. Наиболее высокое содержание антоцианов, выявленное в листьях оранжерейных растений в весенний период, вероятно, связано с защитой незрелого фотосинтетического аппарата в молодых клетках [21]. Интенсивность солнечной радиации в начале апреля значительно выше, чем в зимние месяцы, поэтому отсутствие защитного экрана может служить причиной повышения стрессовой нагрузки на растения. Об этом свидетельствует относительно высокая величина отношения хлорофиллов *a* и *b*, достигающая 3. Относительно благоприятное состояние растений в целом описывается высокой величиной отношения хлорофилл / каротиноиды. В открытый грунт высаживают адаптированные к условиям оранжереи растения, вегетирующие уже 3 месяца, их адаптация к условиям открытого грунта не сопровождается значительным повышением содержания антоцианов.

Для оценки зависимости содержания антоцианов от условий выращивания проведено сравнение диапазонов изменения показателей листьев растений из оранжереи и открытого грунта в сопоставимые периоды (май–октябрь).

Рост содержания антоцианов в листьях при понижении температуры воздуха в открытом и закрытом грунте, сопровождающийся падением при минимальном воздействии стрессового фактора, а также минимальное содержание антоцианов в листьях оранжерейных растений в ноябре подтверждают тот факт, что содержание антоцианов в значительной степени определяется соответствием условий произрастания физиологическому оптимуму вида. При развитии низкотемпературного стресса падение отношения хлорофилл / каротиноиды с июля по октябрь наиболее существенно в листьях растений открытого грунта (с 5,25 до 0,91) по сравнению с оранжерейными растениями (с 6,23 до 3,19). Однако содержание антоцианов в листьях оранжерейных растений в августе и сентябре всегда значительно выше (на 25–50%), чем в листьях растений открытого грунта. Таким образом, в условиях воздействия низкой температуры значительно больше антоцианов содержат листья оранжерейных растений, находящихся в более благоприятных условиях и имеющих более высокий физиологический статус.

Этот факт согласуется с представлениями об антоцианах как менее эффективных компонентах защиты по сравнению с другими флавоноидами, например флавонолами. По мнению большинства исследователей, основной функцией антоцианов является снижение интенсивности процессов фотоингибирования и фотоокисления в ювенильных, стареющих листьях и листьях растений, находящихся в условиях стресса [22]. Механизм индукции биосинтеза антоцианов еще не вполне выяснен. Важнейшими факторами, вызывающими накопление антоцианов, являются низкая температура, свет, минеральное питание. При этом ответ на воздействие факторов и их комплексов является видоспецифичным в значительной степени [23]. Полученные результаты говорят о том, что накопление антоцианов при развитии низкотемпературного стресса не является эволюционно выработанной стратегией *B. grandis* subsp. *grandis*. И можно предположить, что при повышении стрессовой нагрузки синтез антоцианов в листьях *B. grandis* subsp. *grandis* замедляется, в то время как увеличивается содержание главных компонентов защиты [23, 24].

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о более низком содержании антоцианов в листьях растений в открытом грунте, т.е. при более сильном стрессовом воздействии низкой температуры. Следовательно, содержание антоцианов в листьях *B. grandis* subsp. *grandis* само по себе не является показателем стресса растений. Более информативным показателем, аналогичным соотношению хлорофилл / каротиноиды, является соотношение хлорофилл / антоцианы. Характер динамики этих показателей очень близкий. В периоды адаптации соотношение хлорофилл / антоцианы значительно падает до минимальных значений 0,2–0,3, в благоприятные периоды – возрастает. Максимальное его значение составляло 4,21 (открытый грунт, июль) (рис. 5).

Красное окрашивание абаксиальной стороны листьев, выраженное на всей поверхности или только по жилкам, является одним из признаков таксона *B. grandis* subsp. *grandis* [3]. Постоянно высокая концентрация антоцианов обеспечивает защиту фотосинтетического аппарата листьев растений этого таксона, приспособленных к росту под пологом леса, от избыточной освещенности [25]. Однако содержание этих компонентов в листьях изменяется в течение вегетационного периода.

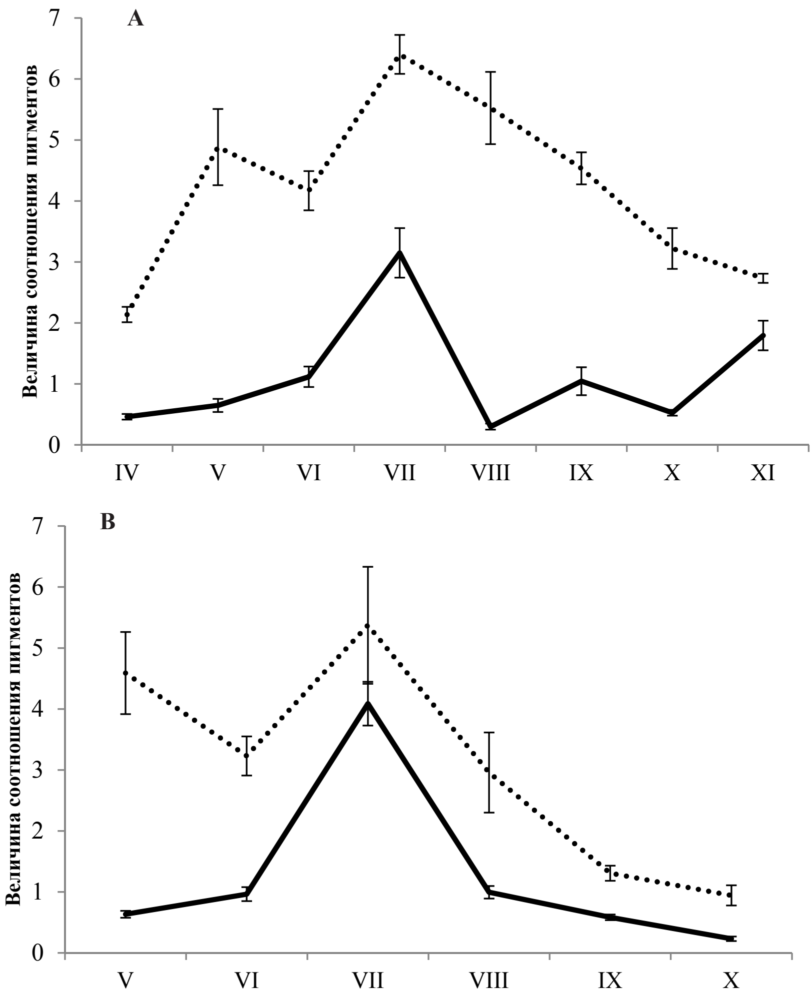


Рис. 5. Динамика соотношений хлорофилл / каротиноиды (·····) и хлорофилл / антоцианы (--) в листьях *Begonia grandis* subsp. *grandis* в оранжерее (A) и в открытом грунте (B)
[**Fig. 5.** Dynamics of chlorophyll / carotenoids (·····) and chlorophyll / anthocyanins (--) ratios in *Begonia grandis* subsp. *grandis* leaves in the greenhouse (A) and in the open ground (B)]

Значительное повышение содержания антоцианов в период активного роста весной свидетельствует об аккумуляции растением компонентов защиты фотосинтетического аппарата молодых листьев в период высокой освещенности в весенние месяцы. Относительно высокое содержание антоцианов в зрелых листьях в осенние месяцы говорит о вовлеченности этих соединений в защитные реакции на воздействие низких температур. Подтверждением этого предположения является невысокое содержание антоцианов при переходе растений к состоянию покоя в благоприятных условиях оранжереи.

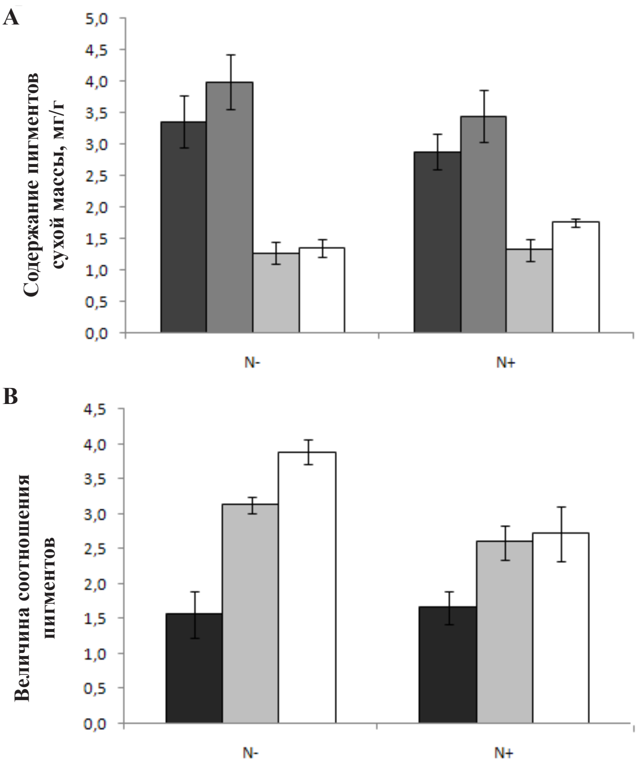


Рис. 6. Содержание антоцианов (■), хлорофилла *a* (■), хлорофилла *b* (□) и каротиноидов (□) (A) и соотношений хлорофилл / антоцианы (■), хлорофилл *a* / хлорофилл *b* (■) и хлорофилл / каротиноиды (□) (B) в листьях растений *Begonia grandis* subsp. *grandis*, переходящих к состоянию покоя в оранжерее. Условные обозначения: N– – здоровые листья без участков некроза, N+ – листья с участками некроза
[**Fig. 6.** Content of anthocynians, chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and carotenoids (A) and chlorophyll / anthocyanins, chlorophyll *a* / chlorophyll *b* and chlorophyll / carotenoids (B) ratios in *Begonia grandis* subsp. *grandis* leaves transitioning to dormant state in the greenhouse. Legend: N- healthy leaves without areas of necrosis, N+ leaves with areas of necrosis]

Состав пигментов листьев растений, переходящих к состоянию покоя. При интродукции в условиях Западной Сибири жизненный цикл растений соответствует природному только в условиях оранжереи. Переход к состоянию покоя и отмирание надземной части растений *B. grandis subsp. grandis* в условиях естественного ареала (Китай) происходит с наступлением осени в октябре–ноябре после завершения цветения и завязывания плодов [25]. У растений в открытом грунте в условиях Западной Сибири под воздействием заморозков в сентябре происходит отмирание надземной части цветущих растений, которые еще не реализовали большую часть потенциала, и фаза перехода к состоянию покоя у них отсутствует.

Исследование пигментного состава листьев растений, переходящих к состоянию покоя в оранжерее, показало, что в этот период растения характеризуются значительным содержанием хлорофилла (рис. 6).

Соотношения хлорофилл *a* / хлорофилл *b* и хлорофилл / каротиноиды в листьях с участками некроза ниже, чем в здоровых. Содержание антоцианов и соотношение хлорофилл / антоцианы при развитии некроза существенно не изменяются.

Пигментный состав листьев растений *B. grandis* subsp. *grandis*, переходящих к состоянию покоя, свидетельствует об их относительно высоком физиологическом статусе. Таким образом, переход к состоянию покоя *B. grandis* subsp. *grandis* при интродукции в оранжерее не сопровождается значительным уменьшением содержания хлорофилла и накоплением антоцианов, обнаруженным у многих растений [22]. Это может быть связано с некоторым замедлением перехода к состоянию покоя, вызванным отсутствием сигнальных факторов старения надземной части растения (снижение температуры, влажности почвы и воздуха, сокращение продолжительности светового дня).

Выводы

Впервые изучена динамика содержания пигментов листьев (хлорофиллов *a* и *b*, каротиноиды, антоцианы) и показателей физиологического состояния (соотношения хлорофилл *a* / хлорофилл *b*, хлорофилл / каротиноиды, хлорофилл / антоцианы) в течение сезона вегетации у растений *B. grandis* subsp. *grandis*, интродуцированных в Западной Сибири (г. Новосибирск) в условиях оранжереи и открытого грунта.

Весенний период активного роста характеризуется максимальными показателями содержания хлорофилла (8–9 мг/г), антоцианов (18–20 мг/г) и каротиноидов (4–5 мг/г).

Характер динамики пигментов в оранжерее и открытом грунте в сопоставимые периоды (с мая по конец сентября) аналогичен. Содержание хлорофилла варьирует от более 6 мг/г в благоприятных условиях до 1,4 мг/г в периоды перепадов температуры и заморозков. Динамика каротиноидов и антоцианов противоположна динамике хлорофилла, минимумы наблюдаются в июне–июле (0,3–0,7 и 1–2 мг/г соответственно), а максимумы – в условиях перепадов температур (1–2 и 2–9 мг/г).

Соотношение хлорофиллов *a* и *b* в листьях оранжерейных растений на протяжении практически всего периода вегетации находится в интервале, оптимальном для тенелюбивых растений 2,12–3,01, а в листьях растений открытого грунта в летний период наблюдается рост этого показателя значительно выше оптимума, что свидетельствует о не всегда благоприятном режиме освещенности.

В условиях воздействия низкой температуры значительно больше антоцианов содержат листья оранжерейных растений, находящихся в более благоприятных условиях и имеющих более высокий физиологический статус, чем растения открытого грунта.

Для периодов адаптации *B. grandis* subsp. *grandis* характерны более низкие величины соотношений хлорофилл / каротиноиды (1,3–4,4) и хлорофилл / антоцианы (0,3–1,0) в листьях по сравнению с благоприятными периодами (5,5–6,2 и 2–2,1 соответственно).

Переход к состоянию покоя *B. grandis* subsp. *grandis* при интродукции в оранжерее не сопровождается значительным уменьшением содержания хлорофилла и накоплением антоцианов.

Литература

1. *Chalker-Scott L.* Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses // Photochemistry and photobiology. 1999. Vol. 70, № 1. P. 1–9.
2. *Чупахина Г.Н., Масленников П.В., Скрыпник Л.Н., Бессережнова М.И.* Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды г. Калининграда выбросами автотранспорта // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2 (18). С. 171–185.
3. *Gu C., Peng C.-I., Turland N.J. Begoniaceae*. Flora of China. Vol. 13 (*Clusiaceae – Araliaceae*) / ed. by Wu Z.Y., Raven P. H., Hong D.Y. 2007. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. P. 176.
4. *Harborne J.B., Hall E.* Plant polyphenols-XIII. The systematic distribution and origin of anthocyanins containing branched trisaccharides // Phytochemistry. 1964. Vol. 3, № 3. P. 453–463.
5. *Chirol N., Jay M.* Acylated anthocyanins from flowers of *Begonia* // Phytochemistry. 1995. Vol. 40, № 1. P. 275–277.
6. *Gould K.S., Kuhn D.N., Lee D.W., Oberbauer S.F.* Why leaves are sometimes red // Nature. 1995. Iss. 378. P. 241–242.
7. *Langhammer L., Grandet M.* Über die Verbreitung eines seltenen Anthocyans in der Familie der *Begoniaceae* // PlantaMedica. 1974. Vol. 26, iss. 7. P. 260–268.
8. *Киселёва А.П.* Метеорологические условия в районе Центрального сибирского ботанического сада в 1966–1972 гг. // Ритмы развития и продуктивности полезных растений сибирской флоры. Новосибирск, 1975. С. 164–176.
9. *Климат* России / под ред. Н.В. Кобышевой. СПб. : Гидрометеоиздат, 2001. 655 с.
10. *Фершалова Т.Д., Байкова Е.В.* Интродукция бегоний в оранжереях и интерьерах. Новосибирск : Гео, 2013. 157 с.
11. *Lichtenthaler H.K., Buschmann C.* Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy / In: Current Protocols in Food Analytical Chemistry. F4.3.1-F4.3.8. N.Y. : John Wiley&Sons, 2001.
12. *Blando F., Gerardi C., Nicoletti I.* Sour Cherry (*Prunus cerasus* L.) Anthocyanins as Ingredients for Functional Foods // Journal of Biomedicine and Biotechnology. 2004. Vol. 5. P. 253–258.
13. *Lopes da Silva F., Escribano-Bailón M.T., Alonso J.J.P., Rivas-Gonzalo J.C., Santos-Buelga C.* Anthocyanin pigments in strawberry // LWT-Food Science and Technology. 2007. Vol. 40, № 2. P. 374–382.
14. *Horbowicz M., Mioduszewska H., Koczkodaj D., Saniewski M.* The effect of methyl jasmonate and phenolic acids on growth of seedlings and accumulation of anthocyanins in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) // ActaAgrobotanica. 2009. Vol. 62, № 1. P. 49–56.

15. *Sims D.A., Gamon J.A.* Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages // Remote Sensing of Environment. 2002. Vol. 81. P. 337–354.
16. *Зайцев Г.Н.* Математический анализ биологических данных. М. : Наука, 1991. 184 с.
17. *Kancheva R., Borisova D., Georgiev G.* Chlorophyll assessment and stress detection from vegetation optical properties // Ecological Engineering and Environment Protection. 2014. № 1. P. 34–43.
18. *Burritt D.J., Mackenzie S.* Antioxidant metabolism during acclimation of Begonia x erythrophylla to high light levels // Annals of Botany. 2003. Vol. 91. P. 783–794.
19. *Harborne J.B.* Spectral methods of characterizing anthocyanins // Biochem. J. 1958. Vol. 70. P. 22–28.
20. *Escribano-Bailón M.T., Santos-Buelga C., Rivas-Gonzalo J.C.* Anthocyanins in cereals // Journal of Chromatography A. 2004. Vol. 1054. P. 129–141.
21. *Karageorgou P., Manetas Y.* The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light // Tree Physiology. 2006. Vol. 26. P. 613–621.
22. *Merzlyak M.N., Chivkunova O.B., Solovchenko A.E., Naqvi K.R.* Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves // Journal of Experimental Botany. 2008. Vol. 59, № 14. P. 3903–3911.
23. *Чупахина Г.Н., Масленников П.В., Скрыпник Л.Н.* Природные антиоксиданты (экологический аспект). Калининград : Изд-во БФУ им. И. Канта, 2011. 111 с.
24. *Solovchenko A., Schmitz-Eiberger M.* Significance of skin flavonoids for UV-B-protection in apple fruits // Journal of Experimental botany. 2003. Vol. 54, № 389. P. 1977–1984.
25. *Tebbitt M.C.* Begonias: cultivation, identification, and natural history. Portland, 2005. 270 p.

Поступила 24.12.2015 г.; повторно 28.02.2016 г.; принята 10.03.2016 г.

Авторский коллектив:
Карпова Евгения Алексеевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории фитохимии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: karyevg@mail.ru
Фершалова Татьяна Дмитриевна – канд. биол. наук, н.с. группы ландшафтной архитектуры и дизайна Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: fershalova@ngs.ru

Karpova EA, Fershalova TD. Dynamics of leaf pigments content of *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* introduced in West Siberia (Novosibirsk). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):140-158. doi: 10.17223/19988591/33/9. In Russian, English summary

Evgeniya A. Karpova, Tatyana D. Fershalova

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

Dynamics of leaf pigments content of *Begonia grandis* Dryander subsp. *grandis* introduced in West Siberia (Novosibirsk)

The aim of this work was to study the dynamics of pigment content in leaves (chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, carotenoids and anthocyanins) and indicators of physiological state (chlorophyll *a/b* ratio, chlorophyll *a+b*/total carotenoids, chlorophyll *a+b*/ anthocyanins) during the growing season of *B. grandis* subsp. *grandis* plants, introduced in Western Siberia (Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk) in the greenhouse and the open ground. We determined pigment content in fresh leaves by the spectrophotometric method. We measured the absorption of ethanol extracts at 649 nm, 664 nm and 470 nm (chlorophylls, carotenoids) and aqueous extracts acidified with hydrochloric acid at 529 nm and 650 nm (anthocyanins). We studied anthocyanin composition by the thin layer chromatography on Silufol plates of 15 x15 cm in the solvent systems chloroform - ethyl acetate - formic acid - water 24 : 20: 16: 1 and chloroform - ethanol - formic acid 9:1:0.5.

We found maximum values of chlorophyll *a+b* (8-9 mg/g dry weight), anthocyanins (18-20 mg/g) and total carotenoids (4-5 mg/g) during the spring period of active growth. We established that the dynamics of pigments in the greenhouse and the open ground from May to the end of September were similar. Chlorophyll *a+b* content ranges from 6 mg/g and above in a favorable environment to 1.4 mg/g during periods of temperature drops and frost. Dynamics of carotenoids and anthocyanins are opposite to the dynamics of chlorophyll, minimal values are seen in June-Julay (0.3-0.7 mg/g and 1.2 mg/g, respectively), while maximal values are observed in the conditions of temperature drops (1-2 mg/g and 2-9 mg/g). We found that anthocyanin content under low temperature conditions was higher in leaves of greenhouse plants being under more favorable conditions and having higher physiological status than plants of open ground. We revealed that ratio values of chlorophyll *a+b*/total carotenoids (1,3-4,4) and chlorophyll *a+b* / anthocyanins (0.3-1.0) in leaves for a period of *B. grandis* subsp. *grandis* adaptation were lower in comparison to the favorable period (5,5-6,2 and 2-2 1, respectively). We demonstrated that the transition to a dormant phase of *B. grandis* subsp. *grandis* introduced in the greenhouse was not accompanied by a significant decrease in chlorophyll content and accumulation of anthocyanins.

The article contains 6 Figures, 1 Table, 25 References.

Key words: *Begonia grandis* subsp. *grandis*; adaptations; chlorophyll *a+b*; carotenoids; anthocyanins.

References

1. Chalker-Scott L. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and photobiology.* 1999;70(1):1-9.
2. Tchoupakhina GN, Maslennikov PV, Skrypnik LN, Besserezhnova MI. Reaction of pigmental and antioxidant systems of plant on environmental pollution of Kaliningrad by motor transport emission. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2012;2(18):171-185. In Russian, English summary
3. Gu C, Peng CI, Turland NJ. *Begoniaceae*. In: *Flora of China.* Vol. 13 (*Clusiaceae – Araliaceae*). Wu ZY, Raven PH, Hong DY, editors. Beijing: Science Press and St. Louis: Missouri Botanical Garden Press; 2007. P. 153-207.
4. Harborne JB, Hall E. Plant polyphenols. XIII. The systematic distribution and origin of anthocyanins containing branched trisaccharides. *Phytochemistry.* 1964;3(3):453-463.
5. Chirol N, Jay M. Acylated anthocyanins from flowers of *Begonia*. *Phytochemistry.* 1995;40(1):275-277.
6. Gould KS, Kuhn DN, Lee DW, Oberbauer SF. Why leaves are sometimes red. *Nature.* 1995;378:241-242.
7. Langhammer L, Grandet M. Über die Verbreitung eines seltenen Anthocyans in der Familie der *Begoniaceae*. *Planta Medica*. 1974;26(7):260-268. doi: 10.1055/s-0028-1099385

8. Kiseleva AP. Meteorologicheskie usloviya v rayone Tsentral’nogo sibirskogo botanicheskogo sada v 1966-1972 gg [Weather conditions in the Central Siberian Botanical Garden area in 1966-1972]. In: *Ritmy razvitija i produktivnosti poleznyh rastenij sibirskoj flory* [Rhythms of development and productivity of useful plants of Siberian flora]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1975. pp. 164-176. In Russian
9. Klimat Rossii [Climate of Russia]. Kobysheva NV, editor. St Petersburg: Gidrometeoizdat Publ.; 2001. 655 p. In Russian
10. Fershalova TD, Baykova EV. Introduktsiya begoniy v oranzhereyakh i inter’erakh [Introduction of *Begonia* in greenhouses and interiors]. Koropachinskiy IYu, editor. Novosibirsk: Geo Publ.; 2013. 157 p. In Russian.
11. Lichtenthaler HK, Buschmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. In: *Current Protocols in Food Analytical Chemistry. F4.3.1-F4.3.8.* New York: John Wiley&Sons;2001. Available at: http://www.thyssen-web.de/assets/files/fd_documents/sp_buche/uv_vis_pigmente.pdf (accessed 03.02.2016).
12. Blando F, Gerardi C, Nicoletti I. Sour Cherry (*Prunus cerasus* L.) Anthocyanins as Ingredients for Functional Foods. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*. 2004;5:253-258. doi: 10.1155/S1110724304404136
13. Lopes da Silva F, Escribano-Bailón MT, Alonso JJP, Rivas-Gonzalo JC, Santos-Buelga C. Anthocyanin pigments in strawberry. *LWT-Food Science and Technology*. 2007;40(2):374-382. doi: 10.1016/j.lwt.2005.09.018
14. Horbowicz M, Mioduszewska H, Koczkodaj D, Saniewski M. The effect of methyl jasmonate and phenolic acids on growth of seedlings and accumulation of anthocyanins in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Acta Agrobotanica*. 2009;62(1):49-56.
15. Sims DA, Gamon JA. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*. 2002;81:337-354.
16. Zaicev GN. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 184 p. In Russian
17. Kancheva R, Borisova D, Georgiev G.Chlorophyll assessment and stress detection from vegetation optical properties. *Ecological Engineering and Environment Protection*. 2014;1:34-43.
18. Burritt DJ, Mackenzie S. Antioxidant metabolism during acclimation of *Begonia* x erythrophylla to high light levels. *Annals of Botany*. 2003;91:783-794.
19. Harborne JB. Spectral methods of characterizing anthocyanins. *Biochem. J.* 1958;70:22-28.
20. Escribano-Bailón MT, Santos-Buelga C, Rivas-Gonzalo JC. Anthocyanins in cereals. *Journal of Chromatography A*. 2004;1054:129-141.
21. Karageorgou P, Manetas Y. The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light. *Tree Physiology*. 2006;26:613-621. doi: 10.1093/treephys/26.5.613
22. Merzlyak MN, Chivkunova OB, Solovchenko AE, Naqvi KR. Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves. *Journal of Experimental Botany*. 2008;59(14):3903-3911. doi: 10.1093/jxb/ern230
23. Chupakhina GN, Maslennikov PV, Skrypnik LN. Prirodnye antioksidanty (ekologicheskiy aspekt): monografiya [Natural antioxidants (ecological aspect)]. Kaliningrad: University of Immanuel Kant Publ.; 2011. 111 p. In Russian
24. Solovchenko A, Schmitz-Eiberger M. Significance of skin flavonoids for UV-B-protection in apple fruits. *Journal of experimental botany*. 2003;54(389):1977-1984.doi: 10.1093/jxb/erg199

25. Tebbitt MC. Begonias: cultivation, identification, and natural history. Portland; Timber Press, 2005. 270 p.

Received 24 December, 2015;
Revised 28 February, 2016;
Accepted 10 March, 2016

Author info:
Karpova Evgeniya A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Phytochemistry, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: karyevg@mail.ru
Fershalova Tatyana D, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Landscape Architecture and Phytodesign, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.
E-mail: fershalova@ngs.ru