

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2017

№ 38

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере
массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия
(свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.)

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

Журнал включен в «Перечень рецензируемых научных изданий, входящих
в международные реферативные базы данных и системы цитирования, в которых должны
быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание
ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук»
Высшей аттестационной комиссии

Учредитель – Томский государственный университет

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

Внесён в Ulrich's Periodicals Directory. Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Web of Science).

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

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

E-mail: kylizhskiy@yandex.ru

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

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

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

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

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

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

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

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

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

Издательство: Издательский дом Томского государственного университета

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

Подписано в печать 05.06.2017 г. Формат 70х108^{1/16}. Усл. печ. л. 16,9. Тираж 250 экз. Заказ № 2586. Цена свободная.

Дата выхода в свет 15.06.2017 г.

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**

Founder – Tomsk State University

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

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

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Term of publication: 3-6 months

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

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

Contact the Journal

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

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

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

EDITORIAL COUNCIL

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

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

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

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

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

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

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

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

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

PUBLISHER:

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

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

Passed for printing 05.06.2017. Format 70x108^{1/16}. Conventional printed sheets 16,9. Circulation - 250 copies. Orders N 2586.

Free price. Date of publication 15.06.2017.

36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-53-15-28. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Старцев В.В., Жангуров Е.В., Дымов А.А. Характеристика почв высотных поясов хребта Яптикнырд (Приполярный Урал)	6
---	---

БОТАНИКА

Васильева Г.В. Рост и морфогенез кедра сибирского, кедрового стланика и их гибридов: сравнительный анализ семенного потомства в условиях <i>ex situ</i>	28
Катаева Т.Н., Прокопьев А.С. Биологические особенности представителей рода <i>Gentiana</i> (Gentianaceae) в условиях интродукции на юге Томской области	45
Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивная биология <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми)	68
Санданов Д.В., Найданов Б.Б., Шишмарев В.М. Влияние региональных и локальных факторов среды на распространение и структуру популяций <i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi	89

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

Горошкевич С.Н. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour): цикличность или ациклические колебания?	104
--	-----

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Кукушкина Т.А., Фомина Т.И. Содержание биологически активных веществ в листьях некоторых видов рода <i>Campanula</i> L. (Campanulaceae)	122
Лукьянчук И.В., Жбанова Е.В. Оценка генетической коллекции земляники по содержанию в плодах антоцианов	134

ЭКОЛОГИЯ

Иванова Н.В., Терентьева Е.В. Состояние популяций охраняемого лишайника <i>Lobaria pulmonaria</i> в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская область)	149
Пономарева Ю.А., Постникова П.В. Временная динамика структурных и функциональных характеристик енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС	167
Цандекова О.Л., Колмогорова Е.Ю. Особенности адаптивных реакций <i>Betula pendula</i> Roth, произрастающей в условиях породного отвала Кедровского угольного разреза	183

CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Startsev VV, Zhangurov EV, Dymov AA.** Characteristics of soils in altitudinal belts of the Yaptiknyrd ridge (Subpolar Urals)..... 6

BOTANY

- Vasilyeva GV.** Growth and morphogenesis of Siberian stone pine, Siberian dwarf pine and their hybrids: comparative analysis of seed progeny *ex situ*..... 28
- Kataeva TN, Prokopyev AS.** Biological features of the genus *Gentiana* (Gentianaceae) representatives when introduced in the south of Tomsk region..... 45
- Kirillova IA, Kirillov DV.** Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic) 68
- Sandanov DV, Naidanov BB, Shishmarev VM.** Influence of regional and local environmental factors on the distribution and population structure of *Scutellaria baicalensis* Georgi..... 89

AGRICULTURAL & FOREST SCIENCES

- Goroshkevich SN.** Dynamics of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) growth and seed production: cyclicity or acyclic oscillation? 104

PLANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

- Kukushkina TA, Fomina TI.** Content of the major groups of biologically active substances in leaves of some *Campanula species* (Campanulaceae) 122
- Lukyanchuk IV, Zhdanova YV.** Estimation of genetic collection for anthocyanin content in strawberry fruits 134

ECOLOGY

- Ivanova NV, Terentyeva EV.** Population status of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in the Kologriv Forest Nature Reserve (Kostroma region) 149
- Ponomareva YuA, Postnikova PV.** Temporal dynamics of structural and functional characteristics of the Yenisei river phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk hydroelectric power station 167
- Tsanketkova OL, Kolmogorova EYu.** Peculiarities of adaptive responses in *Betula pendula* Roth, growing in the waste dump of the Kedrovsky coal mine 183

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.48: 631.44: 631.41
doi: 10.17223/19988591/38/1

В.В. Старцев, Е.В. Жангуров, А.А. Дымов

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

Характеристика почв высотных поясов хребта Яптикнырд (Приполярный Урал)

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Комплексной программы Уральского отделения РАН № 15-12-4-1 «Разнообразие растительного мира и почвенного покрова ландшафтов, перспективных для включения в состав объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО “Девственные леса Коми”».

Рассмотрены особенности дифференциации почв Приполярного Урала на примере хребта Яптикнырд в зависимости от инверсии высотных растительных поясов, при которой происходит формирование горно-тундрового пояса в нижних частях склонов. Установлено, что особенности почвообразования в пределах исследованного хребта обусловлены фактором высотной поясности, которая служит основной причиной дифференциации растительного и, как следствие, почвенного покрова от подножия до вершин горного хребта. Показано, что в суровых климатических условиях горно-тундрового пояса в верхних и нижних частях мезосклонов формируются торфяно-криоземы (Histic Cryosol (Dystric, Reductaquic)) и подбурь глееватые иллювиально-гумусовые (Stagnic Entic Podzol (Turbic, Skeletic)). Преобладающими почвами, формирующимися под разнотравными луговинами подгольцового пояса, являются дерново-криометаморфические стратифицированные (Haplic Umbrisol (Skeletic)) и серогумусовые почвы (Haplic Leptosol (Skeletic)). Смена растительных сообществ в горно-лесном поясе хребта Яптикнырд происходит от ельников разнотравных, под которыми формируются дерново-криометаморфические глееватые почвы (Stagnic Umbrisol (Skeletic)), до ельников кустарничково-зеленомошных с почвами, диагностируемыми как торфяно-подзолы иллювиально-железистые потечно-гумусовые криометаморфизованные (Histic Podzol (Skeletic)) и подзолы иллювиально-железистые (Albic Podzol (Skeletic)).

Ключевые слова: национальный парк «Югыд ва»; горные почвы; многолетняя мерзлота; Cryosol; Podzol; Leptosol; Umbrisol.

Введение

Современным исследованиям почв горных территорий, криолитозоны и северных регионов России уделяется огромное внимание [1]. Почвы

горных областей формируются в особых экологических условиях под влиянием большого комплекса различных факторов: характера рельефа, разнообразия почвообразующих пород, различий в гидротермическом режиме, перепадов высот. Дифференциация экосистем и почвенного покрова в горах определяется законом высотной поясности. Большинство ученых [2, 3] выделяют высотный пояс в самостоятельную ландшафтную единицу, которая обуславливает особенности дифференциации растительного и почвенного покрова. Каждому высотному поясу соответствует определенный преобладающий тип растительности, границы которого позволяют индифицировать и границы пояса. Распределение высотных поясов Уральских гор, по данным [4], можно представить в виде классической схемы (снизу вверх): а) горно-лесной; б) подгольцовый; в) горно-тундровый; г) холодных гольцовых пустынь. Однако отмечаются случаи нарушения распределения растительных поясов. Явление обратного расположения горных поясов получило название «инверсия» [5]. Для большинства горных территорий, таких как Полярный и Северный Урал, Хибинские горы, характерно «классическое» распределение высотных поясов [6–11], явления инверсии не наблюдается.

Территория Приполярного Урала благодаря огромным размерам, сложному расчлененному ландшафту характеризуется значительным разнообразием наземных и водных экосистем [12, 13]. Для Приполярного Урала также характерно явление высотной поясности [14]. Однако отличительной чертой хребтов западного макросклона Приполярного Урала является инверсия высотных поясов [15]. Это проявляется в формировании горно-тундрового пояса и почв, характерных для него, не только на вершинах (выше 600 м над ур. м.), но и ниже горно-лесного пояса (до высот 450–500 м над ур. м.). Проведенные исследования [16–19] позволили выявить высокое разнообразие почв исследуемой горной территории. Однако остаются неизученными проблемы генезиса, географии и классификации почв в зависимости от распределения растительности в пределах различных горных поясов. Работы по изучению закономерностей высотно-поясного распределения почв Приполярного Урала носят единичный характер [20, 21].

Цель работы – изучение особенностей формирования почв в высотно-поясном градиенте Приполярного Урала на примере хребта Яптикнырд.

Материалы и методики исследования

Исследования проводили на территории национального парка «Югыд ва» в северной части Приполярного Урала (63°59' с. ш., 59°13' в. д.). Объекты исследования – 7 почвенных разрезов – расположены на склоне восточной экспозиции хребта Яптикнырд, где был заложен эколого-топологический профиль (катена) протяженностью 5 км (рис. 1). По профилю происходит смена растительных сообществ, которые представлены горными мохово-лишайниковыми тундрами, луговинами, ельниками разнотравными и мохо-

во-кустарничковыми (рис. 2, 3). Почвообразующими породами хребта Яп-тикнырд служат элювий и элюво-делювий горных пород, представленных преимущественно метаморфическими сланцами и кварцито-песчаниками.

Согласно ботанико-географическому районированию территория исследования относится к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразийской таежной области [22]. Согласно почвенно-экологическому районированию [23] исследуемый район входит в Северо-Уральскую горную почвенную провинцию. Климат Приполярного Урала резко континентальный, суровый, с длительной морозной зимой и коротким прохладным летом. Среднегодовая температура воздуха равна $-3,2^{\circ}\text{C}$, абсолютные минимальная и максимальная температуры составляют -55°C (январь) и 30°C (июль) соответственно [24]. Приполярный Урал является южной границей криолитозоны [25], и почвы исследуемой территории в значительной степени формируются под влиянием криогенного фактора и относятся к очень холодному подтипу длительно сезоннопромерзающего типа [26].

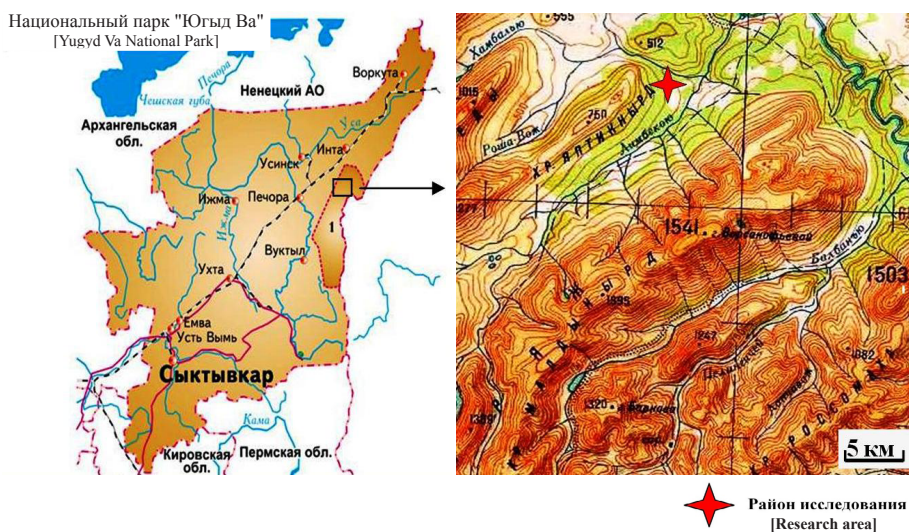


Рис. 1. Расположение объектов исследования
[Fig. 1. The location of research objects]

Диагностику и классификационное положение почв проводили в соответствии с полевым определителем почв России [27] и системой классификации WRB [28]. Органогенные горизонты разделяли на подгоризонты O(L), O(F), O(H) в зависимости от степени разложения растительных остатков. Для исследованных почв определяли основные физико-химические параметры: кислотность, валовое содержание углерода, азота, обменные формы кальция и магния, содержание железа и алюминия.

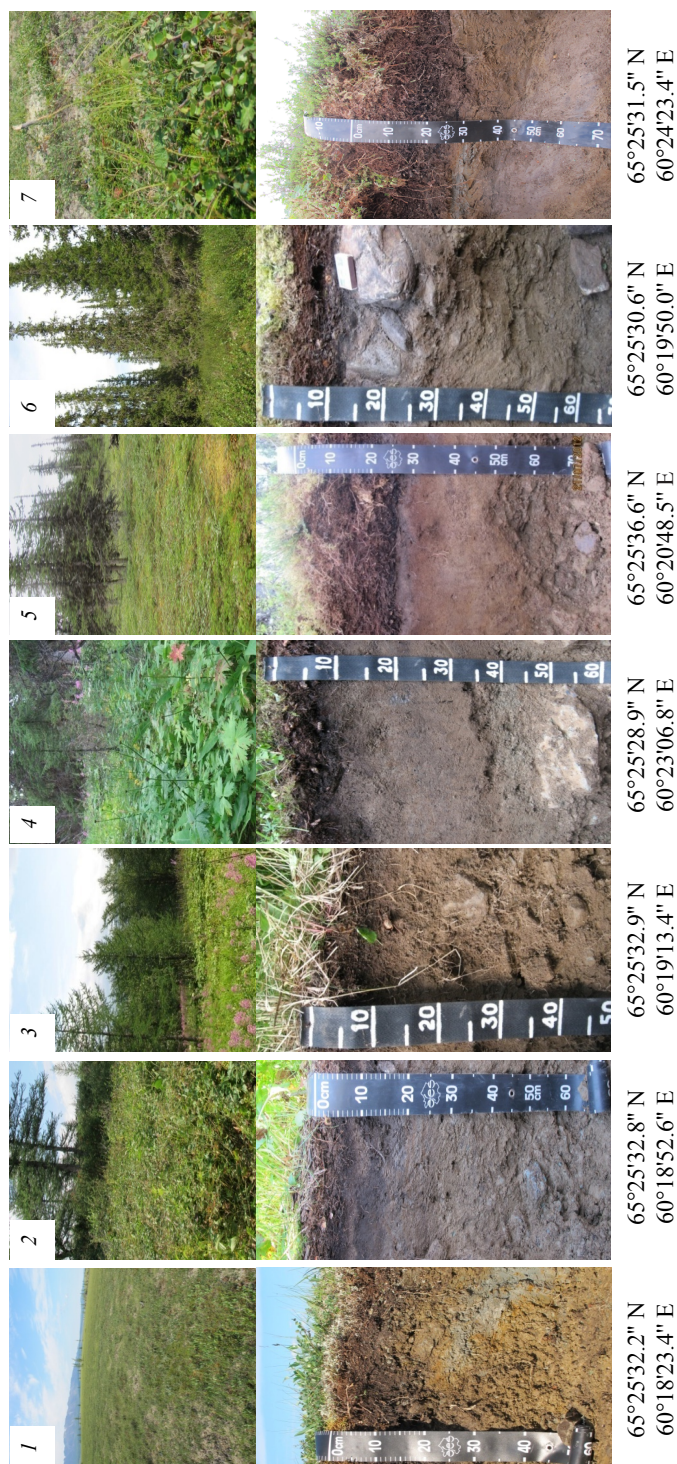


Рис. 2. Растительные сообщества и соответствующие им почвы: 1 – подбур глееватый иллювиально-гумусовый (P-80);

2 – дерново-криометаморфическая стратифицированная (P-89); 3 – серогумусовая (P-90); 4 – дерново-криометаморфическая глееватая (P-93); 5 – торфяно-подзол иллювиально-железистый потечно-гумусовый криометаморфизованный (P-91); 6 – подзол иллювиально-железистый (P-92); 7 – торфяно-криозем (P-81). Авторы фото: 1, 2 – А.А. Дымов; 3, 4, 6 – Е.В. Жангуров; 5, 7 – В.В. Старцев.

[Fig. 2. A general view and structure of the studied soils: 1 - Stagnic Entic Podzol (Turbic, Skeletic) (P-80); 2 - Haplic Umbrisol (Skeletic) (P-89); 3 - Haplic Leptosol (Skeletic) (P-90); 4 - Stagnic Umbrisol (Skeletic) (P-93); 5 - Histic Podzol (Skeletic) (P-91); 6 - Albic Podzol (Skeletic) (P-92); 7 - Histic Cryosol (Dystic, Reductaquic) (P-81). Authors of photos: 1, 2 - AA Dymov; 3, 4, 6 - EV Zhangurov; 5, 7 - VV Startsev]

Содержание углерода и азота определяли на элементном анализаторе EA-1110 (Carlo Erba, Италия) [29] в ЦКП «Хроматография» Института биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар). Степень насыщенности почвы основаниями определяли как отношение суммы обменных катионов к сумме тех же катионов и величины гидролитической кислотности, умноженное на 100%. Определение гидролитической кислотности – по методу Каппена в модификации ЦИНАО (ГОСТ 26212–91 Почвы). Содержание железа и алюминия, растворимых в кислом растворе оксалата аммония, проводили методом атомно-эмиссионной спектрометрии. Для извлечения из почвы несиликатных соединений железа вне зависимости от степени окристаллизованности использовали метод Мера–Джексона [30]. Определение pH – потенциометрически со стеклянным электродом (Аквилон И-500, Россия) с соотношением почва : раствор (для органогенных горизонтов – 1:25, для минеральных – 1:2,5). Гранулометрический состав определяли по методу Качинского [31]. Для определения цвета генетических горизонтов использовали шкалу Манселла [32].

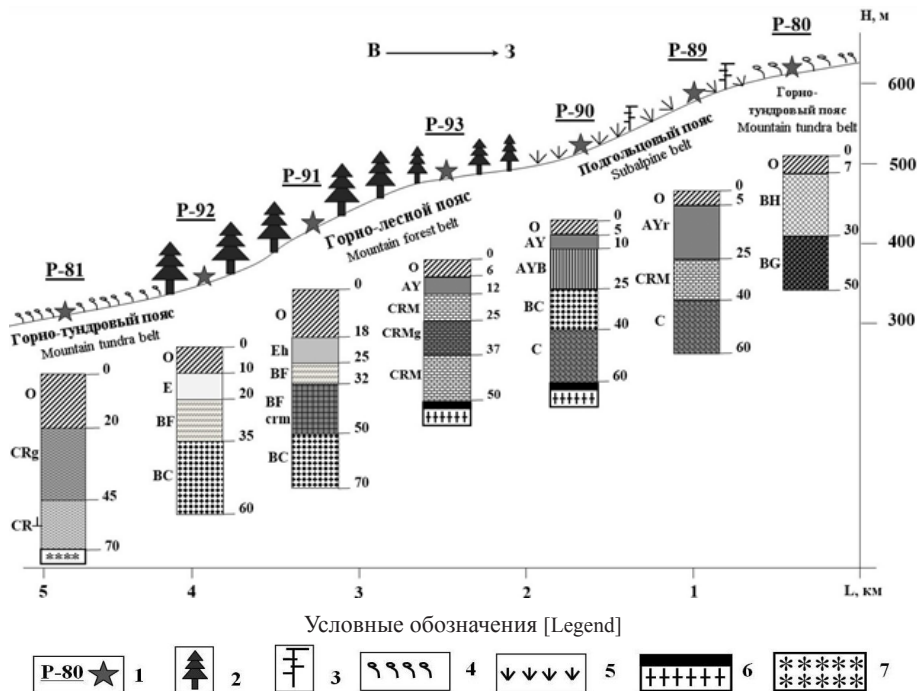


Рис. 3. Эколого-топологический почвенный профиль хребта Яптикнырд:

L – протяженность склона, *H* – высота над уровнем моря. 1 – номер почвенного разреза; 2 – ель; 3 – лиственница; 4 – кустарничково-мохово-лишайниковая тундра;

5 – горные луговины; 6 – подстиление массивными плитами горных пород;

7 – подстиление многолетнемерзлыми породами

[Fig. 3. Ecological and topological profile of soils of the Yaptiknyrd ridge: *L* - The length of the slope, *H* - Altitude above sea level: 1 - Soil pit; 2 - Spruce; 3 - Larch;

4 - Shrub-moss-lichen tundra; 5 - Mountain meadow; 6 - Rock; 7 - Permafrost]

Результаты исследования и обсуждение

В данной публикации мы рассматриваем почвы, формирующиеся в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах хребта Яптикнырд.

Горно-тундровый пояс верхней части макросклона. В рассматриваемой макрокатене самый верхний почвенный разрез расположен на высоте 620 м над ур. м. (65°25'32.2" с. ш., 60°18'23.4" в. д.) в горной кустарничково-лишайниковой тундре мелкобугорковато-пятнистым микрорельефом. Пятна-медальоны занимают около 5% от площади. В растительном покрове встречаются осока, карликовая березка, голубика, различные лишайники. В данных условиях формируется подбур глееватый иллювиально-гумусовый (Р-80). Формула профиля: O(L) (0–3 см) – O(F) (3–7(10) см) – ВН (7(10)–20(30) см) – ВG (20(30)–50 см). Под органогенным горизонтом формируется темно-серый (2,5 Y 4/2 по Манселлу) иллювиально-гумусовый горизонт ВН. В горизонте обильно встречаются обломки коренных пород с размером от 5 до 50 см, доля породы составляет 30–40% общего объема горизонта. Глеевый горизонт ВG имеет желтовато-бурый цвет и (2,5Y 7/4) тяжелосуглинистый гранулометрический состав. Горизонт бесструктурный, влажный, содержание горной породы достигает 50%.

По физико-химическим показателям (табл. 1) подбур характеризуется кислой реакцией среды, с глубиной показатели кислотности снижаются.

Значение рН водной вытяжки варьирует от 4,5 в органогенных до 5,7 в нижнем глеевом горизонте. В составе обменных катионов преобладает Ca^{2+} . Наиболее высокие показатели биогенного накопления обменных оснований выявлены в среднеразложившемся подстилочном горизонте O(F). Степень насыщенности основаниями увеличивается с глубиной, в минеральных горизонтах показатель достигает 67%, что говорит о средней насыщенности основаниями данного типа почв. Наблюдается некоторое увеличение содержания оксалаторастворимых форм железа и алюминия в верхних минеральных горизонтах, содержание дитиониторастворимого железа возрастает с глубиной. Максимальное накопление углерода (41%) и азота (1,15%) характерно для органогенных горизонтов. В минеральных горизонтах наблюдается их значительное уменьшение. Показатель отношения C : N варьирует от 46 в подстилке до 14 в нижних минеральных горизонтах, что свидетельствует о низкой обеспеченности почвы азотом [33]. По гранулометрическому составу наблюдается резкое возрастание фракции физической глины в нижнем минеральном горизонте (табл. 2).

Анализ литературы свидетельствует о том, что ареал распространения подбуров, которые встречаются в холодных гумидных областях, очень широк и затрагивает горные тундры, подгольцовые редколесья, верхнюю часть горно-таежного пояса [34–38]. На Приполярном Урале подбуры изучены в горно-лесном и горно-тундровом поясах [15].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Физико-химические свойства исследуемых почв
[Physical and chemical properties of the researched soils]

Гори- зонг [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	Цвет [Color]	pH		Hr	Ca ²⁺	Mg ²⁺	V	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃		C	N	C/N
			H ₂ O								Джексон [Accord- ing to Jackson]				
			KCl	%											
												мас.			
Горно-тундровый пояс [Mountain tundra belt]															
Подбур глееватый иллювиально-гумусовый (P-80) [Stagnic Entic Podzol (Turbic, Skeletic)]															
O(L)	0-3	—	4,5	3,5	43,0	16,1±1,2	3,4±0,26	31	—	—	—	—	41,0±1,3	1,05±0,19	46
O(F)	3-7(10)	—	5,0	4,1	35,0	27,4±2,1	2,7±0,20	46	—	—	—	—	29,3±0,9	1,15±0,21	30
ВН	7(10)-20(30)	2,5Y 4/2	5,4	4,2	10,0	18,7±1,4	1,4±0,14	67	1,00±0,15	0,6±0,14	1,14	1,14	8,0±1,4	0,55±0,10	17
BG	20(30)-50	2,5Y 7/4	5,7	4,2	5,1	7,0±0,5	0,9±0,09	60	0,81±0,12	0,5±0,12	1,17	1,17	1,3±0,2	0,11±0,02	14
Подгольцовый пояс [Subalpine belt]															
Дерново-криогетаморфическая стратифицированная (P-89) [Haplic Umbrisol (Skeletic)]															
O(L)	0-1	—	5,9	5,3	31,0	88,0±7,0	6,2±0,5	75	—	—	—	—	36,3±1,2	2,00±0,40	21
O(F+H)	1-5	—	5,7	5,1	31,0	107,0±8,0	3,3±0,25	78	—	—	—	—	38,7±1,2	2,00±0,40	23
AYr	5-25	2,5Y 3/2	5,8	4,5	9,6	30,6±2,3	0,8±0,08	77	1,13±0,17	0,92±0,22	1,29	1,29	8,2±1,5	0,73±0,13	13
CRM	25-40	2,5Y 7/2	6,2	4,5	3,4	12,6±0,9	0,5±0,05	79	0,59±0,09	0,34±0,08	1,03	1,03	0,8±0,2	0,11±0,02	9
C	40-60	2,5Y 6/3	6,2	4,5	3,1	15,3±1,2	0,6±0,06	84	0,54±0,08	0,35±0,08	0,98	0,98	0,8±0,2	0,10±0,03	9
Серогумусовая (P-90) [Haplic Leprosol (Skeletic)]															
O	0-5	—	5,6	5,1	30,0	38,7±2,9	1,8±0,18	57	—	—	—	—	38,6±1,2	1,70±0,30	26
AY	5-10	2,5Y 5/2	5,1	3,8	11,0	15,4±1,2	0,8±0,08	61	0,66±0,10	0,4±0,10	0,92	0,92	5,6±1,0	0,67±0,12	10
AYB	10-25	2,5 Y 6/3	5,3	3,8	7,9	5,5±0,4	0,3±0,03	42	0,85±0,13	0,42±0,10	1,31	1,31	1,9±0,3	0,28±0,05	8
BC	25-40	2,5Y 5/2	5,5	4,0	5,5	7,0±0,5	0,5±0,05	58	0,63±0,09	0,39±0,09	1,01	1,01	2,5±0,4	0,39±0,07	7
C	40-60	2,5 Y 6/3	5,6	4,0	4,5	4,4±0,3	0,2±0,02	51	0,39±0,09	0,32±0,08	0,85	0,85	0,7±0,15	0,21±0,04	4
Горно-лесной пояс [Mountain forest belt]															
Дерново-криогетаморфическая глееватая (P-93) [Stagnic Umbrisol (Skeletic)]															
O	0-6	—	5,1	4,7	36,0	86±6	4,6±0,30	72	—	—	—	—	33,0±1,1	1,70±0,30	23
AY	6-12(15)	2,5Y 5/2	5,2	3,9	11,0	21,9±1,6	1,1±0,11	68	0,96±0,14	0,54±0,13	1,28	1,28	4,2±0,8	0,37±0,06	13
CRM	12(15)-25	2,5Y 5/4	5,5	3,9	7,4	15,2±1,1	1,2±0,12	69	1,040,16±	0,45±0,11	1,40	1,40	1,9±0,3	0,19±0,03	12
CRMg	25-37	2,5 Y 6/3	5,5	4,0	7,4	7,9±0,6	0,7±0,07	54	0,98±0,15	0,52±0,12	1,34	1,34	1,7±0,3	0,17±0,03	12
CRM	37-50	2,5 Y 6/4	5,6	4,0	4,0	7,2±0,5	0,7±0,07	67	0,56±0,08	0,28±0,07	0,93	0,93	0,6±0,13	0,06±0,04	12

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Гори- зонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	Цвет [Color]	pH		Hr	Ca ²⁺	Mg ²⁺	V	Тамм [According to Tamm]			C	N	C/N
			H ₂ O	KCl					смоль/кг [cmol/kg]					
Торфяно-подзол иллювиально-железистый потенно-гумусовый криометаморфизованный (P-91) [Histic Podzol (Skeletal)]														
O(L)	0-7(10)	—	4,4	3,5	36,0	13,90±1,0	3,8±0,29	33	—	—	—	28,2±0,9	0,72±0,13	46
O(F)	7(10)-16	—	4,0	3,0	62,0	24,70±1,8	3,0±0,22	31	—	—	—	44,2±1,4	1,05±0,19	49
O(H)	16-18	—	4,0	3,1	66,0	23,60±1,8	2,6±0,19	28	—	—	—	39,5±1,3	1,14±0,20	40
Еh	18-25	10 YR6/2	4,1	3,1	16,0	2,70±0,2	0,4±0,04	17	0,56±0,13	0,49±0,12	0,84	3,5±0,6	0,23±0,04	18
BF	25-32	10 YR6/4	4,4	3,5	17,0	2,18±0,2	0,4±0,04	13	1,67±0,40	0,76±0,18	2,05	2,6±0,5	0,18±0,03	17
BF ^{crim}	32-50	2,5 Y 6/4	4,6	3,7	14,0	1,57±0,1	0,7±0,07	14	1,33±0,32	0,95±0,23	1,95	1,2±0,2	0,08±0,02	17
BC	50-70	2,5 Y 6/4	—	—	—	—	—	—	0,21±0,05	0,22±0,05	0,83	0,9±0,2	0,08±0,02	13
Подзол иллювиально-железистый (P-92) [Albic Podzol (Skeletal)]														
O(L)	0-5	—	4,3	3,6	41,0	17,30±1,3	5,1±0,40	35	—	—	—	43,4±1,4	1,13±0,20	45
O(F)	5-8	—	4,5	3,5	49,0	27,60±2,1	4,9±0,40	40	—	—	—	47,3±1,5	1,80±0,30	31
O(H)	8-10	—	4,5	3,6	53,0	26,80±2,0	4,5±0,30	37	—	—	—	37,8±1,2	2,00±0,40	22
E	10-20	10 YR6/3	5,1	3,3	7,9	6,90±0,5	2,6±0,19	54	0,24±0,06	0,22±0,05	0,46	2,1±0,4	0,16±0,03	15
BF	20-35	2,5 Y 6/4	5,3	3,8	3,6	2,86±0,3	1,4±0,14	54	0,28±0,07	0,11±0,03	0,71	0,7±0,2	0,06±0,02	13
BC	35-60	2,5 Y 6/3	5,5	4,0	4,1	2,81±0,3	1,7±0,17	52	0,22±0,05	0,23±0,06	0,83	0,5±0,1	0,04±0,01	14
Горно-тундровый пояс [Mountain tundra belt]														
Торфяно-криозем (P-81) [Histic Cryosol (Dystric, Reductaque)]														
O	0-7	—	4,4	3,4	49,2	13,7±1,0	8,20±0,60	31	—	—	—	40,9±1,3	1,03±0,19	46
T1	7-15	—	3,3	3,9	—	15,2±1,4	5,70±0,42	—	—	—	—	43,0±1,4	1,22±0,22	41
T2	15-20(30)	—	4,2	3,4	38,4	7,0±0,5	3,06±0,23	21	0,78±0,12	0,72±0,17	1,36	21,4±0,7	0,94±0,17	27
CR _g	20(30)-45	2,5 Y 6/4	3,5	4,2	—	2,2±0,2	1,00±0,10	—	—	—	—	4,4±0,8	0,18±0,03	29
CR _l	45-70	2,5 Y 6/3	5,0	3,6	12,5	3,7±0,3	2,23±0,17	32	1,19±0,18	0,67±0,16	0,89	1,1±0,2	0,07±0,02	18

Примечание. Цвет определяли по шкале Манселла в сухом состоянии; Hr – гидrolитическая кислотность; V – степень насыщенности основаниями; прочерк – не определяли, нет данных.

[Note. Color - according to the Munsell scale in the dry state; Hr - Hydrolytic acidity; V - Base saturation; the dash - not determined, no data].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Гранулометрический состав исследованных почв
[Texture of the researched soils]

Горизонт [Horizon]	Глуби- на, см [Depth, cm]	Размер механических фракций, мм и их содержание, % [The size of mechanical fractions, mm and their content, %]						Сумма частиц [Sum of particles] [Sum of
-----------------------	---------------------------------	--	--	--	--	--	--	---

Примечание. Прочерк – нет данных.

[Note. The dash - no data].

Подгольцовый пояс. Нижняя граница распространения подгольцового пояса на Приполярье Урале располагается на высоте 500 м над ур. м. В подгольцовом поясе преобладают разнотравные луга, формирующиеся

на склонах восточной и южной экспозиций по межгорным седловинам и ложбинам стока. Горные луга занимают незначительные пространства, в которых основную фитоценоотическую роль играют злаки и разнотравье [39]. На склоне крутизной 7–10° на высоте 600 м над ур. м. (65°25'32.8" с. ш., 60°18'52.6" в. д.) формируется *дерново-криометаморфическая стратифицированная почва* (Р-89). Формула профиля: O(L) (0–1 см) – O(F+H) (1–5 см) – АУг (5–25 см) – CRM (25–40 см) – С (40–60 см). Подстилочный горизонт достигает мощности 5 см, под ним формируется стратифицированный серогумусовый горизонт АУг – темно-серый (2,5Y 5/2) слабооструктуренный легкий суглинок, пронизан корнями разнотравья. Горизонт характеризуется наличием наносного негумусированного природного минерального материала, который разделяет серогумусовый горизонт на две части, что, вероятно, связано со склоновыми процессами. Именно разнотравная растительность, почвенная биота и роющая деятельность мелких млекопитающих горных луговых сообществ [40] могут способствовать формированию серогумусового горизонта. Формирующийся ниже горизонт CRM – серо-бурый (2,5Y 7/2) средний суглинок, характеризуется пластинчато-плитчато-ореховатой структурой, что позволяет диагностировать тип почвы как криометаморфический. Формирование горизонта CRM в суровых климатических условиях Приполярного Урала [41], вероятно, связано с процессами многократного промерзания и оттаивания минеральных горизонтов. Горизонт С – буровато-желтый (2,5Y 6/3) средний суглинок, слабо-оструктурен, имеет близкое подстиление плотными породами. Доля породы увеличивается от 15% в верхней части почвенного профиля до 70% общего объема в горизонте С.

Органогенный горизонт наиболее кислый. Показатель рН минеральных горизонтов характеризуется плавным увеличением с глубиной до близких к нейтральным значениям (до 6,2). Показатель гидролитической кислотности резко уменьшается от органогенных к минеральным горизонтам. Почва имеет высокую степень насыщенности основаниями – до 84% в нижнем минеральном горизонте С. Наиболее высокие концентрации содержания обменных Ca^{2+} и Mg^{2+} характерны для органогенных горизонтов. Максимальное содержание как оксалаторастворимой, так и дитиониторастворимой формы железа и алюминия, углерода и азота наблюдается для серогумусового горизонта АУг. Концентрации углерода в подстилке достигали 38,7%, азота – 2,0%, в минеральных горизонтах углерода – 8,2%, азота – 0,73%. Отношение С : N в минеральной части профиля уменьшается от 13 до 9. Почва развивается на средних суглинках, вниз по профилю наблюдается увеличение содержания илистой фракции. Схожие закономерности отмечены для почв подгольцового пояса, развивающихся в луговых экотонах Северного Урала [11, 42, 43].

На пологом склоне 3–5° на высоте 540 м над ур. м. (65°25'32.9" с. ш., 60°19'13.4" в. д.) под разнотравной луговой растительностью формируется *серогумусовая почва* (Р-90). Формула профиля: О (0–5 см) – АУ (5–10 см) – АУВ (10–25 см) – ВС (25–40 см) – С (40–60 см). Органогенный горизонт

представлен хорошо разложившейся оторфованной подстилкой с остатками сухой травы на поверхности. Под ним формируется маломощный серогумусовый горизонт АУ – коричневатого-серый (2,5Y 5/2) легкий суглинок с примесью хорошо разложившихся остатков подстилки в верхней части. Срединный горизонт АУВ является переходным в профиле, представляет собой желтовато-светло-коричневый (2,5Y 6/3) легкий суглинок, имеет слабовыраженную мелкокомковатую структуру. Переход к нижним горизонтам ВС и С ясный по изменению окраски и увеличению щебнистости. Содержание обломков горных пород увеличивается от 60% на глубине 20 см до 90% на глубине 60 см. С глубины 60 см идет резкое подстилание массивными плитчатыми обломками горных пород.

Почва слабокислая, значения pH слабо дифференцированы по профилю. Почва слабонасыщена основаниями, содержание Ca^{2+} убывает вниз по профилю от 38,7 до 4,4, содержание Mg^{2+} – от 1,8 до 0,2. Максимальное содержание оксалато- и дитиониторастворимых форм железа приурочено к переходному минеральному горизонту АУВ. Накопление несиликатных форм железа в почве идет по элювиально-иллювиальному типу. Содержание оксалаторастворимой формы алюминия не дифференцировано по профилю. Распределение углерода и азота в профиле почвы носит регрессивно-аккумулятивный характер. Органогенный горизонт содержит максимальные концентрации углерода и азота, значительно снижающиеся в минеральных горизонтах. Органическое вещество минеральных горизонтов обогащено азотом – отношение C : N снижается в минеральной части профиля с 10 до 4 единиц. В гранулометрическом составе мелкозема максимальное содержание имеет крупнопылевая фракция, убывающая вниз по профилю. Распределение илстой фракции хорошо коррелирует с профильным распределением оксалато- и дитиониторастворимых форм железа с максимальным содержанием в переходных горизонтах. Аналогичные показатели характерны для серогумусовых почв, развивающихся под горными луговыми сообществами, и горно-луговых дерновых почв, формирующихся под разнотравно-злаковой растительностью в подгольцовом поясе хребтов Мань-пупунер и Печерья-Талыхчах Северного Урала [43, 44].

Горно-лесной пояс имеет самую большую протяженность на исследованном хребте, которая составляет почти 3 км. Перепад высот от верхней границы (540 м над ур. м.) пояса к нижней (340 м над ур. м.) около 200 м. Значительные пространства в верхней части горно-лесного пояса хребта Яп-тикнырд занимают ельники разнотравные, почвы которых охарактеризованы разрезом Р-93, заложенным на очень пологом склоне крутизной 2–3° (500 м над ур. м., 65°25'28.9" с. ш., 60°23'06.8" в. д.) и вскрывшим *дерново-криометаморфическую глееватую* почву (Р-93). Формула профиля: О (0–6 см) – АУ (6–12(15) см) – CRM (12(15)–25 см) – CRMg (25–37 см) – CRM (37–50 см). Органогенный горизонт в нижней части является грубогумусированным (смесь органических остатков разной степени разложения с минеральными

компонентами). Морфологическим признаком, который позволят отнести почву к типу криометаморфических, является наличие в профиле нескольких хорошо выраженных модификаций криометаморфического горизонта. Это говорит о влиянии криогенного фактора не только на почвы горно-тундрового пояса, где складываются более холодные микроклиматические условия [41], но и на почвы, формирующиеся под пологом древесной растительности. В верхней части горизонт CRM – желтовато-коричневый (2,5Y 5/4) тяжелый суглинок, имеет рассыпчатую тонкоплитчатую структуру, структурные отдельности которой имеют длину 5–7 мм и толщину 2–3 мм. Ниже формируется горизонт CRMg – желтовато-коричневый тяжелый суглинок (2,5Y 6/3) с четко выраженными морфологическими признаками оглеения в виде серо-сизых пятен с ржавыми потеками. Горизонт имеет отчетливо выраженную многопорядковую плитчатую структуру: плитки толщиной 5–8 мм рассыпаются на более тонкие плитки до 2–4 мм. Самый нижний горизонт CRM – коричневатого-бурый (2,5Y 6/4) плотный средний суглинок, с глубины 50 см подстилаемый массивной плитой горных пород.

Почва отличается кислой реакцией среды с незначительным уменьшением вниз по профилю (рН 5,1–5,6), низким содержанием обменных оснований Ca^{2+} и Mg^{2+} в минеральных горизонтах. Содержание оксалато- и дитиониторастворимых форм железа имеет элювиально-иллювиальный тип распределения по профилю почвы. Максимальным накоплением характеризуется верхний минеральный горизонт CRM. Распределение алюминия носит аккумулятивный характер с плавным убыванием вниз по профилю. Максимальные концентрации углерода (33,0%) и азота (1,70%) выявлены в подстилке. Минеральные горизонты содержат значительно меньше углерода и азота. Величины отношения C : N в срединных минеральных горизонтах (12–13) свидетельствуют о средней обеспеченности гумуса азотом. Профиль почвы формируется на тяжелосуглинистых отложениях, в гранулометрическом составе максимальное содержание имеют крупнопылеватая и илистая фракции с равномерным убыванием вниз по профилю.

Согласно литературным данным в горно-лесном поясе низкогорий Приполярного Урала в формировании почв огромная роль также принадлежит процессу подзолообразования, что приводит к большому разнообразию почв данного типа. Учитывая, что решающая роль в формировании почвенного профиля принадлежит иллювиированию железа, следует рассматривать горные подзолы Приполярного Урала как иллювиально-железистые, а с учетом особенностей гумуса – как потечно-гумусовые [17]. В средней части горно-лесного пояса исследованной катены на склоне крутизной 3–5° формируется ельник кустарничково-зеленомошный. Благодаря наличию большого количества старых и упавших деревьев, приствольным микровозвышениям у корней деревьев хорошо выражен микрорельеф. В данных условиях формируется *торфяно-подзол иллювиально-железистый потечно-гумусовый криометаморфизованный* (P-91). Координаты: 65°25'36.6" с. ш., 60°20'48.5" в. д. Фор-

мула профиля: O(L) (0–7(10) см) – O(F) (7(10)–16 см) – O(H) (16–18 см) – Eh (18–25 см) – BF (25–32 см) – BFcm (32–50 см) – BC (50–70 см). Почва обладает хорошо выраженной дифференциацией на генетические горизонты. Профиль почвы формируется под мощным органогенным торфянистым горизонтом (18 см), состоящим из нескольких подгорizonтов разной степени разложения, густо пронизан корнями кустарничков, единично встречаются угли и гифы грибов. Верхний минеральный подзолистый горизонт Eh пропитан потечным гумусом, вследствие чего имеет более темную окраску (10YR 6/2). Явление потечности гумуса широко распространено в горных почвах, особенно холодных областей. Горизонт BF – темно-бурый (2,5Y 6/4) средний суглинок, обладает мелко-икряной структурой, встречаются характерные ржавые прослойки. Формирующийся ниже горизонт BFcm – желтовато-бурый, обладает непрочной криометаморфической плитчато-мелкоореховатой структурой, обильно щебнист (доля породы 10%), переход к нижнему минеральному горизонту постепенный по увеличению доли породы и уменьшению оструктуренности.

Горизонты кислые, наиболее кислыми являются подгорizonты O(L) и O(H), с глубиной показателя pH увеличиваются (4,0–4,6). Распределение обменных оснований, C и N по профилю происходит по регрессивно-аккумулятивному типу с максимальными концентрациями в органогенных горизонтах и резким убыванием в минеральных. Высокие показатели соотношения C : N в минеральных горизонтах (13–18) говорят о низкой интенсивности обогащения гумуса почвы азотом. Максимальное аккумулялирование оксалато- и дитиониторастворимых форм железа и алюминия происходит в горизонтах BF и BFcm. По гранулометрическому составу можно сказать, что почва формируется на средних / тяжелых суглинках. В профиле преобладают крупнопылеватая и илистая фракции. Наибольшее содержание фракции ила и физической глины приходится на иллювиально-железистые горизонты BF и BFcm (40–49%). Схожие закономерности физико-химических свойств характерны для подзолов иллювиально-железисто-гумусовых глинисто-иллювирированных потечно-гумусовых, встречающихся на Полярном Урале [7].

Подзол иллювиально-железистый (Р-92) развивается в ельнике кустарничково-зеленомошном на высоте 340 м над ур. м. (65°25'30.6" с. ш., 60°19'50.0" в. д.) Формула профиля: O(L) (0–5 см) – O(F) (5–8 см) – O(H) (8–10 см) – E (10–20 см) – BF (20–35 см) – BC (35–60 см). Морфологически профиль почвы хорошо дифференцирован на генетические горизонты. Подстилка мощностью 10 см делится на несколько подгорizonтов с разной степенью разложения растительных остатков от свежего мохового очеса до хорошо разложившегося органического материала. Ниже формируется подзолистый горизонт E – серовато-белесый, супесчано-легкосуглинистый, бесструктурный, имеет включения хорошо окатанных валунов размером 5–15 см. Почвы характеризуются морфологически и аналитически выраженной иллювиальной аккумуляцией алюмо-железо-гумусовых соединений, формирующих специфический хемогенный Al-Fe-гумусовый горизонт [45].

Данный тип почвы характеризуется выносом соединений железа и аккумулярованием его оксалато- и дитионитрастворимых форм в иллювиально-железистом горизонте BF. Почва кислая, pH органогенных горизонтов 4,3–4,5. Минеральные горизонты менее кислые – 5,1–5,5. Максимальным накоплением обменных оснований Ca^{2+} , Mg^{2+} и общего углерода характеризуется срединный среднеразложившийся подгоризонт подстилки. В минеральных горизонтах содержание элементов значительно снижается. Отношение C : N по профилю почвы и его высокие значения (14–16) в минеральных горизонтах указывают на низкую обеспеченность гумуса азотом, что свойственно почвам, формирующимся в лесных экосистемах. Почва формируется на сильно опесчаненных легкосуглинистых породах, илистая и фракция физической глины в профиле имеют неравномерное распределение с минимальным содержанием в горизонте BF. Полученные морфологические и физико-химические данные согласуются с аналогичными подзолами Приполярного Урала [46], исследованными ранее, а также подзолами горно-лесного пояса Хибин [6, 47].

Горно-тундровый пояс нижней части макросклона. Формирование горно-тундрового пояса в нижних частях макросклонов может быть обусловлено близким к поверхности залеганием многолетней мерзлоты, которая не дает развиваться древесным породам. Проведенные ранее исследования в горно-тундровом поясе Приполярного Урала, подстилающем горно-лесной [20, 41], показали, что в условиях близкого залегания мерзлотного водоупора (35–45 см) формируются глееземы мерзлотные и торфяно-глееземы мерзлотные [20, 21].

В нижней части склона хребта Яптикнырд на высоте 320 м над ур. м. (65°25'31.5" с. ш., 60°24'23.4" в. д.) преобладает мохово-кустарничковая растительность. Хорошо выражен криогенный мелкокочковатый микрорельеф в сочетании с пятнами-медальонами. Пологий склон, застойное увлажнение, близкое подстилание многолетнемерзлых пород данного участка создают условия для формирования *торфяно-криозема* (P-81). Формула профиля: O (0–7) – T1 (7–15) – T2 (15–20(30)) – CRg (20(30)–45) – CR[⊥] (45–70). Органогенный горизонт имеет мощность до 20 см и стратифицирован на подгоризонты разной степени разложения. Формирующийся ниже горизонт CRg – бесструктурный средний суглинок, слегка тиксотропен и имеет признаки оглеения в виде серо-сизых пятен, пронизан корнями. Горизонт CR[⊥] представляет собой серо-бурую бесструктурную минеральную массу среднесуглинистого гранулометрического состава. Горизонт мерзлотный, очень плотный, холодный. Интересной особенностью является полное отсутствие в талой части почвенного профиля щебнистого крупнозема.

Почва слабокислая, характерно неравномерное распределение кислотности с глубиной. Содержание Ca^{2+} и Mg^{2+} плавно убывает по профилю почвы до глубины 45 см, где происходит некоторое увеличение концентрации обменных оснований, что характерно для почв, подстилаемых многолетнемерзлыми породами. Почва формируется на сильноопесчаненных средних

суглинках. В гранулометрическом составе нижнего мерзлого минерального горизонта преобладают мелкопесчаная и илистая фракции. Распределение углерода и азота носит плавный аккумулятивный характер. Максимально высокие концентрации углерода – 43,0 и азота – 1,22% содержатся в органическом горизонте, в минеральных существенно меньше: углерод – 4,4, азот – 0,18%. Органическое вещество слабо обогащено азотом – отношение $C : N$ в минеральных горизонтах составляет 18–29, что говорит о низкой интенсивности биологического круговорота.

Исследование этих почв в уникальных условиях инверсии горных растительных поясов с близким залеганием многолетней мерзлоты, вероятно, может позволить использовать их как индикатор глобальных изменений, связанных с потеплением климата планеты.

Заключение

Формирование почв исследуемой территории определяется влиянием фактора высотной поясности, характеризующего смену растительных сообществ от вершины до подножия хребта, фактора инверсии горных поясов, обусловленного близким подстиланием многолетнемерзлых пород в нижней части макросклона, что связано с эффектом конвективного выхолаживания долин, суровым климатом Приполярного Урала, в котором формируются почвы с морфологически выраженными признаками криогенеза различной интенсивности.

В горно-тундровом поясе верхней части макросклона под мохово-кустарничково-лишайниковым растительным покровом формируются подбурь глееватые иллювиально-гумусовые. Развивающиеся под разнотравными лугами подгольцового пояса почвы представлены дерново-криометаморфическими стратифицированными и серогумусовыми типами, которые сменяются дерново-криометаморфическими глееватыми, характерными для верхней части горно-лесного пояса в ельниках разнотравных. В ельниках кустарничково-зеленомошных формируются торфяно-подзолы иллювиально-железистые потечно-гумусовые криометаморфизованные и подзолы иллювиально-железистые. Для горно-тундрового пояса нижней части макросклона характерны торфяно-криоземы.

Таким образом, на основе полученных нами данных по макрокатене исследуемого хребта Яптикнырд и анализа существующей литературы можно предположить, что катенарная дифференциация почв и инверсия высотных растительных поясов является закономерным явлением для горных хребтов Приполярного Урала.

Литература

1. Горячкин С.В. Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология, эволюция). М. : ГЕОС, 2010. 414 с.

2. Гвоздецкий Н.А. Ландшафты СССР. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. 320 с.
3. Авессамолова И.А., Петрушина М.Н., Хорошев В.А. Горные ландшафты: структура и динамика. М. : Изд-во МГУ, 2002. 158 с.
4. Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск : Ин-т биологии УФ АН СССР, 1966. Вып. 48. 270 с.
5. Федоров А.С., Горячкин С.В., Касаткина Г.А., Федорова Н.Н. География почв : учеб. пособие. СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2013. 256 с.
6. Переверзев В.Н. Генетические особенности почв природных поясов Хибинских гор (Кольский полуостров) // Почвоведение. 2010. № 5. С. 548–557.
7. Дымов А.А., Жангуров Е.В. Морфолого-генетические особенности почв кряжа Енгазэ (Полярный Урал) // Почвоведение. 2011. № 5. С. 515–524.
8. Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Алейников А.А. Почвы и почвенный покров таежного пояса Северного Урала // Почвоведение. 2013. № 8. С. 911–923.
9. Почвы и почвенный покров Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) / под ред. С.В. Дёгтевой, Е.М. Лаптевой. Сыктывкар : Изд-во Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, 2013. 328 с.
10. Самофалова И.А., Лузянина О.А. Почвы заповедника «Басеги» и их классификация // Пермский аграрный вестник. 2014. № 1 (5). С. 50–59.
11. Самофалова И.А. Морфолого-генетические особенности почв на горе Хомги-Нёл (Северный Урал, заповедник «Вишерский») // Пермский аграрный вестник. 2015. № 4 (12). С. 64–72.
12. Дёгтева С.В., Мартыненко В.А. Растительность и флора природного парка «Югыд ва» (Республика Коми) // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 11. С. 76–86
13. Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожым (северная часть Национального парка «Югыд Ва» / отв. ред. Е.Н. Патова. Сыктывкар : Изд-во Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, 2010. 192 с.
14. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорий Урала. М. : Наука, 1975. 248 с.
15. Дымов А.А., Жангуров Е.В. Разнообразие и генетические особенности почв Приполярного Урала // Пермский аграрный вестник. 2014. № 3 (7). С. 45–52.
16. Беляев С.В., Забоева И.В., Попов В.А., Рубцов Д.М. Почвы Печорского промышленного района. М. ; Л. : Наука, 1965. 112 с.
17. Фирсова В.П., Дедков В.С. Почвы высоких широт горного Урала. Свердловск : Изд-во УНЦ АН СССР, 1983. 93 с.
18. Симонов Г.А. Почвы // Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. Сыктывкар : Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 1994. С. 11–29.
19. Русанова Г.В., Кюхри П. Почвы границы леса и горной тундры Приполярного Урала // Почвоведение. 2001. № 4. С. 409–417.
20. Жангуров Е.В., Дубровский Ю.А., Дымов А.А. Характеристика почв и растительного покрова высотных поясов хребта Малдындырд (Приполярный Урал) // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2012. № 4. С. 46–52.
21. Дымов А.А., Жангуров Е.В., Старцев В.В. Почвы северной части Приполярного Урала: морфология, физико-химические свойства, запасы углерода и азота // Почвоведение. 2013. № 5. С. 507–516.
22. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С. 10–20.
23. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1 : 2500000 / И.С. Урусевская, И.О. Алябина, В.П. Винюкова, Л.Б. Востокова, Е.И. Дорофеева, С.А. Шоба, Л.С. Щипихина ; под ред. Г.В. Добровольского, И.С. Урусевской. М. : Талка+, 2013.
24. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / под ред. А. И. Таскаева. М. : ДиК ; Дрофа, 1997. 116 с.

25. Оберман Н.Г. Мерзлые породы и криогенные процессы Восточно-Европейского сектора субарктики // Почвоведение. 1998. № 5. С. 540–550.
26. Димо В.Н. Тепловой режим почв СССР. М. : Колос, 1972. 360 с.
27. Полевой определитель почв России. М. : Почвенный ин-т им В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
28. IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome.
29. Кондратенко Б.М., Ванчикова Е.В., Естафьева А.Г. Методика выполнения измерений содержания углерода и азота в твердых объектах методом газовой хроматографии на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS-O) : свидетельство об аттестации методики измерений № 88-17641-94-2009. Сыктывкар : Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2006. 12 с.
30. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
31. Теории и методы физики почв / под ред. Е.В. Шеина и Л.О. Карпачевского. М. : Гриф и К, 2007. 616 с.
32. Standard Soil Color Charts. Japane, 1970. 13 p.
33. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Розанова М.С. Дополнительные показатели гумусного состояния почв и их генетических горизонтов // Почвоведение. 2004. № 8. С. 918–926.
34. Соколов И.А. Почвы зоны стлаников Северо-Востока СССР // Растительность лесотундры и пути ее освоения / под ред. Б.А. Тихомирова. Л. : Наука, 1967. С. 140–145.
35. Таргульян В.О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М. : Наука, 1971. 266 с.
36. Молоков В.А. Об эволюции почв среднегорья хребта Хамар-Дабан // Исследование компонентов лесных биогеоценозов Сибири / отв. ред. Л.К. Поздняков. Красноярск : Изд-во АН СССР, Сиб. отд-ния, Ин-та леса и древесины им. В.Н. Сукачева, 1976. С. 135–136.
37. Макеев О.В. Криогенные почвы // Криогенные почвы и их рациональное использование / ред. О.В. Макеев. М. : Наука, 1977. С. 5–13.
38. Дедков В.С. Неоподзоленные лесные почвы Танну-Ола (Восточный Саян) // Особенности горного почвообразования под пологом лесов / отв. ред. П.Л. Горчаковский. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1978. С. 100–118.
39. Дёгтева С.В. Сообщества травянистых растений Печоро-Ильчского заповедника // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в. : материалы Всерос. конф. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2008. Ч 5. С. 77–80.
40. Бобрецов А.В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Север-Востока европейской части России. М. : Тов. науч. изд. КМК, 2016. 381 с.
41. Старцев В.В., Жангуров Е.В., Дымов А.А. Годовая динамика температур органогенных горизонтов почв Приполярного Урала // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 2 (26). С. 28–35.
42. Титова А.А., Горячкин С.В. Почвы горных лугово-лесных экотонов Северного Урала // Труды Печоро-Ильчского заповедника. 2010. Вып. 16. С. 195–201.
43. Жангуров Е.В., Дубровский Ю.А., Дымов А.А. Морфолого-генетические особенности горных лугов Северного Урала // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2014. Вып. 75. С. 36–47.
44. Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар : Коми книж. изд-во, 1975. 344 с.
45. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.

46. Жангуров Е.В., Дымов А.А. Минеральный состав песчаных фракций в профиле подзолов хребта Малдынырд (Приполярный Урал) // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2014. № 11. С. 20–23.
47. Переверзев В.Н. Почвообразование в лесной зоне Кольского полуострова // Вестник Кольского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 74–82.

*Поступила в редакцию 17.04.2016 г.; повторно 12.05.2017 г.;
принята 17.05.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.*

Авторский коллектив:

Старцев Виктор Викторович – аспирант отдела почвоведения Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

E-mail: startsev@ib.komisc.ru

Жангуров Егор Васильевич – канд. с.-х. наук, н.с. отдела почвоведения Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

E-mail: zhan.e@mail.ru

Дымов Алексей Александрович – канд. биол. наук, с.н.с. отдела почвоведения Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

E-mail: aadymov@gmail.com

Startsev VV, Zhangurov EV, Dymov AA. Characteristics of soils in altitudinal belts of the Yaptiknyrd ridge (Subpolar Urals). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:6-27. doi: 10.17223/19988591/38/1 In Russian, English summary

Viktor V. Startsev, Egor V. Zhangurov, Alexey A. Dymov

Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation

Characteristics of soils in altitudinal belts of the Yaptiknyrd ridge (Subpolar Urals)

The aim of this work was to study specific features of soil formation depending on the altitude-zonal gradient of the Subpolar Urals using the example of the Yaptiknyrd ridge.

We carried out the research in the territory of the Yugyd Va National Park (63°59' N, 59°13' E) in the northern part of the Subpolar Urals (See Fig. 1). Research facilities (7 soil profiles) (See Fig. 2) were located on the eastern slope of the Yaptiknyrd ridge. According to the soil-ecological zoning the study area is in the north of the Ural mountain soil province. The climate of the Subpolar Urals is continental, harsh, with long frosty winters and short cool summers. We diagnosed and classified soil position in accordance with “Field guide of soils in Russia” and classification system WRB. For the studied soils we determined the main physical and chemical parameters: acidity, total content of C and N, exchangeable cations - Ca^{2+} and Mg^{2+} , content of Fe and Al (See Table 1). The content of carbon and nitrogen was determined using elemental analyzer EA 1110 (Carlo Erba, Italy). The degree of saturation of soil bases was determined as the ratio of the sum of exchangeable cations to the sum of the same cations and hydrolytic acidity values, multiplied by 100%. Granulometric composition was determined according to the method of Kachinsky (See Table 2). The colors of the genetic horizons were determined using the Munsell scale.

We examined the soils that form in the mountain-forest, subalpine and mountain-tundra belts of the Yaptiknyrd ridge. Our research showed that Histic Cryosol and Stagnic Entic Podzol form under harsh climatic conditions of the mountain-tundra

belt in the upper and lower parts of slopes. The dominant soils forming under mixed grass meadows with subalpine belt are Haplic Umbrisol and Haplic Leptosol. Stagnic Umbrisol, Histic Podzol and Albic Podzol form in the mountain forest zone. We found that soil formation in the study area was influenced by a high-altitude zone factor, which determines the change of plant communities from the top to the foot of the ridge; a factor for inversion of the mountain belts due to the close occurrence of permafrost, due to the effect of convective cooling of the valleys; a severe climate in the Subpolar Urals, in which soils with morphologically distinct signs of cryogenesis of various intensities form. Thus, basing on the obtained data on the macrocatena (See Fig. 3) of the investigated Yaptiknard ridge and analysis of the existing literature, we can assume that catenary differentiation of soils and inversion of high-altitude vegetation belts is a regular phenomenon for the mountain ranges of the Subpolar Urals.

The article contains 3 Figures, 2 Tables, 47 References.

Key words: Yugyd Va National Park; mountain soils; permafrost; Cryosol; Podzol; Leptosol; Umbrisol.

Funding: The research was partially supported by the Complex Program of the Ural Branch of the RAS (No 15-12-4-1 “The Diversity of vegetation and soil cover of a landscape perspective for inclusion “The Virgin Komi Forests” on the UNESCO world heritage list).

References

1. Goryachkin SV. Pochvennyy pokrov Severa (struktura, genezis, ekologiya, evolyutsiya) [The soil cover of the North (Structure, genesis, ecology, evolution)]. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 414 p. In Russian
2. Gvozdetkiy NA. Landshafty SSSR [Landscapes of the USSR]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1985. 320 p. In Russian
3. Avessamolova IA, Petrushina MN, Khoroshev VA. Gornye landshafty: struktura i dinamika [Mountain landscapes: Structure and dynamics]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2002. 158 p. In Russian
4. Gorchakovskiy PL. Flora i rastitel'nost' vysokogoriy Urala [Flora and vegetation of high mountains of the Urals]. Sverdlovsk: Institute of Biology of the YrO AS SSSR; 1966. Vol. 48. 270 p. In Russian
5. Fedorov AS, Goryachkin SV, Kasatkina GA, Fedorova NN. Geografiya pochv: uchebnoe posobie [The geography of soils: Textbook]. St. Petersburg: St. Petersburg State University Publ.; 2013. 256 p. In Russian
6. Pereverzev VN. Genetic features of soils in altitudinal natural zones of the Khibiny Mountains. *Eurasian Soil Science*. 2010;43(5):509-518. doi: [10.1134/S1064229310050042](https://doi.org/10.1134/S1064229310050042)
7. Dymov AA, Zhangurov EV. Morphological-genetic characterization of soils on the Enganepe Ridge. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(5):471-479. doi: [10.1134/S1064229311050048](https://doi.org/10.1134/S1064229311050048)
8. Semikolennykh AA, Bovkunov AD, Aleinikov AA. Soils and the soil cover of the taiga zone in the northern Urals (upper reaches of the Pechora River). *Eurasian Soil Science*. 2013;46(8):821-832. doi: [10.1134/S1064229313080085](https://doi.org/10.1134/S1064229313080085)
9. *Pochvy i pochvennyy pokrov Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Severnyy Ural)* [Soils and soil cover of the Pechora-Ilych Nature Reserve (Northern Urals)]. Degteva SV and Lapteva EM, editors. Syktyvkar: Institute of Biology of the KSC Publ.; 2013. 328 p. In Russian
10. Samofalova IA, Luzianina OA. Classification of soils of the nature reserve Basegi. *Perm Agrarian Journal*. 2014;1(5):50-59. In Russian, English summary
11. Samofalova IA. Morphological and genetic features of soils on Homgi-Nyol mountain (Northern Urals, Vishera reserve)]. *Perm Agrarian Journal*. 2015;4(12):64-72. In Russian, English summary

12. Degteva SV, Martynenko VA. Rastitel'nost' i flora prirodnogo parka «Yugyd va» (Respublika Komi) [Vegetation and flora of the Yugyd-Va Natural Park (Komi republic)]. *Nauka Publishers*. 2000;85(11):76-86. In Russian
13. *Bioraznoobrazie vodnykh i nazemnykh ekosistem basseina reki Kozhym (severnaya chast' Natsional'nogo parka «Yugyd Va»* [Biodiversity of aquatic and terrestrial ecosystems of the Kozhym river basin (northern part of the Yugyd Va National Park)]. Patova EN, editor. Syktyvkar: Institute of Biology of the KSC Publ.; 2010. 192 p. In Russian
14. Gorchakovskiy PL. Rastitel'nyy mir vysokogoriy Urala [The flora of high mountains of the Urals]. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 248 p. In Russian
15. Dymov AA, Zhangurov EV. Diversity and genetic characteristics of soils in Subpolar Ural. *Perm Agrarian Journal*. 2014;3(7):45-52. In Russian, English summary
16. Belyaev SV, Zaboeva IV, Popov VA, Rubtsov DM. Pochvy Pechorskogo promyshlennogo rayona [Soils of the Pechora industrial region]. Moscow; Leningrad: Nauka Publ.; 1965. 112 p. In Russian
17. Firsova VP, Dedkov VS. Pochvy vysokikh shirot gornogo Urala [Soils of high latitudes of the Ural Mountains]. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR Publ.; 1983. 93 p. In Russian.
18. Simonov GA. Pochvy [Soils]. In: *Vliyanie razrabotki rossypanykh mestorozhdeniy Pripolyarnogo Urala na prirodnuyu sredu* [Influence of the development of placer deposits in the Subpolar Urals on the natural environment]. Syktyvkar: Institute of Biology of the KSC Publ.; 1994. pp. 11-29. In Russian
19. Rusanova GV, Kuhri P. Soils of the Forest-Tundra Ecotone in the Polar Urals. *Eurasian Soil Science*. 2001;34(4):363-370. In Russian
20. Zhangurov EV, Dubrovsky YuA, Dymov AA. Characteristics of soil and vegetation cover of the altitudinal belts of Malydy-nyrd ridge (Sub-polar Urals). *Izvestiya Komi Nauchnogo Tsentra URO RAN*. 2012;4:46-52. In Russian
21. Dymov AA, Zhangurov EV, Startsev VV. Soils of the northern part of the Subpolar Urals: Morphology, physicochemical properties, and carbon and nitrogen pools. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(5):459-467. doi: [10.1134/S1064229313050025](https://doi.org/10.1134/S1064229313050025)
22. Isachenko TI, Lavrenko EM. Botaniko-geograficheskoe rayonirovanie [Botanical and geographical zoning]. In: *Rastitel'nost' Evropeiskoi chasti SSSR* [Vegetation of the European part of the USSR]. Gribova SA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 10-20. In Russian
23. Urusevskaya IS, Alyabina IO, Vinyukova VP, Vostokova LB, Dorofeeva EI, Shoba SA, Shchipikhina LS. Karta pochvenno-ekologicheskogo rayonirovaniya Rossiyskoy Federatsii. Masshtab 1:2500000 [The map of soil-ecological zoning of the Russian Federation. Scale 1:2500000]. Dobrovol'skiy GV and Urusevskaya IS, editors. Moscow: "Talka+" Publ.; 2013.
24. *Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii* [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology]. Taskaev AI, editor. Moscow: DiK. Drofa Publ.; 1997. 116 p. In Russian
25. Oberman NG. Merzlye porody i kriogennyye protsessy Vostochno-Evropeyskogo sektora subarktiki [Permafrost rocks and cryogenic processes in the Eastern European sector of the Subarctic]. *Eurasian Soil Science*. 1998;5:540-550. In Russian
26. Dimo VN. Teplovoy rezhim pochv SSSR [The thermal regime of soils of the USSR]. Moscow: Kolos Publ.; 1972. 360 p. In Russian
27. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field guide of soils in Russia]. Moscow: Pochvennyy Institut im. VV Dokuchaeva Publ.; 2008. 182 p. Available at: http://soils.narod.ru/download/field_guide_int.pdf (accessed 11.04.2017). In Russian
28. *IUSS Working Group WRB. World reference base for soil resources 2006*. 2nd ed. World Soil Resources Reports. №. 103. Rome: FAO; 2006. 145 p.
29. Kondratenok BM, Vanchikova EV, Estaf'eva AG. Metodika vypolneniya izmereniy soderzhaniya ugleroda i azota v tverdykh ob'ektakh metodom gazovoy khromatografii

- na elementnom analizatore EA 1110 (CHNS-O): svidetel'stvo ob attestatsii metodiki izmereniy № 88-17641-94-2009 [The method of measurements of carbon and nitrogen in solid objects by gas chromatography using the elemental analyzer EA 1110 (CHNS-O): certificate of attestation of measurement procedures No 88-17641-94-2009]. Syktyvkar: Institute of Biology of the KSC Publ.; 2006. 12 p. In Russian
30. *Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* [Theory and practice of soil chemical analysis]. Vorob'eva LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
 31. *Teorii i metody fiziki pochv* [Theory and methods of soil physics]. Shein EV and Karpachevskii LO, editors. Moscow: "Grif i K" Publ.; 2007. 616 p. In Russian
 32. Fujihira Industry Company. Revised Standard Soil Color Charts. Japane Tokyo: Fujihira Industry Co; 1970. 13 p.
 33. Orlov DS, Biryukova ON, Rozanova MS. Revised system of the humus status parameters of soils and their genetic horizons. *Eurasian Soil Science*. 2004;37(8):798-805.
 34. Sokolov IA. Pochvy zony stlanikov Severo-Vostoka SSSR [Soils of the pine zone in the North-East of the USSR]. In: *Rastitel'nost' lesotundry i puti ee osvoeniya* [The vegetation of the forest tundra and the ways of its development]. Tikhomirov BA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1967. pp. 140-145. In Russian
 35. Targulian VO. Pochvoobrazovanie i vyvetrivanie v kholodnykh gumidnykh oblastiakh [Soil formation and weathering in cold humid regions]. Moscow: Nauka Publ.; 1971. 266 p. In Russian
 36. Molokov VA. Ob evolyutsii pochv srednegor'ia khrebtta Khamar-Daban [The evolution of soils of the Khamar-Daban ridge]. In: *Issledovanie komponentov lesnykh biogeotsenozov Sibiri* [The research of components of forest ecosystems in Siberia]. Pozdnyakov LK, editor. Krasnoyarsk: AN SSSR Publ.; 1976. pp. 135-136. In Russian
 37. Makeev OV. Kriogennyye pochvy [Cryogenic soils]. In: *Kriogennyye pochvy i ikh ratsional'noe ispol'zovanie* [Cryogenic soils and their rational use]. Makeev OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1977. pp. 5-13. In Russian
 38. Dedkov VS. Neopodzolennyye lesnye pochvy Tannu-Ola (Vostochnyi Saian) [Unpodzolized forest soils of the Tannu-Ola mountains (Eastern Sayan)]. In: *Osobennosti gornogo pochvoobrazovaniia pod pogodom lesov* [Features of mountain soil formation under forest canopy]. Gorchakovskiy PL, editor. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR Publ.; 1978. pp. 100-118. In Russian
 39. Degteva SV. Soobshchestva travianistnykh rastenii Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Communities of herbaceous plants of the Pechora-Ilych Nature Reserve]. In: *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI v.* Materialy. vseros. konf. [Fundamental and applied problems of botany in the beginning of XXI-th century. Proceedings.]. Vol. 5. Petrozavodsk: Karel'skiy Nauchnyy Tsentr RAN Publ.; 2008. pp. 77-80. In Russian
 40. Bobretsov AV. Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh ravninnykh i gornykh landshaftov Severo-Vostoka evropeyskoy chasti Rossii [Population ecology of small mammals of plains and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2016. 381 p. In Russian
 41. Startsev VV, Zhangurov EV, Dymov AA. The annual temperature dynamics of soil organogenic horizons of the Subpolar Urals. *Izvestiya Komi Nauchnogo Tsentra URO RAN*. 2016;2(26):28-35. In Russian, English summary
 42. Titova AA, Goriachkin SV. Pochvy gornykh lugovo-lesnykh ekotonov Severnogo Urala [Soils of mountain meadow-forest ecotones of the Northern Urals]. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika*. 2010;16:195-201. In Russian
 43. Zhangurov YeV, Dybrovskiy YuA, Dymov AA. Morphologic-genetic peculiarities of soils in mountain meadows of the Northern Urals. *Biulleten' Pochvennogo Instituta im. VV Dokuchaeva*. 2014;75:36-47. In Russian
 44. Zaboeva IV. Pochvy i zemel'nye resursy Komi ASSR [Soils and land resources of the Komi ASSR]. Syktyvkar: Komi knizhnoe izdatelstvo; 1975. In Russian

45. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
46. Zhangurov EV, Dymov AA. Mineral composition of sandy fractions in podzols of Maldynyrd Range (Subpolar Urals). *Vestnik Instituta Geologii Komi NTs UrO RAN – Vestnik of the Institute of Geology of the Komi Science Centre UB RAS*. 2014;11(239):20-23. In Russian, English summary
47. Pereverzev VN. Soil formation in a forest zone of Kola Peninsula. *Vestnik Kol'skogo Nauchnogo Tsentra RAN – Herald of the Kola Science Centre RAN*. 2011;2:74-82. In Russian, English summary

*Received 17 April 2016; Revised 12 May 2017;
Accepted 17 May 2017; Published 15 June 2017*

Authors info:

Startsev Viktor V, Postgraduate Student, Department of Soil Science, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: startsev@ib.komisc.ru

Zhangurov Egor V, Cand. Sci. (Agric.), Researcher, Department of Soil Science, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: zhan.e@mail.ru

Dymov Alexey A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Soil Science, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: aadymov@gmail.com

БОТАНИКА

УДК 582.475:581.41:575.222.72
doi: 10.17223/19988591/38/2

Г.В. Васильева

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

Рост и морфогенез кедр сибирского, кедрового стланика и их гибридов: сравнительный анализ семенного потомства в условиях *ex situ*

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 15-04-03924-а.

Проведен сравнительный анализ роста и морфогенеза 7-летнего потомства кедр сибирского (*Pinus sibirica*), кедрового стланика (*P. pumila*) и их гибридов в условиях *ex situ*. Место происхождения семян – смешанная популяция кедр сибирского, кедрового стланика и гибридов, расположенная в дельте Верхней Ангарты (Северное Прибайкалье). Наблюдения проведены на семенном потомстве видов и гибридов, представленном несколькими семьями полусибсов. Установлено, что среди семенного потомства видов нет особей, которые можно отнести к гибридам первого поколения. В этом возрасте кедр сибирский и кедровый стланик слабо различались, наибольшие отличия наблюдались по числу боковых ветвей и апикальному доминированию. Гибриды превосходили оба родительских вида по высоте дерева и ширине кроны на 10 и 27%, соответственно, проявив гетерозис. По измеренным морфологическим признакам гибриды оказались ближе к кедровому стланику, чем к кедру сибирскому. Следовательно, их семенное потомство представлено главным образом бэккроссами на кедровый стланик. Слабая дифференциация видов и гибридов в молодом возрасте свидетельствует о том, что в полевых условиях их определение затруднительно и необходим сбор растительного материала для дальнейших лабораторных исследований.

Ключевые слова: гибридизация; морфогенез; *Pinus sibirica*; *Pinus pumila*; семенное потомство.

Введение

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel) – представители пятихвойных сосен из подрода *Strobus*, имеющие протяженные ареалы, которые почти полностью находятся на территории России. Ареалы этих видов частично перекрываются в юго-восточной части Восточной Сибири, область перекрывания охватывает Прибайкалье,

Забайкалье и южную часть Якутии. Во многих растительных сообществах, где кедр сибирский и кедровый стланик произрастают совместно, есть их естественные межвидовые гибриды [1, 2]. Среди многих примеров гибридирующих видов хвойных [3] данный случай является редчайшим, так как отличается контрастными жизненными формами родительских видов: кедр сибирский – прямостоячее дерево, кедровый стланик – дерево стелющееся. У сосен есть только еще один похожий пример – гибридизация сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) и сосны горной (*P. mugo*) [4–6].

Историю исследования гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика можно разделить на два этапа, рубежом между которыми служит работа Д.В. Политова с соавт. [7], в которой впервые приведено генетическое доказательство существования генетического обмена между данными видами. Первый этап характеризуется морфологическим описанием предположительно гибридных особей, у которых отмечалась промежуточность разных признаков, относящихся к росту, строению шишки и хвои [8–10]. Второй (современный) этап характеризуется комплексным подходом к изучению процесса и включает морфологический [1, 11], физиологический [12] анализ, анализ семенной продуктивности [2, 13] и скрещиваемости гибридов [14] с применением генетических [15–17] и молекулярно-генетических методов [18, 19].

В исследованиях естественной гибридизации первоочередной задачей является идентификация гибридов в местах их произрастания. В полевых условиях гибриды кедр сибирского и кедрового стланика достаточно просто определить, используя два признака: габитус и цвет созревающих шишек. Кедр сибирский представляет собой прямостоячее дерево с фиолетовыми шишками, кедровый стланик – стелющееся дерево с зелеными шишками. Типичные гибриды сочетают признаки родительских видов, имея промежуточный габитус и фиолетовые шишки, как у кедр сибирского [1, 20]. Промежуточность габитуса гибридов выражается либо в отсутствии вертикального ствола, который очень часто имеет наклон, либо главный ствол очень короткий с отходящими крупными скелетными ветвями, формирующими чашеобразную крону. Определение молодых неплодоносящих особей весьма затруднительно из-за отсутствия женских шишек и еще не сформировавшейся кроны. Есть еще ряд морфолого-анатомических признаков хвои, которые дифференцируют виды и являются полезными в определении гибридов [16], но их анализ невозможно провести в полевых условиях. А такие признаки, как длина хвои и ее оттенок, слишком изменчивы, чтобы на них полагаться. Таким образом, поиск признаков, с помощью которых можно идентифицировать молодые неплодоносящие особи гибридов, представляет собой актуальную задачу.

Экспедиция в северное Прибайкалье с целью изучения естественной гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика проводилась дважды, в 2005 и 2009 гг. В дельте Верхней Ангары, недалеко от пос. Нижнеангарск обнаружена популяция, в которой совместно произрастают виды и гибри-

ды [21]. В ходе последней экспедиции провели сбор семян для последующего выращивания потомства видов и гибридов в условиях юга Томской области. Такое семенное потомство можно рассматривать как модель, в некоторой степени отражающую естественные процессы в смешанной популяции, состоящей из чистых видов и гибридов. Насколько интенсивно происходит межвидовой генетический обмен в естественной популяции? Есть ли гибриды среди потомства видов? С каким видом проявит большее сходство потомство гибридов? На все эти вопросы можно получить ответы, изучив разнообразие морфологических признаков семенного потомства видов и гибридов из естественной популяции. Ранее для данной популяции установили, что в семенах видов в незначительной степени присутствуют гибридные зародыши, а в семенах гибридов – в основном беккроссы на кедровый стланик [15]. Анализ морфологического разнообразия однолетних сеянцев также выявил предположительно гибридные особи среди семенного потомства видов и показал большое разнообразие в потомстве гибридов [22].

В данной статье представлен следующий этап работы, который рассматривает уже семилетнее потомство видов и гибридов из той же популяции. Таким образом, цель настоящего исследования – выявление морфологических признаков, полезных для идентификации молодых неплодоносящих гибридных особей в полевых условиях, и понимание популяционных процессов в гибридной зоне, направления скрещиваний и морфологических отличий потомства гибридов.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – семенное потомство кедрового стланика и их естественных гибридов. Семена собраны в смешанной популяции видов и гибридов, расположенной в дельте р. Верхняя Ангара, около п. Нижнеангарск (Бурятия), 55°47' с. ш., 109°33' в. д., 487 м над ур. м. Посев семян проводили в мае 2010 г. Все семена проходили стратификацию в одинаковых условиях (6 мес при температуре от 0 до +5°C). Семенное потомство выращивали в однородных почвенно-климатических условиях на научном стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН, Томская область (56°13' с. ш., 84°51' в. д., 78 м над ур. м.). Посевы обеспечивали минимальным уходом: полив и прополка по мере необходимости. Мероприятий по внесению удобрений, подкормке, защите от болезней, вредителей и заморозков не проводили. Сеянцы видов и гибридов рассаживали в августе 2012 г., расстояние между особями составляло около 20 см. Измерения проводили в сентябре 2016 г., для измерения выбирали деревья с ненарушенной структурой ветвления случайным образом. Всего измерили 276 семилетних деревьев: 7 семей полусибсов кедрового стланика по 10–15 особей в каждой семье, 4 семьи кедрового стланика по 15 особей в каждой семье и 6 семей гибридов по 20 особей в каждой семье.

Измеряли следующие признаки: высота дерева, ширина кроны, число боковых ветвей первого порядка (ауксибласты и проросшие латентные почки), длина хвои, лидирующей ветви и самой длинной боковой ветви. Расчетные признаки – отношение высоты дерева к ширине кроны, апикальное доминирование, т.е. отношение длины лидирующей ветви к длине боковой. Полученные данные обрабатывали в программе StatSoft STATISTICA 8.0. Сравнение проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и теста Ньюмана–Кейсла, анализа главных компонент и корреляций. Нормальность распределения выборок подтверждалась с помощью критерия Колмогорова–Смирнова.

Результаты исследования

Анализ роста и морфогенеза кедр сибирского, кедрового стланика и их гибридов провели у семилетнего семенного потомства, выращенного в условиях *ex situ*. Среди семенного потомства видов не выявили ни одной предположительно гибридной особи. Все исследованные особи в потомстве кедр сибирского и кедрового стланика выглядели как типичные представители своего вида. Виды в молодом возрасте слабо различались между собой. У особей кедрового стланика главный ствол, как правило, еще хорошо выражен. Кедровый стланик уступал кедру сибирскому по высоте дерева, длине хвои, числу ветвей и апикальному доминированию (рис. 1). Ширина кроны и ее форма, выраженная как отношение высоты дерева к ширине кроны, у видов статистически одинаковые ($p < 0,05$). Гибриды в отношении измеренных признаков проявили себя по-разному: ожидаемая морфологическая промежуточность гибридов проявилась только в одном признаке – длине хвои. По высоте дерева и ширине кроны гибриды превосходили оба родительских вида. По сравнению с кедром сибирским, а именно у этого родительского вида наблюдались лучшие показатели роста, превосходство по высоте дерева и ширине кроны составило 10 и 27% соответственно. Гибриды – более раскидистые, что выразилось в наименьшем показателе формы кроны. По двум оставшимся признакам гибриды оказались неотличимы от родительских видов: по числу ветвей такие же, как кедр сибирский, по апикальному доминированию – как кедровый стланик.

Анализ характера распределения деревьев по числу ветвей показал, что кедр сибирский и гибриды очень похожи, мода и медианы выборок совпадают (рис. 2). Анализ распределения деревьев по значениям апикального доминирования показал, что только у кедрового стланика и гибридов уже есть боковые ветви, равнозначные лидирующей, которые в будущем сформируют стволы-ветви. Более того, у некоторых из них боковая ветвь превзошла лидирующую по длине, что является видоспецифическим признаком для кедрового стланика. У кедр сибирского большинство молодых деревьев (60,4%) характеризовались апикальным доминированием в диапазоне 1,61–2,50; 20,8%

деревьев имели апикальное доминирование выше 2,50; остальные (18,8%) – меньше 1,60, но никогда не наблюдались значения меньше либо равные 1.

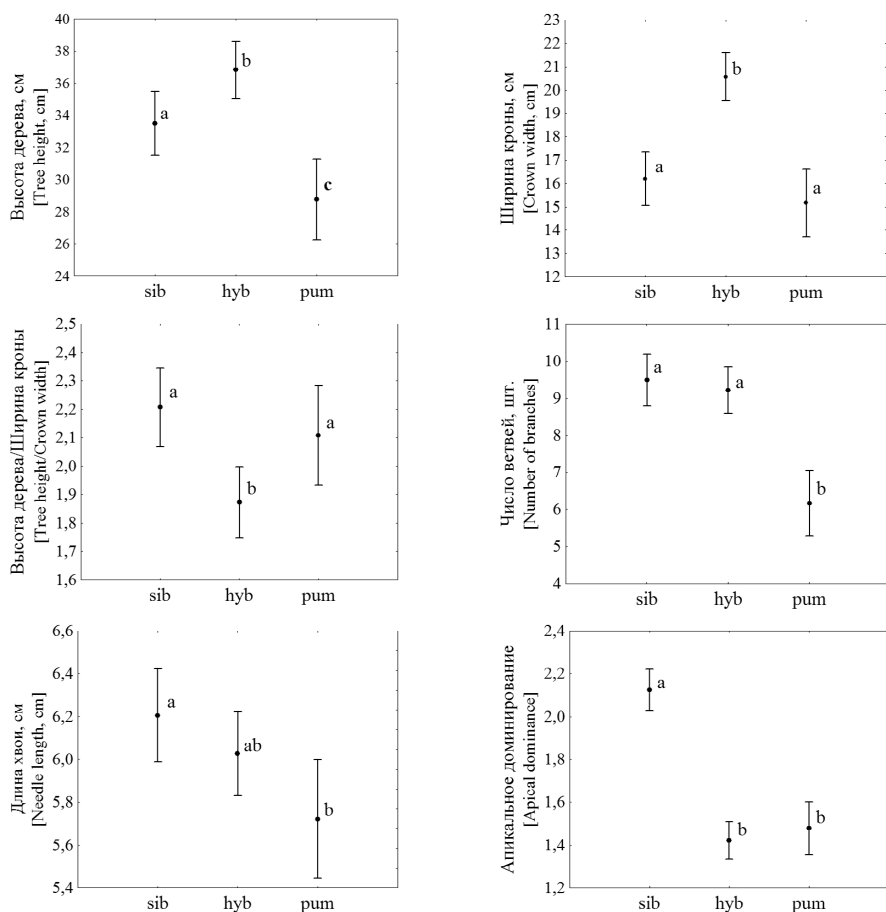


Рис. 1. Сравнение морфологических признаков семилетнего потомства кедра сибирского (sib), кедрового стланика (pum) и их гибридов (hyb) по результатам однофакторного дисперсионного анализа. Точками показаны средние значения, отрезками – 95%-ные доверительные интервалы.

Разные буквы показывают наличие статистически значимых отличий по тесту Ньюмана–Кейсла, $p < 0,05$; совпадающие буквы указывают на отсутствие отличий

[Fig. 1. Comparison of morphological traits in 7-year seed progeny of *Pinus sibirica* (sib), *Pinus pumila* (pum) and the hybrids (hyb) according to ANOVA. Middle points are means, segments are 0.95 confidence intervals. Letters show differences according to Newman-Keuls test, $p < 0.05$]

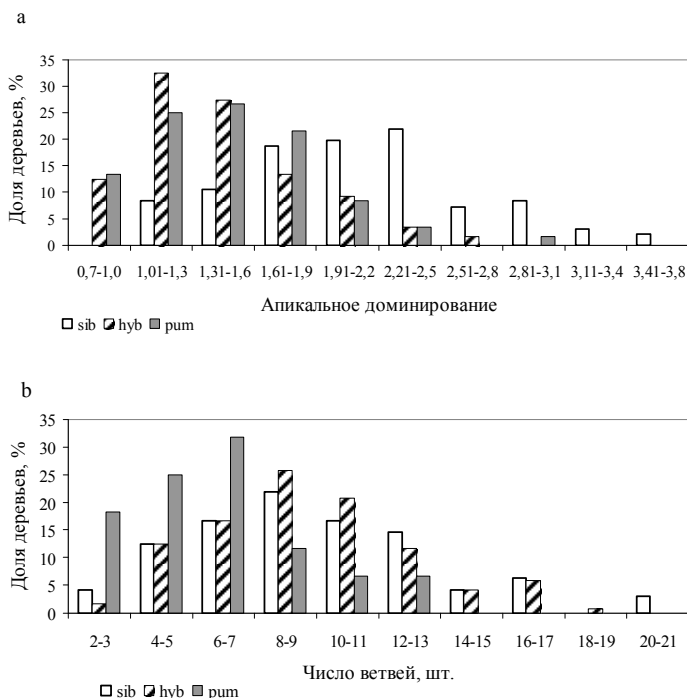


Рис. 2. Распределение деревьев по значениям апикального доминирования (а) и по числу ветвей (б)

[Fig. 2. Tree occurrence (%) of *Pinus sibirica* (sib), *Pinus pumila* (pum) and the hybrids (hyb) with different apical dominance values (a) and number of branches (b). On the Y-axis - Tree occurrence (%); on the X-axis - Apical dominance (a) and Number of branches (b)]

Разнообразие семей по измеренным признакам внутри видов и гибридов очень слабое (табл. 1). У кедр сибирского не наблюдалось статистически значимых отличий по половине измеренных признаков, у кедрового стланика – по двум и у гибридов – по одному признаку. Как отмечено выше, гибриды сочетают большое число веток, характерное для кедр сибирского, и низкое апикальное доминирование, характерное для кедрового стланика. Значения этих признаков у исследованных семей видов не перекрывались и характеризовались слабой изменчивостью. Следовательно, эти признаки могут быть полезны для определения гибридов в молодом возрасте.

Анализ главных компонент подтвердил слабую дифференциацию видов между собой и гибридов от видов (см. рис. 3). Первые два фактора объясняют большую часть (81,7%) изменчивости. Наибольшая корреляция фактора 1 наблюдалась с высотой дерева ($r = 0,94$) и числом ветвей ($r = 0,80$). Это те признаки, высокие значения которых характеризуют кедр сибирский. Фактор 2 в большей степени коррелировал с апикальным доминированием ($r = 0,95$) и шириной кроны ($r = -0,65$). Низкие значения апикального доми-

нирования и широкая крона – признаки, характерные для кедрового стланика. Среди семей кедрового стланика две (pum2 и pum4) отличались достаточно высоким апикальным доминированием и наименее широкой кроной (табл. 1), что сблизило их с семенным потомством кедра сибирского (sib3), характеризующимся наименьшей высотой деревьев.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Морфологическое разнообразие (среднее $\pm$ стандартное отклонение) среди семей полусибсов кедра сибирского (sib), кедрового стланика (pum) и гибридов (hyb)
[Morphological variability (Mean $\pm$ SD) among half-sibs of *Pinus sibirica* (sib), *Pinus pumila* (pum) and the hybrids (hyb)]

Семья [Half-sibs]	Высота дерева, см [Tree height, cm]	Ширина кроны, см [Crown width, cm]	Высота / ширина [Tree height/ Crown width]	Длина хвои, см [Needle length, cm]	Число ветвей, шт. [Number of branches]	Апикальное домини- рование [Apical dominance]
<i>Pinus sibirica</i>						
Sib1	30,5 $\pm$ 11,3 ab*	15,6 $\pm$ 7,4 ab	2,18 $\pm$ 0,78 a	6,0 $\pm$ 0,9 a	7,8 $\pm$ 4,6 a	2,00 $\pm$ 0,56 a
Sib2	33,1 $\pm$ 9,0 ab	15,1 $\pm$ 5,0 ab	2,32 $\pm$ 0,64 a	5,9 $\pm$ 0,7 a	9,3 $\pm$ 5,0 a	2,00 $\pm$ 0,45 a
Sib3	26,4 $\pm$ 4,0 a	14,8 $\pm$ 4,6 ab	1,91 $\pm$ 0,50 a	5,5 $\pm$ 0,6 a	7,4 $\pm$ 1,9 a	1,95 $\pm$ 0,57 a
Sib4	29,2 $\pm$ 5,4 ab	13,0 $\pm$ 3,8 a	2,36 $\pm$ 0,52 a	6,4 $\pm$ 0,9 a	9,6 $\pm$ 3,4 a	2,52 $\pm$ 0,75 a
Sib5	33,4 $\pm$ 6,4 ab	15,3 $\pm$ 3,2 ab	2,23 $\pm$ 0,41 a	6,4 $\pm$ 1,0 a	10,6 $\pm$ 2,9 a	2,29 $\pm$ 0,49 a
Sib6	36,1 $\pm$ 6,8 b	19,8 $\pm$ 6,2 b	1,98 $\pm$ 0,69 a	5,7 $\pm$ 1,0 a	11,3 $\pm$ 3,9 a	1,91 $\pm$ 0,56 a
Sib7	45,2 $\pm$ 10,6 c	20,0 $\pm$ 7,0 b	2,38 $\pm$ 0,56 a	7,3 $\pm$ 0,9 b	9,7 $\pm$ 3,9 a	2,13 $\pm$ 0,42 a
<i>Pinus pumila</i>						
Pum1	33,3 $\pm$ 5,9 a	18,3 $\pm$ 4,5 a	1,97 $\pm$ 0,75 ab	5,5 $\pm$ 0,8 a	6,8 $\pm$ 2,7 a	1,30 $\pm$ 0,32 b
Pum2	26,6 $\pm$ 5,3 b	12,4 $\pm$ 4,4 b	2,48 $\pm$ 1,19 b	5,5 $\pm$ 0,9 a	5,3 $\pm$ 2,0 a	1,47 $\pm$ 0,40 ab
Pum3	26,3 $\pm$ 5,0 b	17,2 $\pm$ 4,1 a	1,58 $\pm$ 0,36 a	5,6 $\pm$ 1,1 a	6,3 $\pm$ 3,3 a	1,44 $\pm$ 0,27 ab
Pum4	28,8 $\pm$ 7,7 b	12,8 $\pm$ 3,5 b	2,40 $\pm$ 0,85 a	6,3 $\pm$ 1,3 a	6,3 $\pm$ 2,9 a	1,70 $\pm$ 0,59 a
Гибриды [Hybrids]						
Hyb74	23,4 $\pm$ 5,1 c	16,2 $\pm$ 5,3 b	1,62 $\pm$ 0,81 b	5,1 $\pm$ 0,9 c	8,3 $\pm$ 3,2 a	1,30 $\pm$ 0,36 ab
Hyb73	34,3 $\pm$ 7,8 b	20,4 $\pm$ 5,7 a	1,72 $\pm$ 0,30 ab	5,9 $\pm$ 1,2 bc	9,9 $\pm$ 3,0 a	1,37 $\pm$ 0,49 ab
Hyb12	34,8 $\pm$ 7,5 b	20,8 $\pm$ 5,6 a	1,77 $\pm$ 0,63 ab	5,7 $\pm$ 0,8 bc	8,1 $\pm$ 2,9 a	1,22 $\pm$ 0,31 b
Hyb6	44,8 $\pm$ 10,4 a	23,1 $\pm$ 6,8 a	2,10 $\pm$ 0,81 ab	6,9 $\pm$ 1,2 a	10,1 $\pm$ 3,4 a	1,47 $\pm$ 0,37 ab
Hyb4	42,6 $\pm$ 10,6 b	19,5 $\pm$ 4,1 ab	2,21 $\pm$ 0,42 a	6,0 $\pm$ 0,7 b	9,8 $\pm$ 3,8 a	1,63 $\pm$ 0,45 a
Hyb10	41,2 $\pm$ 11,9 a	23,4 $\pm$ 5,5 a	1,81 $\pm$ 0,51 ab	6,5 $\pm$ 1,2 ab	9,3 $\pm$ 3,8 a	1,54 $\pm$ 0,39 ab

Примечание. *Разные буквы показывают наличие статистически значимых отличий между семьями кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов по результатам однофакторного дисперсионного анализа, тест Ньюмана–Кейсла ($p < 0,05$); совпадающие буквы указывают на отсутствие статистически значимых отличий.

[Note. * Different letters show the difference among half-sibs of *Pinus sibirica*, *Pinus pumila*, and the hybrids according to ANOVA, Newman-Keuls test, $p < 0,05$; coinciding letters indicate the absence of statistically significant differences].

В молодом возрасте виды морфологически очень близки, гораздо ближе, чем в зрелом, когда крона полностью сформирована. Можно предположить, что взаимосвязь ростовых признаков у видов различна уже в молодом возрасте, что со временем приводит к формированию разных жизненных форм. Анализ корреляций измеренных признаков выявил принципиальные отличия между видами (табл. 2). У кедрового стланика практически все признаки, характеризующие рост, коррелировали с высотой дерева, у кедрового стланика, напротив, нет ни одного признака, коррелирующего с высотой. Ши-

рина кроны у видов связана с числом ветвей, у кедрового стланика еще и с апикальным доминированием.

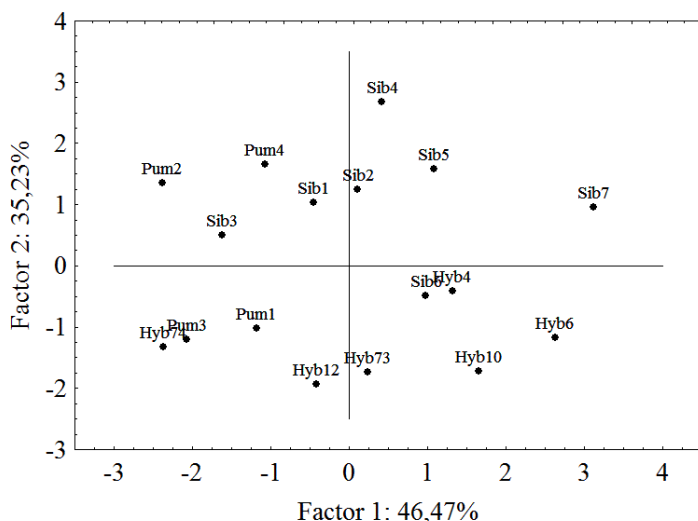


Рис. 3. Распределение семей кедр сибирского (sib), кедрового стланика (pum) и гибридов (hyb) в плоскости главных компонент

[Fig. 3. Scatter plot of half-sibs of *Pinus sibirica* (sib), *Pinus pumila* (pum) and the hybrids (hyb) in the first two factors calculated with principal component analysis]

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Корреляция измеренных признаков у кедр сибирского (sib), кедрового стланика (pum) и гибридов (hyb)

[Correlations of measured traits in *Pinus sibirica* (sib), *Pinus pumila* (pum) and the hybrids (hyb)]

Признак [Trait]	Высота дерева [Tree height]			Ширина кроны [Crown width]		
	Sib N = 96	Pum N = 60	Hyb N = 120	Sib N = 96	Pum N = 60	Hyb N = 120
Ширина кроны [Crown width]	<i>0,714</i>	0,235	<i>0,565</i>	—	—	—
Число ветвей [Number of branches]	<i>0,488</i>	0,023	<i>0,304</i>	<i>0,520</i>	<i>0,360</i>	<i>0,255</i>
Длина хвои [Needle length]	<i>0,332</i>	0,158	<i>0,348</i>	0,207	-0,199	<i>0,346</i>
Апикальное доминирование [Apical dominance]	0,230	0,152	<i>0,286</i>	-0,202	<i>-0,378</i>	-0,012

Примечание. Статистически значимые корреляции ($p < 0,01$) выделены жирным курсивом.
[Note. Correlations with high significance level ($p < 0.01$) are in bold italics].

В целом у гибридов наблюдалась достаточно тесная взаимосвязь ростовых признаков, что отличало их от кедрового стланика. От обоих родительских видов гибриды отличались положительной корреляцией высоты дерева и апикального доминирования, а также ширины кроны и длины хвои. Однако, как показано выше, семьи гибридов разные, и корреляции признаков

внутри семьи могут существенно отличаться от общей полученной тенденции взаимосвязи признаков.

Обсуждение результатов исследования

В естественной популяции в дельте Верхней Ангары, где совместно произрастают виды и гибриды, доминирует кедровый стланик, на один плодоносящий гибрид приходится 3 плодоносящих кедра и 60 стлаников [2]. Семенная продуктивность гибридов из данной популяции достаточно хорошая: до четверти семян давали полноценные семена [22]. Для смешанной популяции видов и гибридов из дельты Верхней Ангары установлено, что в семенах гибридов большинство зародышей (75,49%) – результат опыления пыльцой кедрового стланика, и лишь небольшая часть образовалась от опыления пыльцой кедра сибирского и других гибридных особей: 12,75 и 11,76% соответственно [15]. Учитывая, что гибриды успешно скрещиваются с родительскими видами в обоих направлениях: могут выступать и в качестве материнского растения и как доноры пыльцы [14], а фенология развития их женских шишек близка к таковой у кедрового стланика [23], это ожидаемый результат. Поскольку в гибридной зоне при прочих равных условиях опыление происходит пыльцой того вида, который доминирует в насаждении [24, 25], в данном случае это кедровый стланик.

Анализ разнообразия этого же семенного потомства видов и гибридов в однолетнем возрасте показал, что среди семенного потомства видов есть небольшая доля сеянцев с нетипичной морфологией, сближающей ее с другим видом, которые, как предполагалось, могли представлять F1 [22]. В семилетнем возрасте среди семенного потомства видов не обнаружили ни одной особи с нехарактерной морфологией, которая имела бы предположительно гибридную природу. Вероятно, нетипичная морфология однолетних сеянцев кедра сибирского и кедрового стланика отражала только их внутривидовое разнообразие. В этой же работе показано, что семенное потомство гибридов, имея большой разброс значений морфологических признаков, все же ближе к кедровому стланику. Среди семилетнего семенного потомства гибридов характер разнообразия морфологических признаков сохранился, следовательно, опыление в природной смешанной популяции в дельте Верхней Ангары действительно происходит пыльцой кедрового стланика, доминирующего вида. Однако для окончательного подтверждения этого вывода требуется молекулярно-генетический анализ.

Разница в дифференциации однолетнего и семилетнего семенного потомства видов и гибридов связана с этапностью онтогенеза. Известно, что рост у сеянцев, молодых и взрослых деревьев сосен слабо связан между собой [26, 27]. Генетический контроль роста меняется в зависимости от возраста, что показано как изменение экспрессии генов на некоторых видах хвойных [28, 29].

У семилетнего потомства гибридов наблюдалось превосходство над родительскими видами по высоте дерева и ширине кроны. Известно, что гетерозис у сосен – вполне обычное явление [30, 31], оно широко используется в плантационном лесовыращивании [32, 33]. Однако с возрастом его эффект нивелируется, например, гибриды *P. contorta* и *P. banksiana* сохраняют гетерозис до 14 лет [34]. Скорее всего, такой же сценарий развития ждет исследованные гибриды, тем более что родительские виды имеют огромные различия в размерах и форме кроны. Тем не менее даже небольшое преимущество в росте у гибридов по сравнению с родительскими видами в молодом возрасте может обеспечить им определенные преимущества в естественных условиях и способствовать успешной конкурентной борьбе с родительскими видами.

Рост кедр сибирского и кедрового стланика начинается одинаково, проростки морфологически слабо различаются, и не только у этих видов, но и у других сосен. Однолетние сеянцы видов достаточно хорошо дифференцированы и отличаются типами развития, у кедрового стланика ювенильный этап обычно продолжается 2 года, у кедр сибирского – 1 год [35]. Одно- и двухлетние сеянцы кедрового стланика могут превосходить сеянцы кедр сибирского по высоте из-за более длинного ювенильного побега. С годами интенсивность роста видов возрастает, однако закономерности роста у них совершенно разные, и в зрелом возрасте они существенно различаются не просто морфологическими особенностями побегов и хвои, а жизненной формой. Эти закономерности проявились в разных корреляциях простых морфогенетических признаков у молодых деревьев. Очевидно, первостепенное значение для формирования кроны имеет апикальное доминирование как контроль, определяемый апексом лидирующего побега над ростом боковых почек [36, 37]. Этот контроль в конечном счете определяет жизненную форму вертикального дерева, коим является кедр сибирский. В молодом возрасте кедр сибирский характеризуется одним стволом, ветви первого порядка, которые регулярно закладываются с 4–5 лет, сильно уступают ему в росте и однородны по размеру.

С первых лет жизни развитие кедрового стланика идет по моноподиальному типу, но, в отличие от прямостоячих видов хвойных, его боковые ветви выходят из-под апикального контроля на ранних этапах онтогенеза, что приводит практически к одинаковому росту ранее лидировавшей и боковых ветвей [38]. Уже в молодом возрасте кедровый стланик имеет несколько единообразных стволов-ветвей, формирующих чашеобразную крону, число которых с возрастом увеличивается [2]. Наблюдения в условиях *ex situ* показали, что стланик может сохранять вертикальный ствол и моноподиальный тип ветвления до 7 и даже до 11 лет. При этом в приземной части стволика, как правило, имеется характерный саблевидный изгиб.

Гибриды, описанные в природе, характеризуются промежуточным габитусом, который складывается в результате избирательного апикального до-

минирования [21]. Избирательность доминирования приводит к тому, что взрослые особи гибридов с выраженным стволом имеют сильно раскидистую крону, части которой могут легко ломаться зимой под воздействием навала снега. Гибриды как бэккроссы на кедровый стланик проявят с ним большее сходство, чем с кедром сибирским. Сформируют ли такие гибриды жизненную форму стелющегося дерева, остается пока открытым вопросом. Кедровый стланик может иметь одноствольную прямостоячую форму, особи с такой формой роста описаны в области симпатрии с кедром сибирским и являются следствием гибридизации [8, 10, 39]. Возможно, одноствольный прямостоячий кедровый стланик существует за пределами гибридной зоны. Однако известно только одно упоминание об этом [40], по-видимому, формирование прямостоячего габитуса у данного вида крайне редкое явление. К тому же неясно, как проявит себя генетическая составляющая, унаследованная от кедра сибирского, и позволит ли реализовать гибридной особи жизненную форму, присущую кедровому стланику.

Заключение

Потомство кедра сибирского, кедрового стланика и их гибридов в семилетнем возрасте слабо различается по морфологическим признакам. Поэтому в полевых условиях, особенно в смешанных популяциях, следует обращать внимание на крону дерева в целом, выделяя особи, отклоняющиеся от среднестатистического представителя своего вида. Более надежную идентификацию молодых деревьев гибридов можно провести только в лабораторных условиях, используя более тонкие методы исследования структурных признаков хвои и молекулярно-генетических маркеров. Исследованное потомство гибридов в основном представлено бэккроссами на кедровый стланик, это говорит о том, что в Северном Прибайкалье гибридизация приобретает вид интрогрессии, идущей от кедрового стланика к кедру сибирскому.

Литература

1. Горошкевич С.Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (Pinaceae) в Прибайкалье // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 9. С. 48–57.
2. Горошкевич С.Н., Васильева Г.В., Попов А.Г. О гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика в западной части Станового нагорья // Лесное хозяйство. 2008. № 6. С. 25–27.
3. Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск : Гео, 2006. 223 с.
4. Kormutak A., Demankova B., Gömöry D. Spontaneous Hybridization between *Pinus sylvestris* L. and *P. mugo* Turra in Slovakia // Silvae Genetica. 2008. Vol. 57, № 2. PP. 76–82.
5. Wachowiak W., Stephan B.R., Schulze I., Prus-Głowacki W., Ziegenhagen B. A critical evaluation of reproductive barriers between closely related species using DNA markers – a case study in *Pinus* // Plant Systematics and Evolution. 2006. Vol. 257. PP. 1–8.

6. Wachowiak W., Lewandowski A., Prus-Głowacki W. Reciprocal controlled crosses between *Pinus sylvestris* and *P. mugo* verified by a species-specific cpDNA marker // Journal of Applied Genetics. 2005. Vol. 46 (1). PP. 41–43.
7. Politov D.V., Belokon M.M., Maluchenko O.P., Belokon Y.S., Molozhnikov V.N., Mejnartowicz L.E., Krutovsky K.V. Genetic evidence of natural hybridization between *Pinus sibirica* Du Tour and *P. pumila* (Pall.) Regel. // Forest Genetics. 1999. Vol. 6, № 1. PP. 41–48.
8. Поздняков Л.К. Древовидная форма кедрового стланца // Ботанический журнал. 1952. Т. 37, № 5. С. 688–691.
9. Галазий Г.И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 3 (Геоботаника). 1954. Вып. 9. С. 210–329.
10. Моложников В.Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М. : Наука, 1975. 203 с.
11. Goroshkevich S.N., Popov A.G., Vasilieva G.V. Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Annals of Forest Research. 2008. Vol. 51. PP. 43–52.
12. Зотикова А.П., Васильева Г.В., Бендер О.Г. Фотосинтетические и дыхательные процессы в хвое кедр сибирского, кедрового стланика и гибридов между ними // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 389. С. 268–274.
13. Васильева Г.В. Семенная продуктивность гибридов кедр сибирского и кедрового стланика на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2014. № 1 (100). С. 85–89.
14. Vasilyeva G.V., Goroshkevich S.N. Crossability of *Pinus sibirica* and *P. pumila* with their hybrids // Silvae Genetica. 2013. Vol. 62, № 1–2. PP. 61–68.
15. Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Политов Д.В., Белоконь М.М., Попов А.Г., Васильева Г.В. Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2–3. С. 331–335.
16. Петрова Е.А., Бендер О.Г., Горошкевич С.Н., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Политов Д.В. Аллозимная изменчивость и структура хвои естественных гибридов кедр сибирского и кедрового стланика // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27, № 1–2. С. 154–159.
17. Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. Естественная гибридизация кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*P. pumila* (Pall.) Regel) в Южном Забайкалье // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30, № 1–2. С. 152–156.
18. Vasilyeva G.V., Semerikov V.L. Application of amplified fragment length polymorphisms markers to study the hybridization between *Pinus sibirica* and *P. pumila* // Annals of Forest Research. 2014. Vol. 57 (2). PP. 175–180. doi: [10.15287/afr.2014.219](https://doi.org/10.15287/afr.2014.219)
19. Мглинец А.В., Соколов В.А., Петрова Е.А., Горошкевич С.Н. Сравнительное изучение первичной структуры фрагмента гена LEA у *Pinus sibirica* Du Tour и *Pinus pumila* (Pallas) Regel // Генетика. 2014. Т. 50, № 2. С. 167–171.
20. Goroshkevich S.N. Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*) // Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability, and pest resistance: proceedings of the IUFRO Five-Needle Pines Working Party Conference, July 23–27, 2001, Medford, Oregon, USA. Fort Collins, CO : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004. PP. 169–171.
21. Goroshkevich S.N., Popov A.G., Vasilieva G.V. Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Annals of Forest Research. 2008. Vol. 51. PP. 43–52.

22. Васильева Г.В., Горошкевич С.Н. Семеношение и рост потомства гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30, № 1–2. С. 28–32.
23. Васильева Г.В., Жук Е.А., Попов А.Г. Фенология цветения кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов между ними // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 1 (9). С. 61–67.
24. Burgess K.S., Morgan M., Deverno L., Husband B.C. Asymmetrical introgression between two *Morus* species (*M. alba*, *M. rubra*) that differ in abundance // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. PP. 3471–3483.
25. Lepais O., Petit R.J., Guichoux E., Lavabre J.E., Alberto F., Kremer A., Gerber S. Species relative abundance and direction of introgression in oaks // Molecular Ecology. 2009. Vol. 18 (10). PP. 2228–2242.
26. Greenwood M.S. Juvenility and maturation in conifers: current concepts // Tree Physiology. 1995. Vol. 15. PP. 433–438.
27. Nelson C.D., Weng C., Kubisiak T.L., Stine M., Brown C.L. On the number of genes controlling the grass stage in longleaf pine // Journal of Heredity. 2003. Vol. 94 (5). PP. 392–398.
28. Alvarez C., Valledor L., Hasbún R., Sanchez-Olate M., Ríos D. Variation in gene expression profile with aging of *Pinus radiata* D. Don // BMC Proceedings 2011. Vol. 5 (Suppl 7). PP. 62.
29. Li W., Han S., Qi L., Zhang Sh. Transcriptome resources and genome-wide marker development for Japanese larch (*Larix kaempferi*) // Frontiers of Agricultural Science and Engineering. 2014. Vol. 1 (1). PP. 77–84.
30. Mirov N.T. The genus *Pinus*. New York : Ronald, 1967. 602 p.
31. Gwaze D.P. Performance of some interspecific F1 pine hybrids in Zimbabwe // Forest Genetics. 1999. Vol. 6 (4). PP. 283–289.
32. Nikles D.G. Experience with some *Pinus* hybrids in Queensland, Australia // Hybrid breeding and genetics of forest trees: proceedings of QFRI/CRC-SRF Symposium, 9–14 April, 2000, Noosa, Quinsland, Australia. PP. 27–43.
33. Dungey H.S. Pine hybrids – a review of their use performance and genetics // Forest ecology and management. 2001. Vol. 148. PP. 243–258.
34. Duffield J.W., Snyder E.B. Benefits from hybridizing American forest tree species // Journal of forestry. 1958. Vol. 56 (11). PP. 809–815.
35. Горошкевич С.Н., Попов А.Г. Морфоструктура и развитие побегов у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии: филогенетическая и климатическая интерпретация // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2009. № 2 (1). С. 54–79.
36. Минина Е.Г., Третьякова И.Н. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск : Наука, 1983. 200 с.
37. Cline M.G. Concepts and terminology of apical dominance // American Journal of Botany. 1997. Vol. 84 (9). PP. 1064–1069.
38. Хоментовский П.А. Экология кедрового стланика *Pinus pumila* (Pallas) Regel на Камчатке: (общий обзор). Владивосток : Дальнаука, 1995. 227 с.
39. Бобринев В.П., Пак Л.Н. Кедровый стланик (*Pinus pumila*) древовидной формы на севере Забайкальского края // Международный журнал научных и прикладных исследований. 2014. № 8. С. 9–13.
40. Грибков П.Ф. Кедровый стланик древовидной формы на Камчатке // Вопросы географии Камчатки. 1964. № 2. С. 114–115.

Поступила в редакцию 09.02.2017 г.; повторно 20.04.2017 г.;
принята 03.05.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.

Васильева Галина Валериевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории дендрэкологии Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: galina_biology@mail.ru

Vasilyeva G.V. Growth and morphogenesis of Siberian stone pine, Siberian dwarf pine and their hybrids: comparative analysis of seed progeny *ex situ*. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:28-44. doi: 10.17223/19988591/38/2 In Russian, English summary

Galina V. Vasilyeva

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

Growth and morphogenesis of Siberian stone pine, Siberian dwarf pine and their hybrids: comparative analysis of seed progeny *ex situ*

Pinus sibirica and *P. pumila* have vast geographic distributions; their overlapping range spreads in the Pribaikalia, Zabaikalia and the southern part of Yakutia. There are natural interspecies hybrids in many plant communities where the species grow together. Mixed population with *P. sibirica*, *P. pumila* and their hybrids was found in the Upper Angara River delta (55°47' N, 109°33' E, 487 m a.s.l.). We collected seeds from the hybrids and the species in this population and then sowed them at the Kedr field station managed by the Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS (Tomsk oblast, 56°13' N, 84°51' E, 78 m a.s.l.). The aim of the research was detection of morphological traits useful for identification of young not cone-bearing hybrid trees in the field, and understanding of the population processes in the hybrid zone, tree cross directions and morphological differences of hybrid seed progeny. The objects of the study were 7-year seed progeny of the species (7 half-sib families in *P. sibirica* and 4 half-sibs in *P. pumila*) and the hybrids (6 half-sib families). In total, we measured 276 trees. We measured tree height, crown width, number of lateral branches (long shoots and grown latent buds), needle length, length of the longest terminal shoot, and length of the longest lateral shoot. We calculated crown shape (tree height / crown width) and apical dominance (ratio of length of the longest terminal shoot to length of the longest lateral shoot).

Seed progeny of the species was usual, putative hybrids were not found among them. Although adult trees of the species have a number of differences, young trees are similar in many ways. *P. pumila* was characterized by decreased tree height, needle length, number of branches and apical dominance, compared to *P. sibirica* (See Figure 1). The species did not have statistically significant differences in crown width and crown shape. Hybrids exceeded both species in tree height and crown width. In comparison with *P. sibirica*, characterized by the best growth parameters, hybrid superiority was 10% and 27%, respectively. The number of branches and apical dominance differentiated the species the most (See Fig. 2). Half-sib variability among both the species and the hybrids was weak (See Table 1). Principal component analysis showed poor differentiation between the species and between the species and the hybrids (See Figure 3). Seed progeny of the hybrids was closer to *P. pumila* according to the measured traits. Although adult trees of the species have contrast morphology and different life-forms, young trees of the species are morphologically similar. Correlation analysis revealed principal differences between the species (See Table 2). *P. sibirica* was characterized by strong relation between tree height and other growth traits; on the contrary, there are no traits correlated with tree height in *P. pumila*.

Thus, the studied hybrid seed progeny are mainly backcrosses to *P. pumila*. It means that in the natural population in the Upper Angara River delta pollination occurs by the prevailing species, *P. pumila*. Since hybrid seed progeny does not differ much from the species, its identification is difficult in the field and requires plant material for further study in the laboratory.

The article contains 3 Figures, 2 Tables, 40 References.

Key words: hybridization; morphogenesis; *Pinus sibirica*; *Pinus pumila*; seed progeny.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 15-04-03924-a).

References

1. Goroshkevich SN. O vozmozhnosti estestvennoy gibrizatsii *Pinus sibirica* i *Pinus pumila* (Pinaceae) v Pribaykal'e [On the possibility of natural hybridization *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* (Pinaceae) in the Baikal region]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1999;84(9):48-57. In Russian
2. Goroshkevich SN, Vasilyeva GV, Popov AG. O gibrizatsii kedra sibirskogo i kedrovogo stlanika v zapadnoy chasti Stanovogo nagor'ya [On the hybridization of Siberian stone pine and Siberian dwarf pine in the western part of the Stanovoe Upland]. *Lesnoe khozyaystvo*. 2008;6:25-27. In Russian
3. Koropachinskiy IYu, Milyutin LI. Natural hybridization of woody plants. Novosibirsk: Publ. Geo; 2006. 223 p. In Russian
4. Kormutak A, Demankova B, Gömöry D. Spontaneous Hybridization between *Pinus sylvestris* L. and *P. mugo* Turra in Slovakia. *Silvae Genetica*. 2008;57(2):76-82.
5. Wachowiak W, Stephan BR, Schulze I, Prus-Głowacki W, Ziegenhagen B. A critical evaluation of reproductive barriers between closely related species using DNA markers - a case study in *Pinus*. *Pl. Syst. Evol.* 2006;257:1-8. doi: [10.1007/s00606-005-0363-z](https://doi.org/10.1007/s00606-005-0363-z)
6. Wachowiak W, Lewandowski A, Prus-Głowacki W. Reciprocal controlled crosses between *Pinus sylvestris* and *P. mugo* verified by a species-specific cpDNA marker. *J Appl Genet*. 2005;46(1):41-43. PMID: [15741663](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15741663/)
7. Politov DV, Belokon MM, Maluchenko OP, Belokon YS, Molozhnikov VN, Mejnartowicz LE, Krutovsky KV. Genetic evidence of natural hybridization between *Pinus sibirica* Du Tour and *P. pumila* (Pall.) Regel. *Forest Genetics*. 1999;6(1):41-48.
8. Pozdnyakov LK. Drevovidnaya forma kedrovogo stlantsa [Tree-like form of Siberian dwarf pine]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1952;37(5):688-691. In Russian
9. Galaziy GI. Vertikal'nyy predel drevesnoy rastitel'nosti v gorakh Vostochnoy Sibiri i ego dinamika [The vertical limit of tree vegetation in the mountains of Eastern Siberia and its dynamics]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. VL Komarova AN SSSR* [Proceedings of VL Komarov Botanical Institute AS of the USSR]. 1954;3(2):210-329. In Russian
10. Molozhnikov VN. Kedrovyy stlanik gornyykh landshtaftov Severnogo Pribaykal'ya [Siberian dwarf pine in mountain landscapes in the northern Baikal region]. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 203 p. In Russian
11. Goroshkevich SN, Popov AG, Vasilieva GV. Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila*. *Annals of Forest Research*. 2008;51:43-52.
12. Zotikova AP, Vasilyeva GV, Bender OG. Photosynthetic and respiratory processes in the needle of the Siberian stone pine, the Siberian dwarf pine and their hybrids. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2014;389:268-274. In Russian, English summary
13. Vasilyeva GV. Seed efficiency of hybrids between Siberian stone pine and Siberian dwarf pine from northern slope of Khamar-Daban ridge. *Vestnik MGUL–Lesnoy vestnik – Forestry Bulletin*. 2014;1(100):85-89. In Russian

14. Vasilyeva GV, Goroshkevich SN. Crossability of *Pinus sibirica* and *P. pumila* with their hybrids. *Silvae Genetica*. 2013;62(1-2):61-68.
15. Petrova EA, Goroshkevich SN, Politov DV, Belokon MM, Popov AG, Vasilyeva GV. Semennaya produktivnost' i geneticheskaya struktura populyatsiy v zone estestvennoy gibridizatsii kedra sibirskogo i kedrovogo stlanika [Seed productivity and genetic structure of populations in the natural hybrid zone of Siberian stone pine and Siberian dwarf pine]. *Khvoynye boreal'noy zony*. 2007;24(2-3):331-335. In Russian
16. Petrova EA, Bender OG, Goroshkevich SN, Belokon YS, Belokon MM, Politov DV. Allozyme variation and needle structure of natural hybrids between Siberian Stone pine and Siberian Dwarf pine. *Khvoynye boreal'noy zony*. 2010;27(1-2):154-159. In Russian
17. Petrova EA, Goroshkevich SN, Belokon MM, Belokon YS, Politov DV. Estestvennaya gibridizatsiya kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* Du Tour) i kedrovogo stlanika (*P. pumila* (Pall.) Regel) v Yuzhnom Zabaykal'e [Natural hybridization of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Siberian dwarf pine (*P. pumila* (Pall.) Regel) in the southern Transbaikalia]. *Khvoynye boreal'noy zony*. 2012;30(1-2):152-156. In Russian
18. Vasilyeva GV, Semerikov VL. Application of amplified fragment length polymorphisms markers to study the hybridization between *Pinus sibirica* and *P. pumila*. *Annals of Forest Research*. 2014;57(2):175-180. doi: [10.15287/afr.2014.219](https://doi.org/10.15287/afr.2014.219)
19. Mglinets AV, Sokolov VA, Petrova EA, Goroshkevich SN. Comparative sequence analysis of the *LEA* gene fragment in *Pinus sibirica* Du Tour and *Pinus pumila* (Pallas) Regel. *Russ J Genet*. 2014;50:149-152. doi: [10.7868/S0016675814020088](https://doi.org/10.7868/S0016675814020088)
20. Goroshkevich SN. Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*). In: "Breeding and genetic resources of five-needle pines: Growth, adaptability, and pest resistance" 2001 July 23-27; Medford, OR, USA. IUFRO Working Party 2.02.15. Proceedings RMRS-P-32. Snieszko RA, Samman S, Schlarbaum SE and Kriebel HB, editors. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station; 2004. pp. 169-171.
21. Goroshkevich SN, Popov AG, Vasilieva GV. Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila*. *Annals of Forest Research*. 2008;51:43-52.
22. Vasilyeva GV, Goroshkevich SN. Semenoshenie i rost potomstva gibridov mezhdru kedrom sibirskim i kedrovym stlanikom v sravnenii s roditel'skimi vidami [Seed production and growth of the progeny of hybrids between Siberian stone pine and Siberian dwarf pine in comparison with parental species]. *Khvoynye boreal'noy zony*. 2012;30(1-2):28-32. In Russian
23. Vasilyeva GV, Zhuk EA, Popov AG. Flowering phenology of the Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), Japanese stone pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.) and their hybrids. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;1(9):61-67. In Russian, English summary
24. Burgess KS, Morgan M, Deverno L, Husband BC. Asymmetrical introgression between two *Morus* species (*M. alba*, *M. rubra*) that differ in abundance. *Molecular Ecology*. 2005;14:3471-3483. doi: [10.1111/j.1365-294X.2005.02670.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02670.x)
25. Lepais O, Petit RJ, Guichoux E, Lavabre JE, Alberto F, Kremer A, Gerber S. Species relative abundance and direction of introgression in oaks. *Molecular Ecology*. 2009;18(10):2228-2242. doi: [10.1111/j.1365-294X.2009.04137.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04137.x)
26. Greenwood MS. Juvenility and maturation in conifers: current concepts. *Tree Physiology*. 1995;15(7-8):433-438. doi: [10.1093/treephys/15.7-8.433](https://doi.org/10.1093/treephys/15.7-8.433)
27. Nelson CD, Weng C, Kubisiak TL, Stine M, Brown CL. On the number of genes controlling the grass stage in longleaf pine. *Journal of Heredity*. 2003;94(5):392-398. doi: [10.1093/jhered/esg086](https://doi.org/10.1093/jhered/esg086)
28. Alvarez C, Valledor L, Hasbún R, Sanchez-Olate M, Ríos D. Variation in gene expression profile with aging of *Pinus radiata* D. Don. *BMC Proceedings*. 2011;5(Suppl 7):62. doi: [10.1186/1753-6561-5-S7-P62](https://doi.org/10.1186/1753-6561-5-S7-P62)

29. Li W, Han S, Qi L, Zhang Sh. Transcriptome resources and genome-wide marker development for Japanese larch (*Larix kaempferi*). *Front. Agr. Sci. Eng.* 2014;1(1):77-84. doi: [10.15302/J-FASE-2014010](https://doi.org/10.15302/J-FASE-2014010)
30. Mirov NT. The genus *Pinus*. New York: Ronald Publ.; 1967. 602 p.
31. Gwaze DP. Performance of some interspecific F1 pine hybrids in Zimbabwe. *Forest Genetics*. 1999;6(4):283-289.
32. Nikles DG. Experience with some *Pinus* hybrids in Queensland, Australia. In: “*Hybrid Breeding and Genetics of Forest Trees*”. Proceedings of QFRI/CRC-SPF Symposium (9-14 April 2000, Noosa, Queensland, Australia). Compiled by Dungey HS, Dieters MJ and Nikles DG. Department of Primary Industries, Brisbane; 2000. pp. 27-43.
33. Dungey HS. Pine hybrids – a review of their use performance and genetics. *Forest Ecology and Management*. 2001;148:243-258.
34. Duffield JW, Snyder EB. Benefits from hybridizing American forest tree species. *Journal of Forestry*. 1958;56(11):809-815.
35. Goroshkevich SN, Popov AG. Shoot morphological structure and development in 5-needle pines of northern and eastern Asia: Phylogenetic and climatic interpretation. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya – Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2009;2(1):54-79. In Russian, English summary
36. Minina EG, Tretyakova IN. Geotropizm i pol u khvoynykh [Geotropism and sex in conifers]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 200 p. In Russian
37. Cline MG. Concepts and terminology of apical dominance. *American Journal of Botany*. 1997;84(9):1064-1069. PMID: [21708661](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21708661/)
38. Khomentovsky PA. Ecology of Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) in Kamchatka (General survey). Vladivostok: Dalnauka Publ.; 1995. 227 p. In Russian
39. Bobrinev VP, Pak LN. Cedar pine (*Pinus pumila*) tree forms in the north of transbaikalian edge. *Mezhdunarodnyy zhurnal nauchnykh i prikladnykh issledovaniy – International Journal of Applied and Fundamental Research*. 2014;8:9-13. In Russian
40. Gribkov PF. Kedrovyy stlanik drevovidnoy formy na Kamchatke [Tree-like form of Siberian dwarf pine in Kamchatka]. *Voprosy geografii Kamchatki*. 1964;2:114-115. In Russian

Received 09 February 2017; Revised 20 April 2017;

Accepted 03 May 2017; Published 15 June 2017

Author info:

Vasilyeva Galina V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: galina_biology@mail.ru

УДК 582.936.2

doi: 10.17223/19988591/38/3

Т.Н. Катаева, А.С. Прокопьев

Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Сибирский ботанический сад, г. Томск, Россия

Биологические особенности представителей рода *Gentiana* (Gentianaceae) в условиях интродукции на юге Томской области

Приведены результаты исследования биологических особенностей девяти видов рода *Gentiana* L. в условиях интродукции в Сибирском ботаническом саду ТГУ. Все изученные виды отнесены к длительновегетирующим растениям с устойчивым ритмом сезонного развития. Большинству исследованных видов свойственны высокая фертильность и жизнеспособность пыльцы и высокие показатели семенной продуктивности. Скульптура поверхности семенной кожуры видоспецифична и может быть использована для диагностики видов по карпологическим признакам. Семена горечавок характеризуются затрудненным прорастанием, для повышения всхожести им необходима стратификация или обработка гибберелловой кислотой. По результатам комплексной оценки успешности интродукции изученные виды рода *Gentiana* могут быть рекомендованы для культивирования на юге Томской области.

Ключевые слова: *Gentiana*; фенология; репродуктивная биология; интродукционная оценка; Западная Сибирь.

Введение

Gentiana L. (горечавка) – один из наиболее крупных родов семейства Gentianaceae. В настоящее время род насчитывает 362 вида [1], распространенных главным образом в умеренных, арктических и альпийских местообитаниях Северного полушария, немногие виды распространены в южном полушарии [2]. Наибольшее разнообразие горечавок наблюдается в горных сообществах Центральной Азии (79 видов), где они играют заметную роль в сложении растительного покрова высокогорий [3]. Во «Флоре СССР» [2] отмечается 93 вида сборного рода *Gentiana* s.l., объем которого у разных авторов понимается неоднозначно. Современная тенденция систематики рода направлена на дробление его на более мелкие таксоны и постоянное уточнение их числа и границ. Для удобства номенклатуры мы сохраняем классическое понимание рода *Gentiana*, принятое во «Флоре СССР» [2].

Виды *Gentiana* являются ценными лекарственными растениями. Один из европейских видов этого рода – горечавка желтая (*G. lutea*) – используется в научной и народной медицине многих стран в качестве средства, возбуждающего аппетит и улучшающего пищеварение, а также обладающего желчегонным

действием [4]. Другие виды горечавок находят широкое применение в народной медицине Сибири, Тибета и Китая [5–7]. Фармакологическое исследование некоторых сибирских видов горечавок выявило их перспективность в качестве источника сырья для получения препаратов широкого терапевтического воздействия – желудочно-кишечного, противовоспалительного, ранозаживляющего, желчегонного, антигельминтного и противолихорадочного [8–10]. Они с успехом могут применяться как заменители горечавки желтой, природные запасы которой сильно истощены, а культура достаточно трудоемка [11]. Большинство видов *Gentiana* отличается высокими декоративными качествами. Среди горечавок, обитающих в высокогорьях, много реликтовых и эндемичных видов. Некоторые из них малочисленны, редки и очень ограничены в своем распространении. В связи с этим в большинстве стран горечавки взяты под защиту. Так, в Европе охраняются все горечавки альпийских высокогорий [12]. Ценнейший лекарственный вид Карпатских высокогорий – *G. lutea* – занесен в Красную книгу Украины [11], эксплуатация его природных ресурсов полностью запрещена. *G. lagodechiana* и *G. paradoxa* относятся к красивейшим дикорастущим растениям эндемичной флоры Кавказа и находятся под государственной охраной [13]. Как правило, такие виды охраняются на всей территории своего ареала. Охрана некоторых широко распространенных видов (*G. cruciata*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida* и др.) осуществляется локально, на местном уровне.

Изучение и выращивание горечавок в культуре позволяет создать генетический банк хозяйственно ценных и редких видов в связи с перспективами их практического использования и вопросами охраны.

Цель работы – изучение биологических особенностей девяти представителей рода *Gentiana* L. в культуре и оценка успешности их интродукции на юге Томской области.

Материалы и методики исследования

В Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета (СибБС ТГУ) на экспозиции лаборатории редких растений собрана коллекция представителей семейства Gentianaceae (горечавковых). В настоящее время коллекция насчитывает 15 видов: 1 вид рода *Centaurium*, 13 видов рода *Gentiana* и 1 вид рода *Swertia*. Виды рода *Gentiana* в общем числе представлены 30-ю образцами различного происхождения. Большая часть имеющихся образцов выращена из семян, полученных по дефектусному обмену с другими ботаническими садами и собранных в природе на территории Томской области, республик Алтай, Хакасия и Бурятия. Некоторые образцы привлечены путем переноса живых растений из природных популяций.

Наблюдения проведены с 2012 по 2016 г. за хорошо развитыми и проходящими полный цикл сезонного развития растениями девяти видов рода *Gentiana*: *G. acaulis*, *G. asclepiadea*, *G. cruciata*, *G. lagodechiana*, *G. macrophylla*, *G. paradoxa*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida*, *G. tibetica* (рис. 1).

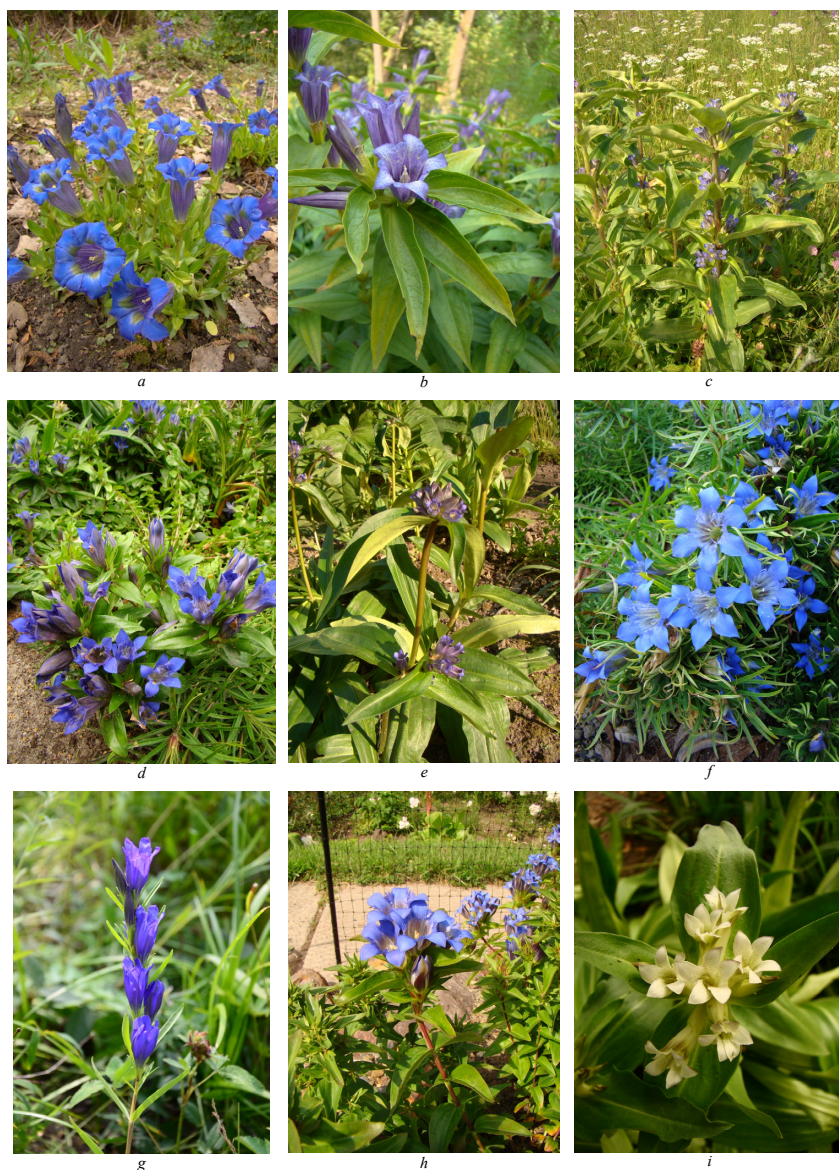


Рис. 1. Виды рода *Gentiana* в интродукции: *a* – *G. acaulis*; *b* – *G. asclepiadea*; *c* – *G. cruciata*; *d* – *G. lagodechiana*; *e* – *G. macrophylla*; *f* – *G. paradoxa*; *g* – *G. pneumonanthe*; *h* – *G. septemfida*; *i* – *G. tibetica*.

Фото Т.Н. Катаева, А.С. Прокопьев

[Fig. 1. Species of *Gentiana* genus in introduction. Photos by TN Kataeva and AS Prokopyev]

Все исследуемые виды – травянистые многолетние растения, произрастающие в естественных условиях на территории Европы, Кавказа, Сибири и Восточной Азии. Латинские названия видов рода *Gentiana* приняты по «Флоре СССР» [2].

G. acaulis L. – горечавка бесстебельная. Среднеевропейский высокогорный вид [14]. Распространен в Средней Европе (Карпаты) и Западном Средиземноморье (Пиренеи). Растет на скалах и каменистых склонах (кальцефоб) в альпийском, реже субальпийском поясах [2, 15]. В СибБС выращивается с 2010 г. Образец привлечен из Швейцарии (г. Грюнинген).

G. asclepiadea L. – горечавка ластовневая. Монтанно-субальпийский вид с европейско-малоазиатским типом ареала [16]. Распространен в горах Южной Европы, Малой Азии, в Карпатах, на Кавказе [2]. Встречается в горно-лесных и луговых формациях от низменностей до субальпийского пояса. В СибБС выращивается с 2010 г. Привлечены образцы из Германии (г. Росток) и Главного ботанического сада РАН (Россия, г. Москва).

G. cruciata L. – горечавка крестовидная. Евро-западноазиатский лугово-степной вид [17]. Область распространения охватывает Европу, Средиземноморье, Малую и Среднюю Азию, Крым, Кавказ, Западную Сибирь. Растет на суходольных и остепненных лугах, в разреженных лесах, по окраинам колков. Предпочитает участки с неглубоким залеганием карбонатных пород [15, 18]. В СибБС выращивается с 2004 г. В коллекции имеются образцы из Бельгии, Франции (г. Париж), России (г. Челябинск) и природных местообитаний Томской области.

G. lagodechiana (Kusn.) Grossh. – горечавка лагодехская. Эндемик Восточного Кавказа. Распространен в нижнем и среднем горных поясах, растет на влажных скалах [19]. В СибБС выращивается с 2010 г. Образец привлечен из Главного ботанического сада РАН (Россия, г. Москва).

G. macrophylla Pall. – горечавка крупнолистная. Североазиатский лесостепной вид [20]. Распространен в Сибири и на Дальнем Востоке. За пределами России встречается в Монголии, Северном Китае [21]. На южной границе ареала достигает Восточного Казахстана (Джунгарский Алатау) [22]. Растет на лесных, реже степных лугах, в разреженных березовых и лиственничных лесах, в горах поднимается почти до верхней границы леса. В СибБС выращивается с 2006 г. В коллекции имеются образцы из Венгрии, Шотландии и природных местообитаний Томской области, Красноярского края и Республики Алтай.

G. paradoxa Albov – горечавка особенная. Эндемик Западного Кавказа и Закавказья. Типичный мезофильный петрофит, произрастает преимущественно в составе скально-лесных комплексов и известково-каменистых участков в поясе дубовых и дубово-грабовых лесов [23]. В СибБС выращивается с 2010 г. Образцы получены из Германии (г. Мюнхен) и Швейцарии (г. Берн).

G. pneumonanthe L. – горечавка легочная, или обыкновенная. Евро-западноазиатский луговой вид [17]. Распространен на территории Европы, Средиземноморья, Кавказа, Западной и Средней Сибири (по югу). Растет на лугах, лесных полянах и опушках, в зарослях кустарников, разреженных лесах [15, 21]. В СибБС выращивается с 2011 г. Привлечены образцы из Швейцарии (г. Берн) и природных местообитаний Томской области.

G. septemfida Pall. – горечавка семираздельная. Кавказско-малоазиатско-западносибирский монтанный вид [23]. Имеет два изолированных ареала: Кавказский, включающий Кавказ, северную часть Малой Азии и северо-запад Ирана; другой – Алтайский, охватывающий горные системы юга Западной, Средней Сибири и Восточного Казахстана [15, 21]. Вторую, среднеазиатско-южносибирскую расу некоторые авторы рассматривают как отдельный вид – *Gentiana fischeri* Smirn. (горечавка Фишера) [2, 3, 24, 25]. Встречается на лесных и пойменных лугах, в горах распространена по всему вертикальному профилю – от лесного до альпийского пояса, где растет в светлых лиственных лесах, субальпийских лугах и редколесьях [3, 21]. В СибБС выращивается с 2009 г. В коллекции имеются образцы из Литвы и природных местообитаний Республики Алтай.

G. tibetica King. – горечавка тибетская. Восточноазиатский вид. Распространен в Юго-Западном Китае и Восточных Гималаях. Произрастает на открытых склонах среди кустарников на высоте 2 100–4 200 м [3]. В СибБС выращивается с 2010 г. Образец привлечен из Ботанического сада МГУ (Россия, г. Москва).

Исследуемые образцы видов рода *Gentiana* представлены в табл. 1.

При изучении ритмов сезонного развития горечавок опирались на методику фенологических наблюдений И.Н. Бейдеман [26] и И.В. Борисовой [27]. Характеристика ритмов цветения приведена в соответствии с классификацией, разработанной В.Н. Голубевым [28].

Фертильность пыльцы определяли гистохимической реакцией на краситель ацетоорсеин. Фертильная пыльца окрашивалась в карминово-красный цвет, стерильная пыльца оставалась неокрашенной [29]. Исследование прорастания пыльцевых зерен проводили по методике Д.А. Транковского [29]. Основу питательной среды составляет 1%-ный раствор агар-агара с добавлением сахарозы различной концентрации (1, 5, 10, 15, 20, 30%). Опытным путем установлено, что концентрация сахарозы 15%-ной является оптимальной для прорастания пыльцы горечавок. В качестве дополнительных компонентов среды использовались минеральные соли по методике Брюбакера–Квака в следующих концентрациях [30]: H_3BO_3 – 0,01%; $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ – 0,03%; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,02%; KNO_3 – 0,01%. Проросшей считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой превышал величину диаметра пыльцевого зерна.

Семенная продуктивность видов определялась по общепринятым методикам [31, 32]. Потенциальную (ПСП) и реальную семенную продуктивность (РСП) определяли как среднее количество семяпочек и семян на генеративный побег. Коэффициент семенификации (K_c) рассчитывали как отношение РСП к ПСП, выраженное в процентах. Процент плодоцветения (ППЦ) устанавливали как отношение числа завязавшихся плодов к числу цветков в соцветии, выраженное в процентах.

Всхожесть семян изучали в лабораторных условиях. Семена проращивали в чашках Петри при комнатной температуре, используя общепринятые

методики [32]. Опыт проводили на семенах первого года хранения. Перед проращиванием часть семян подвергали предварительной обработке гибберелловой кислотой в концентрации 100 мг/л в течение 24 ч или стратифицировали при температуре 0–4°C в течение 1–3 мес.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Исследуемые образцы видов *Gentiana*
[The studied *Gentiana* species samples]

Виды [Species]	Происхождение интродукционного материала [The origin of samples for introduction]	Год интродукции образца [Year of sample introduction]
<i>G. acaulis</i>	Швейцария, г. Грюнинген [Switzerland, Grüningen]	2010
<i>G. asclepiadea</i>	г. Москва, Главный ботанический сад РАН [Moscow, Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences]	2010
<i>G. cruciata</i>	Томская область, окр. с. Батурино [Tomsk region, Baturino village]	2013
<i>G. lagodechiana</i>	г. Москва, Главный ботанический сад РАН [Moscow, Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences]	2010
<i>G. macrophylla</i>	Томская область, окр. с. Коларово [Tomsk region, Kolarovo village]	2012
<i>G. paradoxa</i>	Германия, г. Мюнхен [Germany, Munich]	2010
<i>G. pneumonanthe</i>	Томская область, окр. с. Аникино [Tomsk region, Anikino village]	2013
<i>G. septemfida</i>	Республика Алтай, Шебалинский р-н, Семинский перевал [Altai Republic, Shebalinsky District, Seminsky Mountain Pass]	2012
<i>G. tibetica</i>	г. Москва, Ботанический сад МГУ [Moscow, Botanical Garden of Moscow State University]	2010

Морфология семян описана, опираясь на работы З.Т. Артюшенко [33] и Т.А. Федотовой [34]. При описании скульптуры поверхности семенной кожуры использовали классификацию и терминологию, предложенную в работах W. Barthlott [35] и Т.И. Кравцовой [36].

Учитывали следующие признаки: форма клеток экзотесты, характер структуры антиклинальных стенок (толщина, извилистость) и рельеф наружных и внутренних периклинальных стенок. Морфологические признаки семян (размер, форма, окраска) изучали с помощью стереоскопического микроскопа (МСП-1, Ломо, Россия) при увеличении $\times 30$ и $\times 40$. Исследования скульптуры поверхности семенной кожуры проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа (Philips SEM 515, Нидерланды) при увеличении от $\times 30$ до $\times 600$. Массу 1 000 шт. семян определяли на электронных весах (DX-200, A and D, Япония) с ценой деления 0,001 г.

За основу при оценке перспективности выращивания видов *Gentiana* в культуре нами использована шкала интродукционной устойчивости, разработанная Н.В. Трулевиц [37] с некоторыми нашими дополнениями.

Статистическая обработка результатов исследования выполнена в программе Ms Office Excel. Данные представлены в виде средней арифметической и ошибки средней ($M \pm m$).

Результаты исследования и обсуждение

Сезонный ритм развития. Нормальное прохождение растением в условиях интродукции всего жизненного цикла вплоть до созревания семян – показатель успешности его адаптации к новым условиям [38]. Наблюдения сезонного ритма развития показали, что изученные виды рода *Gentiana* – длительновегетирующие растения. В условиях интродукции на юге Томской области вегетация горечавок начинается сразу после схода снежного покрова в первой половине апреля и продолжается до наступления постоянных осенних заморозков (вторая половина октября). Продолжительность полного вегетационного периода горечавок составляет 162–182 дня. Сроки наступления основных фенофаз приведены в табл. 2.

По срокам цветения изученные виды относятся к следующим группам: средневесенне-раннелетнего (*G. acaulis*), среднелетнего (*G. cruciata*, *G. macrophylla*), средне-позднелетнего (*G. septemfida*, *G. tibetica*), среднелетне-раннеосеннего (*G. asclepiadea*, *G. pneumonanthe*) и позднелетне-позднеосеннего (*G. lagodechiana*, *G. paradoxa*) циклов цветения. Общая длительность цветения в зависимости от вида, составляет от 12 до 57 дней. Продолжительным цветением (50–57 дней) отличаются *G. paradoxa*, *G. lagodechiana* и *G. septemfida*. Наименее короткий период цветения имеет *G. acaulis* – около 12 дней (см. табл. 2).

Период от образования плодов до созревания семян длится в среднем от 30 до 70 дней. Длительный период плодоношения (50–70 дней) имеют *G. tibetica*, *G. lagodechiana*, *G. cruciata* и *G. acaulis*. Семена *G. pneumonanthe* и *G. septemfida* вызревают в течение одного месяца. У *G. paradoxa* из-за позднего цветения большая часть плодов не успевает завязаться до окончания срока вегетации, поэтому фаза массового созревания семян не выражена.

Опыт многолетних фенологических наблюдений показал, что все изученные виды горечавок (за исключением *G. paradoxa*) в условиях юга Томской области ежегодно проходят полный цикл сезонного развития. Плодоношение *G. paradoxa* носит нерегулярный характер, созревание семян наблюдается не каждый год и не имеет массового характера.

Фертильность и жизнеспособность пыльцы. Фертильность и жизнеспособность пыльцы является важным показателем результативности опыления. От качества зрелой пыльцы зависит стабильное получение качественных семян интродуцированных растений [39]. Кроме того, развитие пыльцевых зерен рассматривается как функционально-адаптивный процесс,

обеспечивающий надежность воспроизводства особи и популяции в целом. Нарушение этого процесса в ответ на воздействие неблагоприятных внешних факторов среды может быть использовано для оценки экологической пластичности и толерантности репродуктивных механизмов вида [40].

Установлено, что фертильность пыльцы исследованных видов высокая и составляет от 77,6% (*G. macrophylla*) до 98,1% (*G. pneumonanthe*). Анализ жизнеспособности показал, что для пыльцы большинства видов также характерна высокая способность к прорастанию (83,6–97,7%), за исключением пыльцы *G. macrophylla* (51,7%) и *G. tibetica* (57,7%), имеющих средние значения этих показателей (табл. 3). Рост пылевых трубок отмечался нами в конце первого часа после посева пыльцы. Таким образом, высокие биологические характеристики пыльцы свидетельствуют о хорошей адаптации мужской генеративной сферы представителей рода *Gentiana* к условиям интродукции.

Семенная продуктивность. Основные показатели семенной продуктивности исследуемых видов позволяют судить как об успешности опыления растений, так и о перспективах их воспроизводства в культуре.

Наибольшие значения ПСП отмечены для *G. cruciata* (8 390,4 семечек на побег), *G. macrophylla* (7 430,8), *G. pneumonanthe* (7 258,0) и *G. asclepiadea* (6 046,0). Самая низкая ПСП у *G. acaulis* (114,3) и *G. paradoxa* (528,8), что обусловлено минимальным количеством цветков в соцветии (один цветок на побег) (см. табл. 3).

В той же последовательности складывается картина по РСП. Максимальные значения РСП выявлены у *G. cruciata* (6 353,6 семян на побег), *G. pneumonanthe* (6 098,4) и *G. macrophylla* (6 076,2), минимальные – у *G. paradoxa* (48,5) и *G. acaulis* (16,6). Невысокие значения РСП *G. paradoxa* связаны с низким процентом завязываемости плодов (8,3%), которые не успевают сформироваться из-за позднего и растянутого периода цветения и плодоношения. Растения уходят под снег в цветущем состоянии. У *G. acaulis* при относительно высоком ППЦ (60%) в плоде формируется немного семян (см. табл. 3). Значительная разница между РСП и ПСП этих двух видов определяет низкие значения K_c (9,2 и 14,5% соответственно).

В целом большинству исследованных видов рода *Gentiana* в условиях культуры свойственна высокая семенная продуктивность. Значительная результативность опыления, обеспечивающая завязывание плодов более чем у 90% цветков, и высокие значения коэффициента семенификации (от 70,5% у *G. tibetica* до 84,0% у *G. pneumonanthe*) свидетельствуют о способности исследованных видов продуцировать достаточное количество полноценных семян.

Морфология и всхожесть семян. Семена изученных видов *Gentiana* многочисленны, мелкие, длиной от 1,20 до 1,76 мм, шириной от 0,44 до 1,39 мм. Средняя масса 1 000 шт. семян варьирует в пределах от 0,043 до 0,467 г. Самые легкие семена у *Gentiana pneumonanthe*, самые тяжелые – у *Gentiana acaulis* (см. табл. 4).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Сезонный ритм развития видов *Gentiana* в условиях интродукции в СибБС
 [Seasonal development rhythm of *Gentiana* species when introduced in the Siberian Botanical Garden]

Виды [Species]	Начало вегетации [Start of vegetation]	Начало бутонизации [Start of budding]	Начало цветения [Start of flowering]	Конец цветения [End of flowering]	Начало пло- доношения [Start of fruiting]	Массовое созревание семян [Full seed maturation]	Конец вегетации [End of vegetation]	Длитель- ность перио- да цветения, дни [Duration of flowering, days]	Длитель- ность перио- да вегетации, дни [Duration of vegetation, days]
<i>G. acaulis</i>	06.IV–22.IV 13.IV	15.IV–30.IV 25.IV	13.V–29.V 21.V	25.V–09.VI 02.VI	30.V–11.VI 05.VI	16.VII–03.VIII 25.VII	14.X–23.X 15.X	12,5	182,1
<i>G. asclepiadea</i>	06.IV–23.IV 16.IV	13.VI–06.VII 27.VI	23.VII–12.VIII 4.VIII	07.IX–18.IX 13.IX	03.VIII–22.VIII 13.VIII	31.VIII–30.IX 16.IX	30.IX–23.X 11.X	46,3	178,3
<i>G. cruciata</i>	24.IV–05.V 27.IV	26.VI–03.VII 29.VI	3.VII–10.VII 07.VII	24.VII–30.VII 27.VII	12.VII–18.VII 15.VII	31.VIII–12.IX 06.IX	07.X–14.X 11.X	16,8	180,3
<i>G. lagodechiana</i>	11.IV–23.IV 18.IV	30.VI–19.VII 10.VII	25.VII–19.VIII 06.VIII	18.IX–07.X 28.IX	04.VIII–22.VIII 13.VIII	02.X–14.X 08.X	07.X–23.X 19.X	54,7	172,3
<i>G. macrophylla</i>	20.IV–8.V 27.IV	20.VI–01.VII 26.VI	29.VI–03.VII 01.VII	18.VII–27.VII 22.VII	02.VII–24.VII 13.VII	18.VIII–03.IX 26.VIII	30.IX–10.X 07.X	22,5	162,3
<i>G. paradoxa</i>	10.IV–23.IV 16.IV	24.VII–01.VIII 29.VII	31.VII–03.IX 18.VIII	14.X–23.X 19.X	25.VIII–09.IX 02.IX	–	14.X–23.X 19.X	57,0	178,0
<i>G. pneumo- nanthe</i>	13.IV–23.IV 18.IV	22.VI–28.VII 09.VII	21.VII–10.VIII 01.VIII	25.VIII–22.IX 08.IX	03.VIII–28.VIII 17.VIII	03.IX–30.IX 17.IX	07.X–23.X 15.X	33,5	169,0
<i>G. septemfida</i>	07.IV–22.IV 15.IV	20.VI–10.VII 30.VI	30.VI–24.VII 11.VII	09.VIII–28.VIII 18.VIII	12.VII–01.VIII 23.VII	14.VIII–28.VIII 22.VIII	07.X–14.X 11.X	50,0	172,7
<i>G. tibetica</i>	24.IV–05.V 30.IV	02.VI–17.VII 07.VII	17.VII–28.VII 21.VII	01.VIII–22.VIII 09.VIII	24.VII–03.VIII 29.VII	27.IX–14.X 04.X	07.X–23.X 15.X	20,0	168,5

Примечание. В числителе показаны пределы, в знаменателе – среднее значение; «–» – фаенофаза не выражена.

[Note. The numerator shows limits; the denominator - mean value; «–» this phase of development is not expressed].

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Репродуктивные характеристики видов *Gentiana*
[Reproductive features of *Gentiana* species]

Виды [Species]	Фертиль- ность пыльцы, % [Pollen fertility, %]	Жизнеспособ- ность пыльцы, % [Pollen viability, %]	Кол-во цветков / погреб [Number of flowers per shoot]	Кол-во плодов / погреб [Number of fruits per shoot]	ППЦ, % [PFF, %]	Число семяпочек в завязи [Number of ovules in the ovary]	Число семян в плоде [Number of seeds per fruit]	ПСП / погреб [PSP per shoot]	РСП / погреб [RSP per shoot]	K _с , % [CSP, %]
<i>G. acaulis</i>	–	–	1,0	0,6	60,0	114,3±22,1	27,7±5,2	114,3	16,6	14,5
<i>G. asclepiadea</i>	91,6	83,6	20,4±1,4	20,0±1,4	98,0	296,4±17,3	220,6±19,3	6046,6	4412,0	73,0
<i>G. cruciata</i>	96,5	88,0	22,8±1,4	22,0±1,6	96,5	368,0±43,3	288,8±36,0	8390,4	6353,6	75,7
<i>G. lagodechiana</i>	96,8	83,7	7,3±0,3	7,1±0,3	97,3	384,3±36,4	281,5±53,5	2805,4	1998,7	71,2
<i>G. macrophylla</i>	77,6	51,7	26,0±3,1	25,6±3,2	98,5	285,8±22,8	233,7±22,2	7430,8	6076,2	81,8
<i>G. paradoxa</i>	96,8	97,7	1,0	0,1	8,3	528,8±50,2	485,0±32,0	528,8	48,5	9,2
<i>G. pneumonanthe</i>	98,1	85,1	10,3±0,6	9,7±0,6	94,2	725,8±73,5	677,6±64,2	7258,0	6098,4	84,0
<i>G. septemfida</i>	96,8	96,0	4,5±0,3	4,1±0,4	91,1	439,6±31,1	382,6±32,1	1978,2	1568,7	79,3
<i>G. tibetica</i>	95,8	57,7	8,9±0,4	8,6±0,5	96,6	297,4±9,9	217,0±24,0	2646,9	1866,2	70,5

Примечание. ППЦ – процент плодотворения; ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность; K_с – коэффициент семенификации; «–» – данные отсутствуют. Средняя арифметическая ± ошибка средней арифметической (M ± m).

[Note. PFF - Percentage of Flowering and Fruiting; PSP - Potential Seed Productivity; RSP - Real Seed Productivity; CSP - Coefficient of Seed Productivity; «–» data not available. Arithmetic mean ± Error of the mean (M ± m)].

Форма семян варьирует от округлой до продолговато-веретеновидной, но для большинства изученных видов характерна продолговатая форма семян (*G. acaulis*, *G. cruciata*, *G. septemfida* и др.). У *G. asclepiadea* семена округлые и уплощенные за счет окружающего семя крыловидного выроста, прерывающегося только в области рубчика. По окраске семена имеют разные оттенки коричневого цвета – от светло-желто-коричневого до коричневого. Семенной рубчик хорошо выражен, округлый, заглубленный, расположен на кончике семени. Поверхность семенной кожуры хорошо скульптурирована. В зависимости от формы клеток экзотесты и характера антиклинальных стенок выделено 3 типа первичной скульптуры поверхности семян: сетчатая, удлиненно-сетчатая и сетчато-струйчатая (табл. 4, рис. 2). У большинства исследованных видов выражена вторичная скульптура, определяющаяся рельефом поверхности клеток экзотесты, который может быть бугорчатым, поперечно-ребристым и мелкосетчатым [41].

Ниже приводим морфологические характеристики семян.

G. acaulis. Семена продолговато-овальные, светло-коричневые, с искривленными жилками, 1,59 (1,40–1,83) мм длиной, 0,85 (0,75–0,93) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,467 г. В поперечном сечении округлые, глубокобороздчатые. Скульптура поверхности сетчато-струйчатая; ячейки удлинённые, антиклинальные стенки приподнятые, утолщенные, слабоизвилистые. Вторичная скульптура поверхности семенной кожуры не выражена (см. рис. 2, а).

G. asclepiadea. Семена округлые, уплощенные, светло-желто-коричневые, крылатые, 1,76 (1,50–2,13) мм длиной, 1,39 (1,00–1,75) мм шириной, 0,42 мм толщиной. Семя без крыльев яйцевидное, 1,25 (1,03–1,58) мм длиной, 0,70 (0,45–1,45) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,143 г. Крылья шириной 0,34 мм располагаются вдоль всей окружности семени, прерываясь только в области рубчика. Скульптура поверхности сетчатая; ячейки большие в зависимости от их положения на семени разной формы: на теле семени – удлинённые, ячейки крыла – изодиаметрические пятиугольные. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные стенки тонкие, вогнутые, иногда с округлым отверстием в центре, которое формируется в результате ее частичного разрушения. Внутренние периклинальные стенки имеют мелкосетчатую скульптуру (рис. 2, б).

G. cruciata. Семена продолговато-овальные, коричневые, 1,20 (1,03–1,40) мм длиной, 0,53 (0,48–0,58) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,193 г. Скульптура поверхности сетчато-струйчатая; ячейки удлинённые, узкие. Антиклинальные стенки приподнятые, утолщенные, с прямыми краями. Вторичная скульптура не выражена (см. рис. 2, в).

G. lagodechiana. Семена продолговато-удлинённые, светло-коричневые, 1,47 (1,30–1,73) мм длиной, 0,47 (0,40–0,50) мм шириной, на верхушке оттянутые. Вес 1 000 шт. семян – 0,105 г. Скульптура поверхности удлинённо-сетчатая; ячейки удлинённые, пяти- или шестиугольные. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Характеристика семян исследуемых видов *Gentiana*
[Seed features of the studied *Gentiana* species]

Виды [Species]	Размеры семян [Seed size]		Масса 1 000 семян, г [Mass of 1 000 seeds, g]	Форма [Seed shape]	Окраска [Color]	Скульптура поверхности [Seed surface sculpture]
	Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]				
<i>G. acaulis</i>	1,59±0,02	0,85±0,01	0,467±0,014	Продолговато- овальная [Oblong oval]	Светло-коричневая [Light brown]	Сетчато-струйчатая [Reticulate striated]
<i>G. asclepiadea</i>	1,76±0,03	1,39±0,04	0,143±0,004	Округлая [Round]	Светло-желто- коричневая [Light yellow brown]	Сетчатая [Reticulate]
<i>G. cruciata</i>	1,20±0,02	0,53±0,01	0,193±0,008	Продолговато- овальная [Oblong oval]	Коричневая [Brown]	Сетчато-струйчатая [Reticulate striated]
<i>G. lagodechiana</i>	1,47±0,02	0,47±0,01	0,105±0,007	Продолговато- удлиненная [Oblong elongated]	Светло-коричневая [Light brown]	Удлиненно-сетчатая [Elongated reticulate]
<i>G. macrophylla</i>	1,33±0,01	0,63±0,01	0,257±0,008	Продолговато- овальная [Oblong oval]	Коричневая [Brown]	Сетчато-струйчатая [Reticulate striated]
<i>G. paradoxa</i>	1,61±0,03	0,70±0,01	0,283±0,006	Продолговато- яйцевидная [Oblong ovoid]	Коричневая [Brown]	Сетчатая [Reticulate]
<i>G. pneumonanthe</i>	1,39±0,03	0,44±0,01	0,043±0,002	Продолговато- веретеновидная [Oblong fusiform]	Коричневая [Brown]	Сетчатая [Reticulate]
<i>G. septemfida</i>	1,48±0,02	0,51±0,01	0,147±0,006	Продолговатая [Oblong]	Светло-коричневая [Light brown]	Удлиненно-сетчатая [Elongated reticulate]
<i>G. tibetica</i>	1,44±0,03	0,67±0,04	0,400±0,010	Овальная [Oval]	Коричневая [Brown]	Сетчато-струйчатая [Reticulate striated]

Примечание. Средняя арифметическая ± ошибка средней арифметической ($M \pm m$).

[Note. Arithmetic mean ± Error of the mean ($M \pm m$)].

стенки тонкие, частично разрушающиеся. Поверхность ячеек мелкосетчатая (рис. 2, d).

G. macrophylla. Семена продолговато-овальные или продолговато-яйцевидные, коричневые, 1,33 (1,18–1,43) мм длиной, 0,63 (0,55–0,75) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,257 г. Скульптура поверхности сетчато-струйчатая; ячейки удлинённые, узкие, антиклинальные стенки приподнятые, утолщённые, с прямыми краями. Вторичная скульптура не выражена (см. рис. 2, e).

G. paradoxa. Семена продолговато-яйцевидные, слегка серповидно-изогнутые, коричневые, 1,61 (1,30–1,75) мм длиной, 0,70 (0,55–0,75) мм шириной, на верхушке заостренные. Вес 1 000 шт. семян – 0,283 г. Скульптура поверхности сетчатая; ячейки удлинённо-ромбические. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные стенки тонкие, частично разрушенные. Поверхность ячеек мелкосетчатая (см. рис. 2, f).

G. pneumonanthe. Семена продолговато-веретеновидные, коричневые, 1,39 (1,13–1,60) мм длиной, 0,44 (0,38–0,50) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,043 г. Скульптура поверхности сетчатая; ячейки большие, изодиаметрически многоугольные или слегка продолговатые. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные стенки тонкие, вогнутые, частично разрушенные. Поверхность ячеек мелкосетчатая (см. рис. 2, g).

G. septemfida. Семена продолговатые, слегка серповидно-изогнутые, светло-коричневые, 1,48 (1,25–1,73) мм длиной и 0,51 (0,43–0,70) мм шириной, на верхушке тупо заостренные. Вес 1 000 шт. семян – 0,147 г. Скульптура поверхности удлинённо-сетчатая; ячейки удлинённые, многоугольные. Антиклинальные стенки приподнятые, тонкие, с прямыми краями. Внешние периклинальные стенки тонкие, частично разрушенные. Поверхность ячеек мелкосетчатая (рис. 2, h).

G. tibetica. Семена овальные, коричневые, 1,44 (1,08–1,73) мм длиной и 0,67 (0,53–0,80) мм шириной. Вес 1 000 шт. семян – 0,400 г. Скульптура поверхности сетчато-струйчатая; ячейки удлинённые, узкие. Антиклинальные стенки приподнятые, утолщённые, извилистые. Вторичная скульптура не выражена (см. рис. 2, i).

Семена видов *Gentiana* характеризуются затрудненным прорастанием. Из литературы известно, что после созревания и диссеминации семена горечавок находятся в состоянии эндогенного покоя, который обусловлен недоразвитым, слабо дифференцированным зародышем [42, 43]. Чтобы вывести их из состояния покоя, широко используется метод воздействия холодной стратификации, при котором семена помещают во влажную среду и выдерживают в течение нескольких недель при низкой положительной температуре 0–4°C. При этих условиях они проходят дозревание и после перенесения в условия более высоких температур – прорастают [44]. Также прорастание покоящихся семян можно стимулировать, замачивая их в растворе гиббереллина [45].

Наши исследования согласуются с литературными данными. Установлено, что свежесобранные семена горечавок не прорастают совсем или прорастают, но дают невысокий процент всходов. Так, у *G. asclepiadea* и *G. lagodechiana* проростало около 30% семян. Семена *G. pneumonanthe*, *G. septemfida* и *G. paradoxa* имели единичные всходы. *G. acaulis*, *G. cruciata* и *G. macrophylla* характеризуются полным отсутствием прорастания. Исключение составила *G. tibetica*, свежесобранные семена которой имели всхожесть 70%.

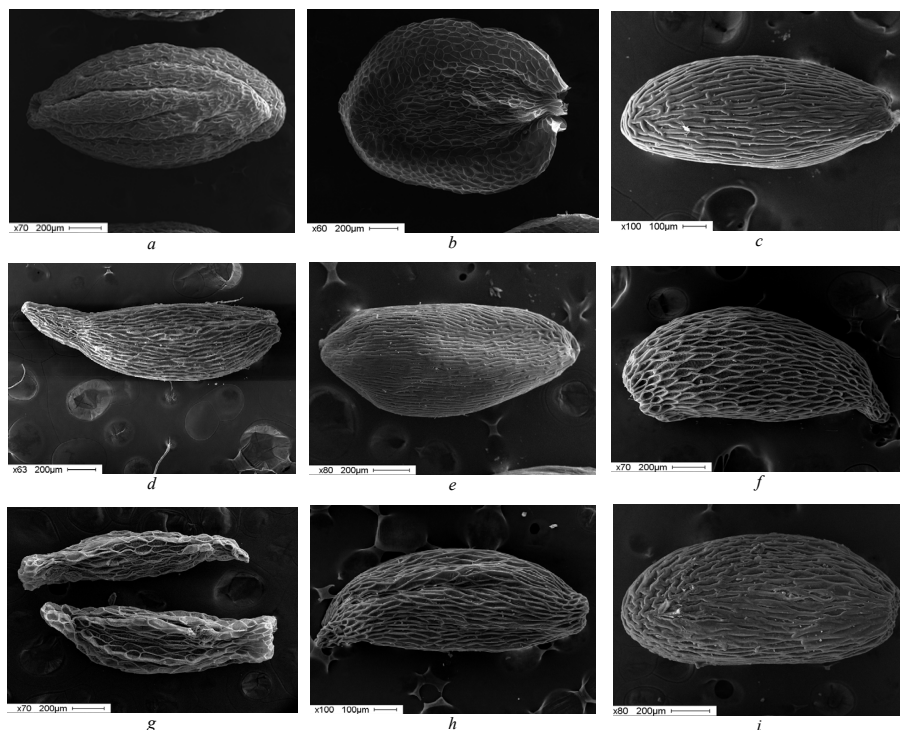


Рис. 2. Форма и скульптура поверхности семян *Gentiana*: а – *G. acaulis*; б – *G. asclepiadea*; в – *G. cruciata*; д – *G. lagodechiana*; е – *G. macrophylla*; ф – *G. paradoxa*; г – *G. pneumonanthe*; h – *G. septemfida*; и – *G. tibetica*. Фото А.А. Акинина
[Fig. 2. Shape and surface sculpture of *Gentiana* seeds. Photos by AA Akinina]

Для некоторых видов прорастание может стимулировать сухое хранение в течение нескольких месяцев. При этом всхожесть семян у *G. pneumonanthe* составила уже 38,0%, *G. macrophylla* – 40,0%, а семена *G. lagodechiana* и *G. tibetica* после 6 месяцев сухого хранения продемонстрировали высокую всхожесть (80,0 и 98,5% соответственно).

Опыт проращивания семян горечавок в разных условиях показал, что многим видам перед посевом требуется дополнительная обработка – холодная стратификация или замачивание семян в растворе гибберелловой кисло-

ты. Стратификация в течение 1 месяца в 2–2,5 раза увеличивает лабораторную всхожесть семян для *G. asclepiadea* (59,0%) и *G. macrophylla* (96,5%) и значительно стимулирует прорастание семян у *G. cruciata* (88,0%), *G. paradoxa* (92,0%) и *G. septemfida* (87,0%). Процент проросших семян у *G. pneumonanthe* после выдерживания при низких положительных температурах увеличивается в 1,5 раза и составляет 60,5%. В то же время семена *G. acaulis* для успешного прорастания нуждаются в более длительной холодной стратификации (не менее 3 месяцев), после которой проросло более 60% семян. Обработка семян горечавок раствором гибберелловой кислоты также эффективно стимулирует их прорастание. При этом количество проросших семян, по сравнению со стратификацией, возросло у *G. septemfida* до 99,5%, *G. cruciata* – 100%, *G. macrophylla* – 100%, *G. pneumonanthe* – 97,5%, и только для *G. asclepiadea* и *G. paradoxa* этот показатель несколько снизился. В подавляющем большинстве замачивание семян горечавок в растворе гибберелловой кислоты может полностью заменить действие пониженных температур, а в случае с *G. pneumonanthe* служит наиболее эффективным способом стимуляции их прорастания (табл. 5).

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Лабораторная всхожесть семян видов *Gentiana*
[Laboratory germination of *Gentiana* seeds]

Виды [Species]	Всхожесть семян при разных условиях проращивания, % [Seed germination under different conditions, %]			
	Свежесобран- ные семена [Fresh seeds]	После 6 месяцев сухого хранения [After dry storage during 6 months]	Стратификация [Stratification]	Обработка гибберелловой кислотой [Treatment with gibberellic acid]
<i>G. acaulis</i>	0	0	64,0	–
<i>G. asclepiadea</i>	31,5	24,0	59,0	51,0
<i>G. cruciata</i>	0	0	88,0	100
<i>G. lagodechiana</i>	33,0	80,0	100	92,7
<i>G. macrophylla</i>	0	40,0	96,5	100
<i>G. paradoxa</i>	4,0	0	92,0	66,0
<i>G. pneumonanthe</i>	3,0	38,0	60,5	97,5
<i>G. septemfida</i>	1,0	0	87,0	99,5
<i>G. tibetica</i>	70,0	98,5	–	–

Примечание. «—» – данные отсутствуют.

[Note. «—» data not available].

Как видно из наших исследований, процесс дозревания семян у некоторых видов горечавок (*G. lagodechiana* и *G. tibetica*) может происходить в процессе их сухого хранения. Остальным видам для стимуляции прорастания или увеличения всхожести семян требуется предпосевная обработка.

Интродукционная оценка. При интродукционной оценке исследуемых видов учитывались такие биологические показатели, как сохранение характерной жизненной формы, регулярность прохождения основных фенологи-

ческих фаз развития, способность к размножению, зимостойкость, повреждаемость болезнями и вредителями.

Все изученные виды рода *Gentiana* обладают высокой зимостойкостью. За период наблюдений выпад после перезимовки не наблюдался. Растения сохраняют присущий им габитус и имеют регулярный ритм сезонного развития. Размножение горечавок в культуре осуществляется преимущественно семенным способом. Большинство из них характеризуются высокими показателями семенной продуктивности и всхожести семян. Ограниченное семенование отмечено для *G. acaulis* и *G. paradoxa*. Все горечавки, за исключением *G. acaulis*, способны в культуре давать самосев. Способность к вегетативному размножению менее выражена. Для большинства видов вегетативное размножение становится возможным только во взрослом генеративном состоянии путем искусственного деления особи. Лишь у *G. acaulis* хорошо проявляется способность к разрастанию особи за счет образования новых розеток, что обеспечивает ее эффективное вегетативное размножение делением куртины.

Виды горечавок мало повреждаются вредителями и болезнями. В отдельные годы отмечались повреждения листьев растений грибными заболеваниями (*G. macrophylla*, *G. tibetica*) и подгрызание плодов насекомыми-вредителями.

По результатам комплексной оценки успешности интродукции изученные виды рода *Gentiana* отнесены к устойчивым (*G. acaulis*, *G. asclepiadea*, *G. lagodechiana*, *G. paradoxa*, *G. pneumonanthe*) и высокоустойчивым (*G. cruciata*, *G. macrophylla*, *G. septemfida*, *G. tibetica*) растениям и могут быть рекомендованы для культивирования на юге Томской области.

Заключение

Изученные виды рода *Gentiana* по срокам цветения отнесены к пяти группам: средневесенне-раннелетнего, среднелетнего, средне-позднелетнего, среднелетне-раннеосеннего и позднелетне-позднеосеннего циклов цветения. Пыльца большинства из них высокофертильна и характеризуется высокой способностью к прорастанию, что свидетельствует о хорошей адаптации мужской генеративной сферы к условиям интродукции. Горечавкам свойственны высокие показатели плодообразования и коэффициента семенификации, за исключением *G. acaulis* и *G. paradoxa*. Семена изученных видов мелкие, различаются по массе, форме, окраске и скульптуре поверхности. Семена характеризуются затрудненным прорастанием, которое обусловлено эндогенным покоем. Для прорастания и повышения всхожести им необходима холодная стратификация или обработка гибберелловой кислотой. Комплексная оценка успешности интродукции показала, что виды *Gentiana* зимостойки, в большинстве имеют устойчивый ритм сезонного развития, регулярно цветут, плодоносят и мало повреждаются вредителями и болезнями. Основным способом воспроизводства горечавок в культуре является семенное размножение. Все исследованные виды отнесены к

устойчивым и высокоустойчивым растениям и могут быть рекомендованы для культивирования в условиях юга Томской области.

Литература

1. Ho T.N., Liu S.W. A worldwide Monograph of *Gentiana*. Beijing : Science Press, 2001. 694 p.
2. Гроссгейм А.А. Горечавка – *Gentiana* L. // Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина, Е.Г. Боброва. М. ; Л. : АН СССР, 1952. Т. 18. С. 538–640.
3. Растения Центральной Азии: по материалам Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. СПб. : Изд-во СПХФА, 2002. Вып. 13 : Свинчатковые–горечавковые–ластовневые / сост. В.И. Губов. 132 с.
4. Атлас лекарственных растений СССР / гл. ред. Н.В. Цицин. М. : Гос. изд-во мед. лит., 1962. 434 с.
5. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции / отв. ред. К.А. Соболевская. Новосибирск : Наука, 1972. 380 с.
6. Вэйсинь У. Энциклопедия китайской медицины: Целительная сила природы. СПб. : Нева, 2004. 448 с.
7. Monographs on the Use of Traditional Medicine in Primary Health Care. Thimphu, Bhutan : National Institute of Traditional Medicine, 2012. 127 p.
8. Галинская В.Д. Содержание флавоноидов в некоторых сибирских видах горечавковых (род *Gentiana* L. и *Swertia obtusa* Ledeb.) // Растительные ресурсы Сибири и их использование / отв. ред. И.М. Красноборов. Новосибирск : Наука, 1978. С. 50–56.
9. Мунхжаргал Н., Зибарева Л.Н., Эбель А.Л., Ляшевская Н.В., Шульц Э.Э., Унжакова М.Н., Тенгерекова Г.Г., Кузнецова О.В., Слободчакова Е.К. Виды семейства *Gentianaceae* – перспективные источники экистероидов, ксантонов и иридоидов // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов : материалы Междунар. конф. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2008. Ч. 2. С. 101–104.
10. Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. СПб. ; М. : Тов. науч. изд. КМК, 2011. Т. 4: Семейство *Caprifoliaceae* – *Lobeliaceae* / отв. ред. А.Л. Буданцев. 630 с.
11. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха. Київ : Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.
12. Hegi G. Alpenflora. Die wichtigeren Alpenpflanzen Bayerns, Osterreichs und der Schweiz. Berlin und Hamburg : P. Parey, 1977. 196 p.
13. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Л.В. Бардунов, В.С. Новиков. М. : Тов. науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
14. Чопик В.И. Редкие и исчезающие растения и животные Украины. Киев : Наукова думка, 1988. 256 с.
15. Цвелев Н.Н. Род Горечавка – *Gentiana* L. // Флора Европейской части СССР. Л. : Наука, 1978. Т. 3. С. 57–74.
16. Ефремова О.О., Павлюк Г.М., Мелешко І.Г. Інтродукція деяких видів з родини *Gentiana* в умовах Львова // Науковий вісник НЛТУ України : збірник науково-технічних праць. Львів : НЛТУ України, 2006. Вип. 16.4. С. 212–217.
17. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. 512 с.
18. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. М. : Тов. науч. изд. КМК, Ин-т технологических исследований, 2004. Т. 3. 520 с.
19. Гроссгейм А.А. *Gentiana* L. – Горечавка // Флора Кавказа. Л. : Наука, 1967. Т. 7. С. 206–215.
20. Стрельникова Т.О. Флора Башчелакского хребта. Новосибирск : Гео, 2010. 225 с.

21. Зуев В.В. Семейство Gentianaceae – Горечавковые // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1997. Т. 11. С. 56–85.
22. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Изд-во Наука, Ленингр. отд., 1973. 356 с.
23. Сиротюк Э.А. Горечавковые Западного Кавказа (особенности биологии и охраны) : дис. ... д-ра биол. наук. Майкоп, 2007. 353 с.
24. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : СО АН СССР, 1960. 450 с.
25. Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово : Ирбис, 2012. 568 с.
26. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск : Наука, 1974. 156 с.
27. Борисова И.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1965. Вып. 17: Биология и экология растений целинных районов Казахстана. С. 64–99.
28. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М. : Наука, 1965. 288 с.
29. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. : Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
30. Brewbaker James L. and Kwack Beyoung H. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, № 9. PP. 859–865.
31. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
32. Методические указания по семеноведению интродуцентов / под ред. акад. Н.В. Цинина. М. : Наука, 1980. 64 с.
33. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л. : Наука, 1990. 204 с.
34. Федотова Т.А. Семейство Gentianaceae // Сравнительная анатомия семян. СПб. : Наука, 2010. Т. 7: Двудольные. Lamiidae, Asteridae. С. 53–75.
35. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nordic Journal of Botany. 1981. Vol. 1. PP. 345–354.
36. Кравцова Т.И. Сравнительная карпология семейства Urticaceae Juss. М. : Тов. науч. изд. КМК, 2009. 400 с.
37. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М. : Наука, 1991. 216 с.
38. Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М. : Наука, 1985. 205 с.
39. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М. : Наука, 1981. 96 с.
40. Круглова Н.Н. Качественная оценка пыльцевых зерен в зрелых пыльниках ежеи сборной *Dactylis glomerata* L. // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. 2009. Вып. 8, № 1. С. 234–240.
41. Kataeva T.N., Prokopyev A.S., Akinina A.A., Chernova O.D. Seed Morphology of Some Species in the Family Gentianaceae // Biosciences Biotechnology Research Asia. 2015. Vol. 12, № 3. PP. 2287–2293. doi: <http://dx.doi.org/10.13005/bbra/1902>
42. Буч Т.Г., Крысь З.-О.П. К биологии прорастания семян горечавки желтой // Бюллетень Главного ботанического сада. 1975. Вып. 96. С. 52–55.
43. Израильсон В.Ф. Особенности строения и прорастания семян сибирских видов рода *Gentiana* L. // Вопросы теории и практики семеноведения при интродукции : тез. докл. V Всесоюз. совещ. Минск, 1977. С. 151–152.

44. Крокер В., Бартон Л. Физиология семян. М. : Изд-во иностр. лит., 1955. 400 с.
45. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. : Наука, 1985. 348 с.

Поступила в редакцию 27.10.2016 г.; повторно 14.03.2017 г.;
принята 26.04.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.

Авторский коллектив:

Катаева Татьяна Николаевна – инженер лаборатории редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: gentianka@mail.ru

Прокопьев Алексей Сергеевич – доцент, канд. биол. наук, зав. лабораторией редких растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: rareplants@list.ru

Kataeva TN, Prokopyev AS. Biological features of the genus *Gentiana* (Gentianaceae) representatives when introduced in the south of Tomsk region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:45-67. doi: 10.17223/19988591/38/3 In Russian, English summary

Tatyana N. Kataeva, Alexey S. Prokopyev

Tomsk State University, Siberian Botanical Garden, Tomsk, Russian Federation

**Biological features of the genus *Gentiana* (Gentianaceae)
representatives when introduced in the south of Tomsk region**

Species of the genus *Gentiana* are valuable medicinal and ornamental plants. Some of them are relics and endemics with a conservation status. Studying and growing *Gentiana* species in culture makes it possible to create a genetic bank of commercially valuable and rare species for their conservation and potential practical use. The aim of our work was to research biological characteristics of *Gentiana* L. species representatives in culture and to evaluate the success of their introduction in the south of Tomsk region.

Currently, the collection of Siberian Botanical Garden of Tomsk State University counts up to 15 *Gentiana* species and is represented by 30 samples of different origin. We observed 9 species of the *Gentiana* genus (See Table 1): *G. acaulis*, *G. asclepiadea*, *G. cruciata*, *G. lagodechiana*, *G. macrophylla*, *G. paradoxa*, *G. pneumonanthe*, *G. septemfida*, and *G. tibetica*, which were well-developed and undergoing a full cycle of seasonal development, from 2012 to 2016 (See Fig. 1). We studied the rhythms of *Gentiana* development according to the method of phenological observations of IN Beydman and IV Borisova. The characteristics of flowering rhythms are given according to the classification of VN Golubeva. The pollen fertility was determined by a histochemical reaction to aceto-orcein dye. Pollen seed germination was studied according to the method of DA Trankovsky. The seed productivity of species was determined by conventional methods. Potential (PSP) and Real (RSP) seed productivity was determined as the average number of ovules and seeds per a generative shoot. The coefficient of seed productivity was calculated as the ratio of RSP to PSP, expressed as a percentage. The percentage of flowering and fruiting (PFF) was established as the ratio of the number of the fruits set to the number of flowers in the fluorescence, expressed as a percentage. Seed germination was studied in the laboratory. Seed morphology is described according to ZT Artyushenko and TA Fedotova. To describe seed coat surface

sculpture, we used the classification and terminology of W Barthlott and TI Kravtsova. The prospects of growing *Gentiana* species in culture were evaluated according to the introductory stability scale of NV Trulevich.

We have found out that all species under study have a long growing period. They are classified into five groups in terms of their flowering time: early spring - midsummer (*G. acaulis*), midsummer (*G. cruciata*, *G. macrophylla*), midsummer - late summer (*G. septemfida*, *G. tibetica*), midsummer - early autumn (*G. asclepiadea*, *G. pneumonanthe*), and late summer - late autumn (*G. lagodechiana*, *G. paradoxa*). Some species of gentian are long-flowering (up to two months) (See Table 2). The pollen of most species is highly fertile and well germinating, which testifies the adaptability of their male reproductive system to the introduction conditions. *Gentiana* species have high fruit and seed formation indicators, except for *G. acaulis* and *G. paradoxa*. The potential and actual seed yield in different species may differ, which depends on the number of flowers (fruits) on the reproductive shoot and the number of ovules (seeds) in a fruit (See Table 3). The seeds of the species under study are small, different in mass, shape, color and surface sculpture. The sculpture of the seed coat is species-specific and can be used to diagnose species based on their carpological features (See Table 4, Fig. 2). The seeds are hard to germinate, which stems from their endogenous dormancy. In order to improve their germinating capacity, the seeds need cold stratification or treatment with gibberellic acid. In the overwhelming majority of cases, soaking gentian seeds in a gibberellic acid solution can fully replace the action of lower temperatures (See Table 5). A comprehensive evaluation of the introduction success has shown that the species of *Gentiana* are winter-hard, most have a stable seasonal development rhythm, flower and fructify regularly. The main way of gentian reproduction in culture is seed propagation. Vegetative propagation is complicated for many species. *Gentiana* are not very susceptible to pests or diseases. Thus, all species under study are classified as resistant and highly resistant plants and highly resistant can be recommended for cultivation in the south of Tomsk region.

The article contains 2 Figures, 5 Tables, 45 References.

Key words: *Gentiana*; phenology; reproductive biology; evaluation of the introduction success; West Siberia.

References

1. Ho TN, Liu SW. A worldwide Monograph of *Gentiana*. Beijing: Science Press; 2001. 694 p.
2. Grossheim AA. Gorechavka – *Gentiana* L. [*Gentian* – *Gentiana* L.]. In: *Flora SSSR* [The USSR Flora]. Vol. 18. Shishkin BK and Bobrov EG, editors. Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1952. pp. 538-640. In Russian
3. *Rasteniya Tsentral'noy Azii*: Po materialam Botanicheskogo instituta im. VL Komarova [Plants of Central Asia: Based on materials of VL Komarov Botanical Institute]. Iss. 13: Plumbaginaceae-Gentianaceae-Asclepiadaceae. Grubov VI, originated. St. Petersburg: SPCPA Press; 2002. 132 p. In Russian
4. *Atlas lekarstvennykh rasteniy SSSR* [Atlas of medicinal plants of the USSR]. Tsitsin NV, editor. Moscow: State Publishing House of Medicinal Literature; 1962. 704 p. In Russian
5. *Poleznye rasteniya Zapadnoy Sibiri i perspektivy ikh introdoktsii* [Useful plants of West Siberia and prospects of their introduction]. Sobolevskaya KA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. 380 p. In Russian
6. Veysin' U. Entsiklopediya kitayskoy meditsiny: Tselitel'naya sila prirody [Encyclopedia of Chinese Medicine: The Healing Power of Nature]. St. Petersburg: Neva Publ.; 2004. 448 p. In Russian
7. *Monographs on the Use of Traditional Medicine in Primary Health Care*. Wangchuk D and Choden D, editors. Thimphu, Bhutan: National Institute of Traditional Medicine; 2012. 127 p.

8. Galinskaya VD. Soderzhanie flavonoidov v nekotoryh sibirskih vidah gorechavkovykh (rod *Gentiana* L. i *Swertia obtusa* Ledeb.) [Flavonoid content in some Siberian species of gentian family (genus *Gentiana* L. and *Swertia obtusa* Ledeb.)]. In: *Rastitel'nye resursy Sibiri i ikh ispol'zovanie* [Plant resources of Siberia and their use]. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. pp. 50-56. In Russian
9. Munkhzhargal N, Zibareva LN, Ebel AL, Lyashevskaya NV, Shul'ts EE, Unzhakova MN, Tengerekova GG, Kuznetsova OV, Slobodchakova EK. Vidy semeystva Gentianaceae – perspektivnye istochniki ekdisteroidov, ksantonov i iridoidov [Species of the family Gentianaceae as promising sources of ecdysteroids, xanthones and iridoids]. In: *Bioraznoobrazie, problem ekologii Gornogo Altaya i sopredel'nykh regionov*. Materialy Mezhdunarodnoy konferentsii [Biodiversity, problems of the environment of the Altai Mountains and adjacent regions. Proc. of the Int. Conf. (Gorno-Altai, Russia, 22-26 September, 2008)]. Pt. 2. Gorno-Altai: Editorial and Publishing Department of GASU; 2008. pp. 101-104. In Russian
10. *Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie tsvetkovye rasteniya, ih komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'* [Plant Resources of Russia: Wild flowering plants, their composition and biological activity]. Vol. 4. Caprifoliaceae – Lobeliaceae. Budantsev AL, editor. St. Petersburg, Moscow: Association of scientific editions KMK Publ.; 2011. 630 p. In Russian
11. *Chervona kniga Ukrainy. Roslinnyy svit* [The Red Data Book of Ukraine. Vegetable world]. Didukha YaP, editor. Kiev: Globalkonsalting; 2009. 900 p. In Ukrainian
12. Hegi G. Alpenflora. Die wichtigeren Alpenpflanzen Bayerns, Osterreichs und der Schweiz. Berlin und Hamburg: P. Parey; 1977. 196 p. In German
13. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Mushrooms)]. Moscow: Association of Scientific Editions KMK Publ.; 2008. 855 p. In Russian
14. Chopik VI. Redkie i ischezayushchie rasteniya i zhivotnye Ukrainy [Rare and endangered plants and animals in Ukraine]. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1988. 256 p. In Ukrainian
15. Tsevelev NN. Rod Gorechavka – *Gentiana* L. [Genus Gentian - *Gentiana* L.]. In: *Flora Evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 3. Fedorov AA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. pp. 57-74. In Russian
16. Efremova AA, Pavluk GM, Meleshko IG. Introduction of some kinds from family Gentiana in the conditions of Lviv. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forest University*. 2006;16.4:212-217. In Ukrainian
17. Naumenko NI. Flora i rastitel'nost' Yuzhnogo Zaural'ya [Flora and vegetation in the Southern Trans-Urals]. Kurgan: Kurgan State University Publ.; 2008. 512 p. In Russian
18. Gubanov IA, Kiseleva KV, Novikov BS, Tichomirov VN. Illyustririvannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii [Illustrated manual of the Middle Russia plants]. Vol. 3. Moscow: Association of Scientific Editions KMK Publ.; Institute of Technological Studies Publ.; 2004. 520 p. In Russian
19. Grossgeim AA. Rod *Gentiana* L. [Genus *Gentiana* L.]. In: *Flora Kavkaza* [Flora of the Caucasus]. Vol. 7. Fedorov AA, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1967. pp. 206-215. In Russian
20. Strel'nikova TO. Flora Bashchelakskogo chrebtia [Flora of the Bashchelakskiy ridge]. Novosibirsk: Academic Publishing "Geo"; 2010. 225 p. In Russian
21. Zuev VV. Semeystvo Gentianaceae – Gorechavkovye [The family Gentianaceae]. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 11. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1997. pp. 56-85. In Russian
22. Kamelin RV. Florogeneticheskiy analiz estestvennoy flory gornoy Sredney Azii [Florogenetic analysis of the natural flora of the mountainous Central Asia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1973. 356 p. In Russian

23. Sirotyuk EA. *Gorechavkovye Zapadnogo Kavkaza (osobennosti biologii i ochrany)* [Gentianaceae of the Western Caucasus (features of biology and protection). DrSci. Dissertation, Biology]. Maykop: Maykop State Technological University; 2007. 353 p. In Russian
24. Kuminova AV. *Rastitel'nyy pokrov Altaya* [Altai vegetation cover]. Novosibirsk: SO AN SSSR Publ.; 1960. 450 p. In Russian
25. Ebel AL. *Konspekt flory severo-zapadnoy chasti Altae-Sayanskoy provintsii* [Synopsis of the flora in the north-western part of the Altay-Sayan region]. Revushkin AS, editor. Kemerovo: KREOO «Irbis» Publ.; 2012. 568 p. In Russian
26. Beydeman IN. *Mitodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nyh soobchestv* [Methods for studying plant phenology and plant communities]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. 156 p. In Russian
27. Borisova IV. *Ritmy sezonnogo razvitiya stepnyh rasteniy i zonal'nyh tipov stepnoy rastitel'nosti Tsentral'nogo Kazakhstana* [Seasonal development rhythms of steppe plants and zonal types of steppe vegetation of Central Kazakhstan]. *Trudy Botanicheskogo Instituta im. VL Komarova – Proceedings of VL Komarov Botanical Institute*. 1965;3(17): 64-99. In Russian
28. Golubev VN. *Ekologo-biologicheskie osobennosti travyanistykh rasteniy i rastitel'nyh soobshchestv lesostepi* [Ecological and biological characteristics of herbaceous plants and forest-steppe plant communities]. Moscow: Nauka Publ.; 1965. 288 p. In Russian
29. Barykina RP, Veselova TD, Devyatov AG, Dzhailova KhKh, Il'ina GM, Chubatova NV. *Spravochnik po botanicheskoi mikrotehnike. Osnovy i metody* [Handbook on botanical microtechnology. Fundamentals and Methods]. Moscow: MGU Publ.; 2004. 312 p. In Russian
30. Brewbaker JL, Kwack BH. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. *American Journal of Botany*. 1963;50(9): 859-865.
31. Vaynagii IV. *O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy* [The method for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskii Zhurnal – Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
32. *Metodicheskie ukazaniya po semenovedeniyu introdutsentov* [Procedural guidelines on studying seeds of introduced species]. Tsitsin NV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 64 p. In Russian
33. Artyushenko ZT. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshih rasteniy. Semya* [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Seed]. Leningrad: Nauka Publ.; 1990. 204 p. In Russian
34. Fedotova TA. *Semeystvo Gentianaceae* [The family Gentianaceae]. In: *Sravnitel'naya anatomiya seyan. Dvudol'nye. Lamiidae, Asteridae* [Comparative anatomy of seeds. Dicotyledones. Lamiidae, Asteridae]. Vol. 7. Tahtajan AL, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2010. pp. 53-75. In Russian
35. Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany*. 1981;1:345-354.
36. Kravtsova TI. *Sravnitel'naya karpologiya semeystva Urticaceae Juss.* [Comparative carpology of Urticaceae Juss. family]. Moscow: Association of scientific editions KMK Publ.; 2009. 400 p. In Russian
37. Trulevich NV. *Ekologo-fitotsenoticheskie osnovy introduktsii rasteniy* [Ecological and phytocenotic basics of plant introduction]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 216 p. In Russian
38. Karpisonova RA. *Travyanistyye rasteniya shirokolistvennykh lesov SSSR: Ekologo-floristicheskaya i introduktsionnaya harakteristika* [Herbaceous plants of broadleaf forests of the USSR. Ecological and floristic and introduction characteristics]. Moscow: Nauka Publ.; 1985. 205 p. In Russian
39. Levina RE. *Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy* [Reproductive biology of seed plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian

40. Kruglova NN. Kachestvennaya otsenka pyl'tsevyh zeren v zrelyh pyl'nikah ezhi sbornoy *Dactylis glomerata* L. [Qualitative assessment of pollen grains in mature anthers of cocksfoot *Dactylis glomerata* L.]. *Byulleten botanicheskogo sada Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta – Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*. 2009;8(1):234-240. In Russian
41. Kataeva TN, Prokopyev AS, Akinina AA, Chernova OD. Seed morphology of some species in the family Gentianaceae. *Biosciences Biotechnology Research Asia*. 2015;12(3):2287-2293. doi: [10.13005/bbra/1902](https://doi.org/10.13005/bbra/1902)
42. Buch TG, Krys' Z-OP. K biologii prorastaniya semyan gorechavki zheltoy [On biology of seed germination of yellow gentian]. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada – Bulletin of the Main Botanical Garden*. 1975;96: 52-55. In Russian
43. Izrail'son VF. Osobennosti stroeniya i prorastaniya semyan sibirskikh vidov roda *Gentiana* L. [Features of structure and germination of Siberian species seeds of the genus *Gentiana* L.]. In: *Voprosy teorii i praktiki semenovedeniya pri introduktsii*: Tezisy dokladov V vsesoyuznogo soveshchaniya [Issues of theory and practice of seed studies for introduction. Proc. of the Vth All-Union Conf. (Minsk, Belarus, 1-3 June, 1977)]. Minsk: Nauka i tekhnika Publ.; 1977. pp. 151-152. In Russian
44. Kroker V, Barton L. Fiziologiya semyan [Seed physiology]. Moscow: Izdatelstvo inostrannoy literatury Publ.; 1955. 400 p. In Russian
45. Nikolaeva MG, Razumova MV, Gladkova VN. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchihsya semyan [Handbook on germination of dormant seeds]. Leningrad: Nauka Publ.; 1985. 348 p. In Russian

Received 27 October 2016; Revised 14 March 2017;

Accepted 30 March 2017; Published 15 June 2017

Author info:

Kataeva Tatyana N, Engineer of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: gentianka@mail.ru

Prokopyev Alexey S, Cand.Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Rare Plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: rareplants@list.ru

УДК 582.594:581.16(470.13)

doi: 10.17223/19988591/38/4

И.А. Кириллова, Д.В. Кириллов

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми)

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-44-110167 p_a.

Приведены результаты изучения репродуктивной биологии *Platanthera bifolia* (L.) Rich в Республике Коми, где вид находится на северной границе своего распространения. Установлено, что плодозавязываемость *P. bifolia* в регионе составляет 79,5%, что соответствует среднему показателю по ареалу вида, и зависит от погодных условий вегетационного сезона и конкретного фитоценоза. Обнаружено, что плоды (11,8–15,0 мм длиной и 2,7–3,9 мм шириной) и семена (0,66 × 0,13 мм) *P. bifolia* на территории региона мельче, чем в других частях ареала вида. Выявлено влияние погодных условий и типа местообитаний на объем семян и зародышей этого вида: в более суровых условиях они уменьшаются. Семенная продуктивность высокая, одна коробочка содержит в среднем 5 189 семян, реальная семенная продуктивность особи – 59 079 шт. Ограничения в воспроизводстве, существующие на северной границе ареала вида (более низкое качество семян, короткий вегетационный период и др.), компенсируются образованием большего числа семян в коробочках при общем уменьшении их размера и габитуса всего растения. Наилучшие условия для реализации семенного возобновления вида в Республике Коми складываются во влажных (сфагновых) лесных сообществах, где отмечены максимальное количество ювенильных особей, более высокий процент плодобразования и наибольшие показатели семенной продуктивности.

Ключевые слова: орхидные; морфометрия семян; качество семян; плодозавязываемость, семенная продуктивность.

Введение

Виды семейства Орхидные вследствие специфических особенностей своей биологии, высокой декоративности и слабой устойчивости к антропогенным факторам являются одними из самых уязвимых растений нашей флоры. Половина всех видов орхидных, произрастающих на территории России, включена в Красную книгу Российской Федерации [1]. Изучение разных аспектов репродуктивной биологии этих видов очень актуально. На сегодняшний день существует дефицит информации о семенной продуктивности отдельных видов орхидных из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке [2, 3],

а для большинства видов орхидных умеренных широт вообще нет никаких сведений об их репродуктивных характеристиках [4]. *Platanthera bifolia* (L.) Rich. – редкий вид, включенный в приложение к Красной книге Республики Коми [5] как вид, нуждающийся в биологическом надзоре. Биологию этого вида изучали в разных частях его ареала [6–10], однако на территории европейского северо-востока России он практически не обследован. Целью нашей работы стало изучение разных аспектов репродуктивной биологии *P. bifolia* в Республике Коми.

Материалы и методики исследования

Объектом нашего исследования являлась *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (любка двулистная) – евразийский бореальный вид. В Республике Коми *P. bifolia* находится на северной границе своего ареала, чаще встречается на юге региона. Произрастает на сыроватых или избыточно увлажненных местах: в березняках черничных, дернисто-осоковых, осинниках травяных, в ельниках зеленомошных, черничных, долгомошных, сосняках брусничных, травяно-сфагновых и сфагновых, а также в сырых смешанных лесах, на болотах, иногда на влажных лугах [11]. Размножается семенным путем. Опыляется ночными бабочками, которых привлекает сильный аромат нектара, содержащегося в шпорце. В качестве опылителей *P. bifolia* указывают *Agrostis segetum*, *Aplocera* (*Anaitis*) *plagata*, *Cucullia umbratica*, *Deilephila porcellus*, *D. elpenor*, *Entephria caesiata*, *Hada plebeja* (*Hadena dentina*), *Hyles gallii*, *Hyloicus pinastri*, *Lamprotes c-aureum* (*Plusia v. aureum*), *Macroglossum* sp., *Sphinx ligustri*, *S. pinastri* [12–15]. Плод *P. bifolia* – коробочка, раскрывающаяся шестью продольными щелями, содержащая большое количество мельчайших пылевидных семян. По классификации семян RL Dressler [16], они относятся к Orchis-типу. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша.

Исследования *P. bifolia* проводили в 2000–2016 гг. на территории Республики Коми. Регион расположен на северо-востоке европейской части России. Протяженность его с юга на север составляет 785 км, с запада на восток – 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина). Изучено 11 ценопопуляций (ЦП) вида (табл. 1) (в пределах Вычегодско-Мезенской равнины (ЦП 1–7) и Северного Урала (ЦП 8–11)), часть из них наблюдали в течение ряда лет. При изучении морфометрических особенностей растений учитывали их высоту, длину соцветия, число и размеры листьев и цветков. В каждой ЦП проанализировано по 30 генеративных особей. При исследовании генеративной сферы с каждого растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча на картон, затем

сканировали и проводили измерения в программе Gimp 2.8. В последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Местонахождения изученных ценопопуляций (ЦП)***Platanthera bifolia* в Республике Коми****[Locations of studied *Platanthera bifolia* coenopopulations (CP) in the Komi Republic]**

№ ЦП [№ CP]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]
1	Пойма р. Сысола (нижн. течение), заказник «Сыктывкарский» [Floodplain of the Sysola river (lower reaches), "Syktyvkarskiy" reserve]	61°33'17,30"N 50°39'29,80"E	Заболоченный сосново-березовый хвощово-осоково-сфагновый лес [Overlogged pine-birch equisetum-sedge-sphagnum forest]
2	Окр. дер. Слудка, бол. Усть-Пожер [Vicinity of Sludka village, Ust'-Pozheg bog]	61°55'35,50"N 50°13'14,49"E	Заболоченный сосновый кустарничково-разнотравно-сфагновый лес [Overlogged pine dwarf shrub-herb-sphagnum forest]
3	Окр. дер. Коччойяг, ур. Ярега [Vicinity of Kochchoyag village, Yarega place]	61°57'17,78"N 50°43'51,25"E	Сосновый разнотравно-зеленомошный лес [Pine herb green moss forest]
4	Пойма р. Тылаю (нижн. течение) [Floodplain of the Tylayu river (lower reaches)]	61°33'55,08"N 50°40'29,10"E	Сосновый разнотравно-сфагновый лес [Pine herb-sphagnum forest]
5	Заказник «Юил», северная часть [Northern part of the "Yuil" reserve]	61°36'31,77"N 50°26'45,96"E	Березняк чернично-зеленомошный [Birch bilberry green moss forest]
6	Пойма р. Важелью (средн. течение), заказник «Важелью» [Floodplain of the river Vazhel'yu (middle reaches), "Vazhel'yu" reserve]	61°39'06,06"N 50°40'05,86"E	Сосново-березовый кустарничково-зеленомошный лес [Pine-birch dwarf shrub green moss forest]
7	Пойма р. Тылаю (нижн. течение) [Floodplain of the Tylayu river (lower reaches)]	61°34'24,22"N 50°40'54,46"E	Ельник разнотравно-зеленомошный [Spruce herb green moss forest]
8	Пр. берег р. Печора, 15 км выше пос. Якша [Right bank of the Pechora river, 15 km upstream from Yaksha village]	61°48'00,07"N 57°02'25,96"E	Сосняк бруснично-лишайниковый [Pine cowberry lichen forest]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

№ ЦП [№ CP]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]
9	Лев. берег р. Печора, 7 км выше пос. Якша [Left bank of the Pechora river, 7 km upstream from Yaksha village]	61°48'02,70"N 56°58'25,60"E	Разнотравно-сфагновый ельник [Spruce herb sphagnum forest]
10	Пр. берег р. Печора, устье р. Бол. Шежим, окр. кордона Шежим-Печорский [Right bank of the Pechora river, vicinity of the Shezhim Pechorskiy cordon]	62°05'47,20"N 58°25'10,09"E	Разнотравный луг на опушке леса [Herb meadow on the forest edge]
11	Пр. берег р. Печора, 6 км выше устья р. Бол. Шежим [Right bank of the Pechora river, 6 km upstream from the Bolshoy Shezhim river mouth]	62°04'29,60"N 58°29'02,10"E	Заболоченный сосняк [Overlogged pine forest]

Плодозавязываемость, семенную продуктивность и морфометрию семян изучали в 8 ЦП вида (ЦП 1–8) в 2010–2016 гг. (табл. 1). Среднесуточные температуры воздуха в летний период в данных местообитаниях в разные годы исследования приведены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Среднесуточные температуры воздуха в летний период по декадам
[Average daily air temperatures in summer for decades]

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Среднесуточные температуры, °C [Average daily temperatures, °C]								
		06_I	06_II	06_III	07_I	07_II	07_III	08_I	08_II	08_III
1–7	2010	11,8	12,5	17,8	19,9	17,9	22,7	24,9	14,0	8,6
	2011	16,5	11,6	19,8	18,6	19,1	22,5	14,6	13,4	11,0
	2014	15,5	11,8	13,1	16,2	13,8	13,6	19,4	16,2	12,6
	2015	15,0	13,8	20,0	12,3	13,9	15,0	14,9	13,3	9,2
8	2016	10,5	17,8	15,6	19,6	19,7	20,3	20,7	19,4	14,5
	2016	11,0	17,0	14,6	19,4	19,6	19,0	20,3	19,6	13,6

Для изучения морфометрии семян использован световой микроскоп (ЛОМО МСП-2, Россия) с цифровой видеокамерой (ЛОМО ТС-500, Россия) (увеличение 4,5×). Измерения проводили в программе TourView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени (VS) и зародыша (VE), долю воздушного пространства в семени (AS) [17, 18], цвет и форму семенной кожуры у 40–50 выполненных семян из каждой выборки. Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян с каждой ЦП), неполноценными считали семена без зародыша. Подсчет количества семян в коробочках про-

веден с применением разработанного нами метода анализа цифровых изображений семян Орхидных в программном пакете ImageJ [19]. Семена сканировали на сканере HP Scanjet G2710 с разрешением 1 200 dpi. Полученное изображение обрабатывали средствами программы ImageJ (ver. 1.5). С помощью алгоритма «Find Maxima» программа проводит анализ яркости пикселей, составляющих изображение, и выделяет наиболее темные участки как векторные точки. В нашем случае каждый затемненный участок являлся семенем. Программа автоматически проводит подсчет количества проставленных векторных точек – их число будет соответствовать числу семян на изображении (в коробочке). Практика проведения подсчета семян показала, что в автоматическом режиме может возникать некоторая погрешность в отражении реального числа семян в коробочке (разница с данными ручного подсчета составляет в среднем 10,9%). Довольно часто на изображении могут присутствовать артефакты (частицы коробочки, песчинки, пылинки и т.д.), которые программа тоже обозначает как точки и включает в общую сумму. Группу прилипших друг к другу семян программа считает одним объектом. Все эти моменты снижают качество подсчета, поэтому в каждом случае мы проводили ручную корректировку – после автоматической расстановки векторных точек просматривали весь рисунок и убрали точки с артефактов или добавляли их при групповом расположении семян. Ручная работа увеличивает время на обработку коробочек, но в то же время качество подсчета достигает абсолютного уровня. В каждой ЦП подсчитаны семена в 5–10 коробочках из средней части соцветия, в общей сложности обследовано 55 коробочек. В работе использовали следующие показатели: условно-реальная семенная продуктивность [20], реальная семенная продуктивность [21, 22], условно-потенциальная семенная продуктивность [4] и урожай семян [23].

Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили с помощью W-теста Шапиро–Уилка. Поскольку в результате проверки у некоторых выборок выявлены отклонения от нормального распределения, для их сравнения использовали две группы методов: параметрические (t-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона–Манна–Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения). Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер. 3.3.2).

Результаты исследования и обсуждение

Морфометрические особенности *P. bifolia* изучали в разных частях Республики Коми в 2000–2016 гг. По результатам наблюдений выявлено, что средняя высота генеративных особей этого вида в регионе составляет $41,2 \pm 9,2$ (20,5–74,0) см. (Здесь и далее приведены среднее арифметическое

(M), стандартное отклонение (SD), границы минимального и максимального значения (Lim) – $(M \pm SD \text{ (Lim)})$. Листья – в числе двух, нижний лист, $13,4 \pm 3,4$ (5,6–23,5) см длиной и $3,7 \pm 0,9$ (0,8–6,9) см шириной, второй лист – $11,1 \pm 3,3$ (3,3–22,0) см длиной и $2,7 \pm 0,9$ (0,6–6,0) см шириной. Иногда встречаются растения с одним развитым листом (их доля может достигать в отдельные годы 33%). В Мурманской области около половины генеративных растений *P. bifolia* имеют один лист [8], что, по мнению И.В. Блиновой [8], может отражать специфику стратегии этого вида на Севере в виде адаптации к короткому вегетационному периоду. Соцветие *P. bifolia* довольно рыхлое, многоцветковое, $10,0 \pm 3,3$ (3,5–21,5) см длиной, в регионе оно насчитывает $16 \pm 4,2$ (3–32) цветков. Прицветники – $12,7 \pm 1,9$ (8,1–20) мм длиной. Средний листочек наружного круга – $8,7 \pm 1,1$ (4,4–13,5) мм длиной, два боковых листочка наружного круга – $10,5 \pm 1,2$ (6,9–14,2) мм. Губа $12,2 \pm 1,8$ (7,2–17) мм длиной и $2,3 \pm 0,5$ (1,2–3,3) мм шириной. Шпорец тонкий, слегка изогнутый, $24,3 \pm 2,5$ (15,6–31) мм длиной и $1,2 \pm 0,2$ (0,7–1,6) мм шириной.

Установлено, что в ЦП на Северном Урале растения достоверно мельче, чем на Вычегодско-Мезенской равнине, с меньшим количеством более мелких цветков (см. табл. 3). Также изменяются параметры генеративной сферы в разных местообитаниях в один год исследований. Так, в 2016 г. размеры цветков у растений *P. bifolia* на Вычегодско-Мезенской равнине в сходных биотопах (сфагновый тип леса) оказались схожими, а в зеленомошном лесу – мельче, длина соцветия статистически значимо не отличалась (см. табл. 4). Подобная закономерность отмечена и для ЦП вида на Северном Урале, в разнотравно-сфагновом лесу цветки оказались крупнее и шпорец длиннее, чем в сосняке бруснично-лишайниковом [24].

Таким образом, при ухудшении условий произрастания (более северные местонахождения или более сухие местообитания) у *P. bifolia* уменьшаются размеры цветков при общем уменьшении габитуса растений. У другого представителя этого семейства – *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br., также находящегося в Республике Коми на северной границе ареала и содержащего нектар в шпорце, при неблагоприятных условиях, наоборот, при уменьшении габитуса растений происходит увеличение размеров цветков [19]. Возможно, разница в репродуктивных стратегиях этих двух орхидей на Севере связана с тем, что *G. conopsea* опыляется дневными бабочками, а *P. bifolia* – ночными. Для первого вида важным аттрактантом, кроме наличия нектара, является и визуальный образ цветка. Эксперименты по уменьшению размера околоцветника *P. bifolia* [25] также показали, что это не влияет на успех его опыления и плодозавязываемость.

Длина шпорца варьирует в разных ЦП вида на территории региона от 22,3 до 26,6 мм. Этот признак отличается между регионами и местообитаниями по ареалу вида. В Мурманской области длина шпорца *P. bifolia* составляет 16–20 мм [2]. Для большей части Скандинавии характерны размеры шпорца в пределах 27–34 мм, они понижаются в березовых лесах на севере

до 18–21 мм [6, 12, 13, 26]. На балтийском о-ве Эланд наблюдается расхождение в длине шпорца: растения, произрастающие на лугах и пастбищах, имеют более короткие шпорцы (19–23 мм), чем лесные растения (28–40 мм) [12].

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Морфометрические параметры генеративных особей *Platanthera bifolia***в разных частях Республики Коми****[Morphometric parameters of *Platanthera bifolia* generative individuals
in different parts of the Komi Republic]**

Признак [Character]	Вычегодско-Мезенская равнина ¹ [Mezen–Vychegda Plain ¹]	Северный Урал ² [North Urals ²]
	M±SD (Lim)	M±SD (Lim)
Высота растения (ВР), см [Plant height (PH), cm]	47,8±8,27 (29,0–74,0)	36,7±6,77 (20,5–62,6)**
Длина соцветия (ДС), см [Length of inflorescence (LI), cm]	11,9±3,01 (3,9–21,5)	8,8±2,70 (3,5–19,0)**
Число цветков (ЧЦ), шт. [Number of flowers (NF), pcs.]	17,1±3,57 (10–32)	14,9±4,31 (3–30)**
Длина губы (ДГ), мм [Length of lip (LL), mm]	12,7±1,69 (9,3–17,0)	11,2±1,47 (7,2–14,7)**
Длина верхнего лепестка наружно- го круга околоцветника (ДВЛ), мм [Length of the upper petal of the outer circle of the perianth (LUP), mm]	9,0±0,98 (6,4–13,5)	8,1±0,98 (4,4–10,0)**
Длина нижнего лепестка наружно- го круга околоцветника (ДНЛ), мм [Length of the lower petal of the outer circle of the perianth (LLP), mm]	10,8±1,11 (7,3–14,2)	9,9±1,09 (6,9–12,5)*
Ширина губы (ШГ), мм [Width of lip (WL), mm]	2,5±0,44 (1,4–3,3)	1,8±0,29 (1,2–2,6)*
Длина шпорца (ДШп), мм [Length of spur (LS), mm]	24,8±2,61 (15,6–31,0)	23,5±2,19 (19,3–29,5)*
Ширина шпорца (ШШп), мм [Width of spur (WS), mm]	1,3±0,16 (0,9–1,6)	1,1±0,15 (0,7–1,5)**
Длина прицветника (ДПр), мм [Length of bract (LB), mm]	13,2±1,91 (8,6–20,0)	11,8±1,79 (8,1–16,2)*
Длина завязи (ДЗ), мм [Length of ovary (LO), mm]	11,8±1,73 (6,5–18,2)	10,7±1,32 (7,8–14,0)*

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6, 7 приведены среднее арифметическое (М); стандартное отклонение (SD); границы минимального и максимального значения (Lim); *p < 0,05; **p < 0,01. ¹ – выборка 195 растений, 335 цветков; ² – выборка 295 растений, 190 цветков.
[Note. M - Arithmetic mean; SD - Standard Deviation; Lim - Boundaries of minimal and maximal values; * p < 0.05; ** p < 0.01. ¹ - Sampling from 195 plants, 335 flowers; ² - Sampling from 295 plants, 190 flowers].

В Европе для большей части территории характерна длина шпорца около 18 мм, которая отклоняется в двух крайних концах широтного градиента (юго-восток Франции и северо-запад Шотландии) [27]. Ряд исследователей [16, 25] считают, что длина шпорца *P. bifolia* положительно коррелирует с длиной хоботка местных опылителей, другие [27] полагают, что она изменяется в широтном направлении и больше связана с типом местообита-

ний, условиями среды (свойства почвы, затененность). Например, в Англии все популяции *P. bifolia*, находящиеся в более затененных местообитаниях, имели более длинные шпорцы [27]. В Республике Коми также отмечена изменчивость длины шпорца в зависимости от типа местообитаний и географического положения ЦП, шпорец короче у растений из более сухих местообитаний, а также находящихся в более суровых условиях (на Северном Урале).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Морфометрические параметры генеративных особей *Platanthera bifolia* в разных ценопопуляциях Республики Коми в 2016 г.
[Morphometric parameters of *Platanthera bifolia* generative individuals in different coenopopulations of the Komi Republic in 2016]

Признак [Character]	ЦП 1 [Coenopopulation 1] M±SD (Lim)	ЦП 4 [Coenopopulation 4] M±SD (Lim)	ЦП 6 [Coenopopulation 6] M±SD (Lim)	1–4	4–6	1–6
ВР, см [PH, cm]	47,8±6,75 (32,0–60,0)	52,4±8,53 (33,0–74,0)	42,6±6,82 (29,0–56,0)	*	*	**
ДС, см [LI, cm]	12,2±2,24 (8,0–17,5)	12,6±2,47 (8,0–17,8)	12,7±3,39 (7,0–21,0)			
ЧЦ, шт. [NF, pcs.]	15,7±3,05 (10–21)	16,0±3,12 (10–21)	17,4±3,49 (11–24)			*
ДГ, мм [LL, mm]	13,1±1,79 (9,4–17,0)	12,9±1,84 (9,7–16,2)	11,9±1,11 (10,0–14,5)		*	**
ДВЛ, мм [LUP, mm]	9,1±1,01 (6,6–11,7)	9,3±0,88 (7,8–11,2)	8,7±0,78 (7,3–10,1)		**	
ДНЛ, мм [LLP, mm]	11,0±1,04 (8,7–13,2)	11,0±1,06 (9,1–13,2)	10,3±0,92 (7,8–12,2)		*	**
ШГ, мм [WL, mm]	2,4±0,32 (1,8–3,0)	2,9±0,32 (2,1–3,3)	2,5±0,35 (1,9–3,2)	**	**	
ДШП, мм [LS, mm]	25,1±2,50 (19,8–31,0)	25,1±2,74 (17,9–30,9)	23,8±2,21 (19,8–29,0)		*	*
ШШП, мм [WS, mm]	1,2±0,13 (1,0–1,5)	1,4±0,11 (1,2–1,6)	1,3±0,13 (1,1–1,6)	*	*	*
ДПр, мм [LB, mm]	13,7±1,90 (8,6–16,5)	12,5±1,80 (8,9–15,6)	12,7±1,93 (9,8–16,6)	*		*
ДЗ, мм [LO, mm]	12,5±1,68 (10,0–15,5)	12,6±1,61 (10,3–18,2)	11,0±1,15 (9,0–13,8)		**	**

Примечание. Обозначения признаков см. в табл. 3. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

[Note. Symbols are the same as in Table 3. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$].

Процент плодообразования *P. bifolia* в Республике Коми варьирует от 47,3 до 97,1%, составляя в среднем 79,5%. Для России в целом приведены подобные показатели – 40–90% [28]. В Центральной Европе [29, 30] процент плодообразования этого вида составляет 63,7–71,5%. Доля завязавшихся плодов варьирует в зависимости от года исследования (табл. 5). В трех ЦП (ЦП 1, 3, 4) плодозавязываемость изучали в 2014 и 2015 гг., во всех этих ЦП в 2015 г. она снизилась. Вероятной причиной этому являются холода, совпавшие с периодом массового цветения вида (начало июля 2015 г., см. табл. 2), и связанная с ними низкая активность насекомых-опылителей. Если сравнивать

процент плодообразования в один сезон в различных местообитаниях, то он оказался выше в более влажных биотопах. Минимальная плодозавязываемость (47,3%) отмечена в ельнике разнотравно-зеленомошном (ЦП 7) в 2016 г., что, вероятно, связано с недостатком опылителей в данном конкретном биоценозе.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Характеристика плодов и процент плодообразования***Platanthera bifolia* в Республике Коми****[Fruit characteristics and percentage of fruit set in *Platanthera bifolia* in the Komi Republic]**

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Длина коробочки, см [Length of seed capsule, cm]	Ширина коробочки, см [Width of seed capsule, cm]	Плодозавязываемость, % [Fruit set, %]
		M±SD (Lim)	M±SD (Lim)	
1	2011	13,7±0,74 (11,6–15,6)	3,5±0,39 (2,8–4,6)	97,1
	2014	15,0±1,07 (12,2–17,3)	3,9±0,37 (3,1–4,7)	95,2
	2015	13,0±0,74 (11,4–14,2)	3,2±0,38 (2,4–3,9)	77,1
2	2011	12,5±1,27 (9,6–14,9)	2,9±0,32 (2,3–3,7)	89,4
3	2014	14,1±1,72 (10,6–17,1)	3,2±0,37 (2,5–4,0)	83,6
	2015	12,5±1,46 (10,3–14,7)	3,1±0,56 (2,4–4,1)	71,2
4	2014	14,4±2,30 (11,3–20,2)	3,9±0,59 (2,9–5,3)	96,0
	2015	13,4±1,30 (11,1–16,0)	3,7±0,41 (3,0–4,4)	86,9
5	2014	12,4±1,91 (9,4–15,5)	2,8±0,43 (2,1–3,9)	91,4
6	2015	12,5±1,19 (10,7–14,2)	2,7±0,40 (2,0–3,1)	62,0
	2016	11,8±1,15 (9,8–13,7)	3,5±0,39 (2,7–4,2)	61,0
7	2016	14,1±1,89 (11,7–16,7)	3,6±0,38 (3,0–4,0)	47,3
8	2016	12,7±1,04 (10,9–14,4)	3,2±0,29 (2,6–3,6)	75,0

Плод *P. bifolia* в Республике Коми – 13,3±1,7 (9,4–20,2) мм длиной и 3,4±0,5 (2,0–5,3) мм шириной. На Северо-Западном Кавказе плоды этого вида крупнее – 17,9×3,8 мм [31]. Размеры коробочек изменяются по годам. Так, в трех ЦП (1, 3 и 4), изученных в 2014 и 2015 гг., размер коробочек в 2015 г. уменьшился, при этом уменьшилась и доля завязавшихся плодов (табл. 5). Это может быть связано с температурным режимом августа, когда происходит созревание семян – в 2015 г. он был более холодным, чем в предыдущем году (см. табл. 2). Если рассматривать размеры плодов в один год изучения в разных местообитаниях, то они также отличались. Более крупные коробочки отмечены в ЦП со сфагновых типов лесных сообществ, в более сухих лишайниковых и зеленомошных сообществах коробочки этого вида мельче (см. табл. 5). Например, в 2015 г. изучены коробочки в четырех ЦП (двух – сфагнового типа (ЦП 1, 4) и двух – зеленомошного (ЦП 3, 6)), в первых размер коробочек составил 13,0–13,4×3,2–3,7 мм, во вторых – 12,5×2,7–3,0 мм.

Семена *P. bifolia* – темно-коричневого цвета. Форма семян – сильно вытянутая удлинённая веретеновидная (индекс семени 5,0) (рис. 1). Их длина в Республике Коми составляет 0,66±0,08 (0,35–0,85) мм, ширина – 0,13±0,19 (0,08–0,19) мм. Для Мурманской области приведены подобные параметры

семян [32]. В Европе [33], на Кавказе [31] и в Пермском крае [34] семена *P. bifolia* крупнее: $0,8-0,9 \times 0,15-0,25$; $0,89 \times 0,23$ и $0,89 \times 0,15$ мм соответственно, т.е. на севере семена этого вида мельче, чем в центре ареала. Зародыш семян *P. bifolia* – удлиненной формы (индекс зародыша – 1,7), в регионе его длина составляет $0,18 \pm 0,02$ ($0,10-0,25$) мм, ширина – $0,11 \pm 0,15$ ($0,06-0,16$) мм. В Мурманской области зародыш семян этого вида несколько мельче – $0,16 \times 0,10$ мм [32], на Кавказе [31] – крупнее ($0,23 \times 0,16$ мм). В семени содержится 65,6% (от 57 до 80%) пустого воздушного пространства.



Рис. 1. Семена *Platanthera bifolia* в Республике Коми (фото Д.В. Кириллова)
[Fig. 1. *Platanthera bifolia* seeds in the Komi Republic. Photo by DV Kirillov]

Выявлено влияние погодных условий на размер семян этого вида. Семена в трех ЦП с Вычегодско-Мезенской равнины (ЦП 1, 3 и 4) изучены в 2014–2015 гг. В 2015 г. объем семян и зародышей во всех ЦП уменьшился (табл. 6, 7). Эту же картину мы наблюдали и у семян другого представителя сем. Orchidaceae – *Cypripedium guttatum* Sw. – в популяциях с Вычегодско-Мезенской равнины. Начало июля (время цветения) и август (время созревания плодов) этого года были холодными (табл. 2). Лето 2016 г. было жарким, в ЦП 6 объем семян и зародышей увеличился по сравнению с предыдущим годом. Размеры семян, собранных в один сезон в различных местообитаниях, также отличались. Наиболее крупные семена обнаружены у растений, произрастающих в сфагновых типах леса (табл. 6, 7).

Доля полноценных семян в коробочке *P. bifolia* в регионе составляет 78,5% (40,4–88,7%). А.И. Широков с соавт. [35], проводившие исследования в Нижегородской области, относят *P. bifolia* к видам, регулярно образующим полноценные семена (на 90–100%). На северной границе ареала не-полноценных семян в популяциях этого вида больше, что, вероятно, связано с менее благоприятными условиями для развития и перекрестного опыления особей. Наименьшее число полноценных семян отмечено в ЦП 6 и 7 в 2016 г. (табл. 6, 7).

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

**Морфометрическая характеристика семян *Platanthera bifolia*
в Республике Коми в 2010–2011 и 2014 гг.
[Morphometric characteristics of *Platanthera bifolia* seeds in the Komi Republic
in 2010-2011 and 2014]**

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Семя [Seed]				AS, %	ПС, % [SE, %]
		Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс семени [Seed index]	Объем семени, ×10 ⁻³ мм ³ [Volume of seed, ×10 ⁻³ mm ³]		
		M±SD (Lim)	M±SD (Lim)				
1	2010	0,64±0,079 (0,45–0,85)	0,14±0,017 (0,10–0,18)	4,78	3,23	65,3	79,2
	2011	0,63±0,085 (0,48–0,78)	0,13±0,019 (0,10–0,17)	4,78	2,79	66,3	83,5
2	2011	0,57±0,046 (0,45–0,65)**	0,13±0,022 (0,08–0,18)	4,65	2,52	80,0	87,9
1	2014	0,70±0,070 (0,58–0,83)	0,14±0,016 (0,11–0,17)	5,04	3,58	68,3	88,7
3	2014	0,66±0,074 (0,50–0,80)*	0,14±0,018 (0,09–0,17)	4,82	3,27	69,8	85,0
4	2014	0,73±0,064 (0,53–0,84)*	0,15±0,016 (0,11–0,18)**	4,89	4,34	68,6	83,6
5	2014	0,69±0,072 (0,55–0,80)*	0,14±0,016 (0,10–0,17)**	4,95	3,53	67,8	76,9
Зародыш [Embryo]							
№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс зародыша [Embryo index]	Объем зародыша, ×10 ⁻³ мм ³ [Volume of embryo, ×10 ⁻³ mm ³]		
1	2010	0,18±0,016 (0,14–0,21)	0,11±0,013 (0,08–0,14)	1,65	1,14		
	2011	0,18±0,021 (0,13–0,23)	0,10±0,016 (0,07–0,14)*	1,83**	0,94		
2	2011	0,15±0,019 (0,11–0,19)*	0,08±0,014 (0,06–0,12)*	1,86	0,50		
1	2014	0,20±0,017 (0,15–0,22)	0,10±0,011 (0,08–0,13)	1,89	1,14		
3	2014	0,18±0,024 (0,12–0,22)**	0,10±0,014 (0,07–0,13)	1,73*	0,99		
4	2014	0,19±0,020 (0,15–0,23)**	0,12±0,015 (0,08–0,15)**	1,69	1,37		
5	2014	0,18±0,025 (0,12–0,23)*	0,11±0,013 (0,08–0,13)*	1,71	1,14		

Примечание. Здесь и в табл. 7: АС – доля пустого воздушного пространства в семени, ПС – доля полноценных семян. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

[Note. AS - Portion of empty air space in the seed, SE - the percentage of seeds with embryo. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$].

Т а б л и ц а 7 [Table 7]

**Морфометрическая характеристика семян *Platanthera bifolia*
в Республике Коми в 2015–2016 гг.**

[Morphometric characteristics of *Platanthera bifolia* seeds in the Komi Republic in 2015-2016]

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Семя [Seed]				AS, %	ПС, % [SE, %]
		Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс семени [Seed index]	Объем семени, ×10 ⁻³ мм ³ [Volume of seed, ×10 ⁻³ mm ³]		
		M±SD (Lim)	M±SD (Lim)				
1	2015	0,70±0,068 (0,48–0,83)	0,13±0,013 (0,10–0,17)	5,25	3,10	63,2	88,1
3	2015	0,72±0,068 (0,57–0,83)	0,12±0,015 (0,10–0,16)**	5,88*	2,71	65,3	88,7
4	2015	0,63±0,108 (0,35–0,83)*	0,13±0,016 (0,08–0,16)	4,93*	2,79	59,1	84,7
6	2015	0,61±0,058 (0,48–0,71)	0,12±0,011 (0,09–0,14)**	5,27	2,30	63,6	73,1
	2016	0,65±0,086 (0,39–0,83)*	0,14±0,018 (0,11–0,19)**	4,68*	3,33	57,1	40,4
7	2016	0,73±0,063 (0,59–0,85)*	0,15±0,017 (0,10–0,18)	5,05*	4,30	64,9	53,2
8	2016	0,64±0,048 (0,54–0,75)*	0,13±0,016 (0,09–0,17)*	4,96	2,83	59,7	86,0
Зародыш [Embryo]							
№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс зародыша [Embryo index]	Объем зародыша, ×10 ⁻³ мм ³ [Volume of embryo, ×10 ⁻³ mm ³]		
1	2015	0,18±0,022 (0,13–0,22)	0,11±0,011 (0,08–0,12)	1,66	1,14		
3	2015	0,18±0,025 (0,10–0,23)	0,10±0,011 (0,08–0,13)	1,79*	0,94		
4	2015	0,18±0,028 (0,10–0,23)	0,11±0,015 (0,08–0,16)	1,68	1,14		
6	2015	0,16±0,019 (0,12–0,21)*	0,10±0,009 (0,08–0,12)*	1,64	0,84		
	2016	0,19±0,017 (0,16–0,22)**	0,12±0,011 (0,09–0,14)**	1,62	1,43		
7	2016	0,20±0,018 (0,16–0,25)**	0,12±0,012 (0,09–0,14)	1,72*	1,51		
8	2016	0,18±0,018 (0,14–0,21)**	0,11±0,012 (0,08–0,13)**	1,68	1,14		

Примечание. Обозначение признаков см. в табл. 6. *p < 0,05; **p < 0,01.

[Note. Symbols are the same as in Table 6. *p < 0.05; **p < 0.01].

Т а б л и ц а 8 [Table 8]

Семенная продуктивность *Platanthera bifolia* в Республике Коми
[Seed productivity of *Platanthera bifolia* in the Komi Republic]

№ ЦП [№ CP]	Год [Year]	Среднее число цветков, шт. [Average number of flowers, pcs.]	Число семян в одном плоде, шт. [Number of seeds in one fruit, pcs.]			Среднее число полнценных семян в плоде, шт. [Average number of seeds with embryo in the fruit, pcs.]	УПСП, шт. [CPSP, pcs.]	УРСП, шт. [CRSP, pcs.]	РСП, шт. [RSP, pcs.]	Урожай семян, шт./м ² [Seed yield, pcs./m ²]
			среднее [mean]	min	max					
1	2010	–	5 405	3 705	8 508	4 281	–	–	–	–
	2011	18	5 751	4 459	8 033	4 802	104 093,1	101 074,4	84 397,4	42 199
	2014	18	5 633	4 820	6 964	4 996	101 957,3	97 063,3	86 095,7	–
	2015	14	4 769	3 471	6 776	4 202	65 812,2	50 741,2	44 703,1	–
3	2014	14	4 255	2 893	6 499	3 617	61 697,5	51 579,1	43 842,8	–
	2015	13	4 098	3 485	5 662	3 635	54 093,6	38 514,6	34 162,2	–
4	2014	18	5 784	3 837	7 046	4 835	105 268,8	101 058,0	84 484,1	168 968
	2015	15	6 447	2 601	10 174	5 461	94 770,9	82 355,9	69 755,3	–
6	2015	17	3 329	1 960	4 859	2 433	55 594,3	34 468,5	25 196,5	11 086

Примечание: УПСП – условно-потенциальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП)); УРСП – условно-реальная семенная продуктивность (число семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодотворности ЦП)/100); РСП – реальная семенная продуктивность (число полнценных семян в коробочке × число цветков на генеративном побеге (среднее для ЦП) × процент плодотворности ЦП)/100). Прочерк означает отсутствие данных.
 [Note: CPSP - Conditionally Potential Seed Productivity (average number of seeds in one fruit × average number of flowers); CRSP - Conditionally Real Seed Productivity (average number of seeds in one fruit × average number of flowers × fruit set)/100); RSP - Real Seed Productivity (average number of seed with embryo in the fruit × average number of flowers × fruit set)/100). “–” no data].

Коробочка *P. bifolia* в Республике Коми содержит в среднем 5 189 семян (минимально – 1 960 шт., максимально – 10 174 шт.). В Московской области [36] этот показатель близок к полученному нами – 5 384 шт. На Северо-Западном Кавказе [31], в Мурманской [37] и Тверской [38] областях в коробочке этого вида содержится меньшее среднее количество семян – 3 165, 2 671 и 3 831 шт. соответственно. На материале из Венгрии известны более высокие значения – 6 262–6 440 шт. [39]. Данный показатель изменяется в зависимости от местообитания и года исследования (табл. 8). Так, у растений со сфагновых типов местообитаний (ЦП 1, 4) семян в коробочке содержится больше, чем с зеленомошных (ЦП 3, 6). Анализ полученных нами данных показал, что число семян в коробочке коррелирует с размерами плода, в большей степени с длиной.

Число полноценных семян в коробочке *P. bifolia* в регионе составляет 4 251 семян (2 433–5 461 шт.). Это довольно высокий показатель, в других частях ареала вида он ниже. Например, в Крыму [40] в коробочке этого вида содержится в среднем 3 971 полноценное семя, в Тверской области [38] – 3 655 шт., а на Северо-Западном Кавказе – 2 896 шт. [31].

Средний показатель условно-потенциальной семенной продуктивности (семенной продуктивности в случае 100%-ного опыления цветков) *P. bifolia* в Республике Коми составил 80,4 тыс. шт. (минимально – 54,1 тыс. семян, максимально – 105,3 тыс.). Средний показатель условно-реальной семенной продуктивности генеративной особи – 69,6 тыс. шт. (34,5–101,1 тыс. шт.). Для Центральной Европы известно значение – 77,3 тыс. семян [30]. Средний показатель реальной семенной продуктивности генеративной особи *P. bifolia* в Республике Коми довольно высокий – 59 079 шт. В других частях ареала он ниже: например, для Тверской области [38] он составил 36 532 шт., для Северо-Западного Кавказа [31] – 19 823 шт.

Можно заключить, что на северной границе ареала, где существуют ограничения репродуктивного процесса (короткий вегетационный период, низкое качество семян и т.д.), у *P. bifolia* существует дополнительное приспособление для максимальной реализации семенного возобновления – увеличение числа семян в коробочке. Вероятно, это общая стратегия Орхидных для компенсации проблем с семенным возобновлением. Так, увеличение семян в коробочке отмечено у безнектарных видов орхидей для компенсации более низкой эффективности опыления по сравнению с нектароносными Орхидными [30], а также у некоторых тропических орхидей, характеризующихся очень низкой плодозавязываемостью [41].

Урожай семян определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности на среднее число генеративных особей на 1 м². Он составил в разных ЦП от 11,1 тыс. до 169 тыс. семян на 1 м² (см. табл. 8). Несмотря на то, что образуется такое огромное количество семян, прорастает лишь малая их часть, так как для дальнейшего развития им необходима встреча с мицелием совместимого микобионта. Поэтому большая часть проростков

погибает еще на стадии протокорма. Семена этого вида не имеют периода покоя и прорастают сразу, попав в почву, поэтому не могут образовывать банк семян в почве [42]. Для *P. bifolia* характерны волны возобновления, причиной которых является чередование благоприятных и неблагоприятных периодов для выживания протокормов в почве [43]. Ювенильные растения отмечены во всех обследованных нами ЦП вида в регионе, но максимальное их количество зафиксировано во влажных лесных сообществах, где складываются наиболее благоприятные условия для семенного возобновления вида, выше эффективность опыления и семенная продуктивность.

Заключение

Исследования репродуктивной биологии *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Республики Коми выявили, что ограничения в воспроизводстве, существующие на северной границе ареала вида (более низкое качество семян, короткий вегетационный период и др.), компенсируются образованием большего числа семян в коробочках при общем уменьшении их размера и габитуса всего растения. Семенная продуктивность вида высокая по сравнению с более южными частями ареала вида, одна коробочка содержит в среднем 5 189 семян, средний показатель реальной семенной продуктивности генеративной особи – 59 079 шт. Наилучшие условия для реализации семенного возобновления на территории региона складываются во влажных (сфагновых) лесных сообществах.

Литература

1. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Н.В. Бардунов, С.В. Новиков. М. : Тов. науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
2. Блинова И.В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Т. 113, вып. 1. С. 39–47.
3. Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. 2000. № 145. PP. 367–421. doi: 10.1111/nph.12500
4. Блинова И.В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2009. № 12. С. 76–83.
5. Красная книга Республики Коми / отв. ред. А.И. Таскаев. Сыктывкар : Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. 791 с.
6. Maad J. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces // Evolution. 2000. № 54. PP. 112–123. doi: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00012.x
7. Стецук Н.П. Экологические особенности *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Южного Приуралья // Вестник Оренбургского университета. 2010. № 6(112). С. 34–37.
8. Blinova I.V. Why does *Platanthera bifolia* (L.) Rich (Orchidaceae) have only one green leaf in the Extreme North // Journal Eur. Orch. 2002. № 34 (1). PP. 19–34.
9. Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // Ann. Bot. Fennici. 2003. № 40. PP. 243–253.

10. Фардеева М.Г. Жизненность и многолетняя динамика популяций *Platanthera bifolia* (L.) Rich // Вестник Удмуртского университета. 2013. № 4. С. 57–65.
11. Мартыненко В.А. Сем. Orchidaceae Juss. – Ятрышниковые // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л. : Наука, 1976. Т. 2. С. 118–133.
12. Nilsson L.A. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 1983. № 87. PP. 325–350. doi: 10.1111/j.1095-8339.1983.tb00997.x
13. Nilsson L.A. Characteristics and distribution of intermediates between *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (Orchidaceae) // Nordic Journal of Botany. 1985. № 5. PP. 407–419. doi: 10.1111/j.1756-1051.1985.tb01670.x
14. Dyková D. Ekologie středoevropských orchidejí. České Budějovice : Kopp, 2003. 115 p.
15. Boberg E., Alexandersson R., Jonsson M., Maad J., Ågren J., Nilsson L.A. Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia* // Annals of botany. 2014. № 113. PP. 267–275. doi: 10.1093/aob/mct217
16. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, OR : Dioscorides Press, 1993. 278 p.
17. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66, № 10. PP. 1128–1137.
18. Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67, № 4. PP. 508–518.
19. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, № 4. PP. 512–522. doi: 10.1134/S1995425515040095
20. Ходачек Е.А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 7. С. 995–1009.
21. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
22. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
23. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1960. Т. II. С. 20–40.
24. Кириллова И.А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с. doi: 10.13140/2.1.3841.1848
25. Boberg E., Ågren J. Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia* // Functional Ecology. 2009. № 23. PP. 1022–1028. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x
26. Tollsten L., Bergström L.G. Fragrance chemotypes of *Platanthera* (Orchidaceae) – the result of adaptation to pollinating moths? // Nordic Journal of Botany. 1993. №. 13. PP. 607–613. doi: 10.1111/j.1756-1051.1993.tb00105.x
27. Bateman R.M., Sexton R. Is spur length of *Platanthera* species in the British Isles adaptively optimized or an evolutionary red herring? // Watsonia. 2008. № 27. PP. 1–21.
28. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. : Тов. науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
29. Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherlands : Voerendaal, 2011. 439 p.
30. Sonkoly J.E., Vojtkó A., Török P., Illyés Z., Sramkó G., Tökölyi J., Molnár V.A. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids // Journal of Ecology. 2015. Vol. 104. PP. 343–351. doi: 10.1111/1365-2745.12511

31. Перебора Е.А. Семенная продуктивность орхидных (Orchidaceae) в условиях Северо-Западного Кавказа // Экологический вестник Северного Кавказа. 2005. № 2. С. 120–127.
32. Gamarra R., Herrera I., Ortunez E. Seed micromorphology supports the splitting of *Limnorchis* from *Platanthera* (Orchidaceae) // Nordic Journal of Botany. 2008. Vol. 26, № 1–2. PP. 61–65. doi: [10.1111/j.1756-1051.2008.00135.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2008.00135.x)
33. Bojnansky V., Fargasova A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora : The Carpathian Mountains Region. Springer, 2007. 1046 p.
34. Шибанова Н.Л., Долгих Я.В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского университета. 2010. Вып. 2. С. 4–6.
35. Широков А.И., Крюков Л.А., Коломейцева Г.Л. Морфометрический анализ семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 4, № 8 (36). С. 205–208.
36. Царевская Н.Г. Любка двулистная // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1975. Вып. 2. С. 11–17.
37. Willems J.H., Blinova I., Tromp K. Intraspecific variation in Orchid populations in two different climatic Areas in Europe: Murmansk Region and the Netherlands. II. Population fitness // Jour. Eur. Orch. 2003. № 35 (2). PP. 327–342.
38. Хомутовский М.И. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей : материалы IX Междунар. науч. конф. М. : Тов. научн. изд. КМК, 2011. С. 456–461.
39. Vojtkó A.E., Sonkoly J., Lukács B.A., Molnár V.A. Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary // Acta Biologica Hungarica. 2015. № 66 (2). PP. 231–241. doi: [10.1556/018.66.2015.2.9](https://doi.org/10.1556/018.66.2015.2.9)
40. Кучер Е.Н. Потенциальная семенная продуктивность крымских орхидей из родов *Dactylorhiza* Nevski и *Platanthera* Rich и метод оценки эффективности их опыления // Ученые записки Симферопольского государственного университета. 1998. № 5 (44). С. 18–24.
41. Neiland M., Wilcock C. Fruit set, nectar reward and rarity in the Orchidaceae // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85, № 12. PP. 1657–1671.
42. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. : Мир и семья, 2000. Т. 3: Системы репродукции. С. 510–513.
43. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 147–150.

Поступила в редакцию 01.12.2016 г.; повторно 22.02.2017 г.;
принята 30.03.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.

Авторский коллектив:

Кириллова Ирина Анатольевна – канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28). E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Кириллов Дмитрий Валерьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории компьютерных технологий и моделирования Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28). E-mail: kirdimka@mail.ru

Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* – *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:68–88. doi: [10.17223/19988591/38/4](https://doi.org/10.17223/19988591/38/4)
In Russian, English summary

Irina A. Kirillova, Dmitriy V. Kirillov

Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation

Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic)

Species from the Orchidaceae family due to their biological features are one of the most vulnerable components in vegetation of the boreal zone. The aim of our research was to study reproduction biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) in the Komi Republic where its northern distribution area border is located.

We carried out investigations during 2000-2016 in the area of the Mezen-Vychegda plain and the Northern Urals. We studied 11 coenopopulations (CP) of the species (See Table 1). To study morphometric characteristics of plants we considered their height, the length of inflorescence, as well as the number and the size of leaves and flowers. We analyzed up to 30 generative individuals in each CP. Light microscope LOMO MSP-2 (4.5x zoom) with digital camcorder LOMO TC-500 was used to study seed morphometry. ToupView software was used in the research. We analyzed the average length and width of the seed, the ration of these parameters, seed value, embryo value and seed air space value. In order to estimate seed quality, we took seed mixture from capsules from different plants throughout one CP (at least 600 seeds from each CP). Seeds without embryo were considered invalid. Seed number in capsules was determined using our original approach developed on the basis of the ImageJ 1.5 software (2015). Average daily air temperatures in summer in the given habitats in different years of study are shown in Table 2. We studied fruit set, seed productivity and seed morphometry in 8 CP of the species (CP 1-8) in 2010-2016 (See Tables 3-4).

We established that effectiveness of pollination in the Komi Republic (79.5%) corresponds to the average for the area. Fruit set depends on weather conditions of the vegetation season and specific phytocoenosis (See Table 5). Fruits (11.8-15.0 mm long and 2.7-3.9 mm wide) and seeds (0.66×0.13 mm) (See Fig. 1) of *P. bifolia* were smaller in the model region than in other parts of the species distribution area. We revealed influence of weather and habitat on the seed and embryo values; they were smaller in more severe conditions (See Table 6-7). Seed quality was lower in the northern distribution area border (78.5%) in comparison with the centre of the area. Seed productivity was high (See Table 8); one seed capsule contains, on average, 5189 seeds; real seed productivity of the individual plant - 59079 seeds. Seed yield varied in different coenopopulations from 11.1 to 169 thousand seeds per 1 m². Reproduction limiting on the northern area border (lower seed quality, short vegetation period etc.) is balanced by higher seed production in capsules, whereas their size and plant habitus decrease. In the Komi Republic, the best conditions to realize seed reproduction were found in wet sphagnum forests.

The article contains 1 Figure, 8 Tables, 43 References.

Key words: Orchidaceae; morphometry of orchid seeds; seed quality; fruit set; seed productivity.

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-44-110167 p_a).

References

1. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Data Book of the Russian Federation (Plants and Fungi)]. Bardunov NV and Novikov VS, editors. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2008. 855 p. In Russian

2. Blinova IV. Orchid pollination in Northern latitudes. *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskiiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2008;113(1):39-47. In Russian
3. Arditti J, Ghani AKA. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytol*. 2000;145:367-421.
4. Blinova IV. The estimation of reproductive success in orchid species north of the Arctic circle in Europe. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya – Gerald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2009;12:76-83. In Russian
5. *Krasnaya kniga Respubliki Komi* [The Red Data Book of the Komi Republic]. Taskaev AI, editor. Syktyvkar: Institute of Biology of Komi SC UB RAS; 2009. 791 p. In Russian
6. Maad J. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution*. 2000;54:112-123. doi: [10.1111/j.0014-3820.2000.tb00012.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00012.x)
7. Stecuk NP. Ecological features of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. on the territory of the south Preural. *Vestnik Orenburgskogo universiteta – Vestnik of the Orenburg State University*. 2010;6(112):34-37. In Russian
8. Blinova IV. Why does *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) have only one green leaf in the Extreme North. *Journal Eur. Orch*. 2002;34(1):19-34.
9. Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland). *Ann. Bot. Fennici*. 2003;40:243-253.
10. Fardeeva MB. Vitality and long-term population dynamics of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya «Biologiya. Nauki o Zemle» – The Bulletin of Udmurt University. Biology. Earth Science*. 2013;4:57-65. In Russian
11. Martynenko VA. Semeystvo Orchidaceae Juss. – Jatryshnikovye [The family Orchidaceae Juss.]. In: *Flora Severo-Vostoka evropeyskoy chasti SSSR* [Flora of the northeast of the USSR European part]. Vol. 2. Tolmatchev AI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. pp. 118-133. In Russian
12. Nilsson LA. Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1983;87:325-350. doi: [10.1111/j.1095-8339.1983.tb00997.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1983.tb00997.x)
13. Nilsson LA. Characteristics and distribution of intermediates between *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany*. 1985;5:407-419. doi: [10.1111/j.1756-1051.1985.tb01670.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1985.tb01670.x)
14. Dyková D. Ekologie středoevropských orchidejí. České Budějovice: Kopp; 2003. 115 p. In Czech
15. Boberg E, Alexandersson R, Jonsson M, Maad J, Ågren J, Nilsson LA. Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany*. 2014;113:267-275. doi: [10.1093/aob/mct217](https://doi.org/10.1093/aob/mct217)
16. Dressler RL. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon: Dioscorides Press; 1993. 278 p.
17. Arditti J, Michaud JD, Healey PL. Morphometry of orchid seeds. I. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*. *Amer. J. Bot*. 1979;66(10):1128-1137.
18. Healey PL, Michaud JD, Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native Claifornia and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes*. *Amer. J. Bot*. 1980;67(4):508-518
19. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(4):512-522. doi: [10.1134/S1995425515040095](https://doi.org/10.1134/S1995425515040095)
20. Khodachek EA. Semennaya produktivnost' arkticheskikh rasteniy v fitotsenozakh Zapadnogo Taymyra [Seed productivity of Arctic plants in phytocenoses of the Western Taimyr]. *Botanicheskiiy zhurnal – Botanical Journal*. 1970;55(7):995-1009. In Russian

21. Vaynagiyy IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the methods of studying seed productivity of plants]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
22. Levina RE. Reproductivnaya biologiya semennykh rasteniy. Obzor problemy [Reproductive Biology of Seed Plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
23. Rabotnov TA. The method of studying the seed reproduction of herbaceous plants in communities. In: *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany]. Vol. 2. Lavrenko EM and Korchagin AA, editor. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Press; 1960. pp. 20-40. In Russian
24. Kirillova IA. Orkhidnye Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Severnnyy Ural) [Orchids of the Pechora-Ilychsky reserve (Northern Urals)]. Syktyvkar: Institute of Biology of Komi SC UB RAS; 2010. 144 p. In Russian. doi: [10.13140/2.1.3841.1848](https://doi.org/10.13140/2.1.3841.1848)
25. Boberg E, Ågren J. Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Functional Ecology*. 2009;23:1022-1028. doi: [10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x)
26. Tollsten L, Bergström LG. Fragrance chemotypes of *Platanthera* (Orchidaceae) – the result of adaptation to pollinating moths? *Nordic Journal of Botany*. 1993;13:607-613. doi: [10.1111/j.1756-1051.1993.tb00105.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1993.tb00105.x)
27. Bateman RM, Sexton R. Is spur length of *Platanthera* species in the British Isles adaptively optimized or an evolutionary red herring? *Watsonia*. 2008;27:1-21.
28. Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Tatarenko IV. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana) [Orchids of Russia (biology, ecology and protection)]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2014. 437 p. In Russian
29. Claessens J, Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherlands: Voerendaal; 2011. 439 p.
30. Sonkoly JE, Vojtkó A, Török P, Illyés Z, Sramkó G, Tökölyi J, Molnár VA. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids. *Journal of Ecology*. 2015;104:343-351. doi: [10.1111/1365-2745.12511](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511)
31. Perebora EA. The Orchids (Orchidaceae) seed productivity under conditions of the Northwestern Caucasus. *Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza – The North Caucasus Ecological Herald*. 2005;2:120-127. In Russian
32. Gamarra R, Herrera I, Ortunez E. Seed micromorphology supports the splitting of *Limnorchis* from *Platanthera* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany*. 2008;26(1-2):61-65. doi: [10.1111/j.1756-1051.2008.00135.x](https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2008.00135.x)
33. Bojňanský V, Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Dordrecht: Springer Science & Business Media; 2007. 1046 p.
34. Shibanova NL, Dolgych YaV. The morphometric characteristic of seeds and real seed production of rare species Orchidaceae of Preduralie. *Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya biologiya – Bulletin of Perm University. Biology*. 2010;2:4-6. In Russian
35. Shirokov AI, Kryukov LA, Kolomeitseva GL. Morphometrical analysis of seeds diversity of Orchid species in the Nizhny Novgorod region. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya – Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2007;4(8):205-208. In Russian
36. Tsarevskaya NG. Lyubka dvulistnaya [*Platanthera bifolia*]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti* [Biological Flora of Moscow oblast]. Vol. 2. Rabotnov TA, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1975; pp. 11-17. In Russian
37. Willems JH, Blinova I, Tromp K. Intraspecific variation in Orchid populations in two different climatic Areas in Europe: Murmansk Region and the Netherlands. II. Population fitness. *Jour. Eur. Orch.* 2003;35(2):327-342.

38. Homutovskiy MI. Pollination efficiency of some orchids species in Valday Elevation. In: *Ohrana i kul'tivirovanie orhidey*. Materialy mezhd. nauch. konf. [Orchid Conservation and Cultivation. Proc. of the Int. Sci. Conf. (St. Petersburg, Russia, 26-30 May, 2011)]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2011. 456-461 pp. In Russian
39. Vojtkó AE, Sonkoly J, Lukács BA, Molnár VA. Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary. *Acta Biologica Hungarica*. 2015;66(2):231-241. doi: [10.1556/018.66.2015.2.9](https://doi.org/10.1556/018.66.2015.2.9)
40. Kucher EN. Potentsial'naya semennaya produktivnost' krymskikh orkhidey iz rodov *Dactylorhiza* Nevski i *Platanthera* Rich i metod otsenki effektivnosti ikh opyleniya [Potential seed productivity of the Crimean orchids from the *Dactylorhiza* Nevski and *Platanthera* Rich and the method for assessing the effectiveness of their pollination]. *Uchenye zapiski Simferopol'skogo gosudarstvennogo universiteta*. 1998;5(44):18-24. In Russian
41. Neiland M, Wilcock C. Fruit set, nectar reward and rarity in the Orchidaceae. *Amer. J. Bot.* 1998;85(12):1657-1671.
42. Kulikov PV, Philippov EG. Reproductive strategy of orchids in moderate zone. In: *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. T. 3. Sistemy reproduksii* [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems]. St.-Petersburg: World and Family Publ.; 2000. pp. 510-513. In Russian
43. Vakhrameeva MG, Denisova LV, Nikitina SV. Osobennosti struktury tsenopopulyatsiy vidov semeystva orkhidnykh [Features of the coenopopulation structure of the orchid family species]. In: *Populyatsionnaya ekologiya rasteniy* [Population ecology of plants]. Zaugol'nova LB, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1987. pp. 147-150. In Russian

Received 01 December 2016; Revised 22 February 2017;

Accepted 30 March 2017; Published 15 June 2017

Authors info:

Kirillova Irina A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geobotany and Comparative Floristics, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Kirillov Dmitriy V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Computer Technologies and Models, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: kirdimka@mail.ru

УДК 581.5/.9+574.3

doi: 10.17223/19988591/38/5

Д.В. Санданов, Б.Б. Найданов, В.М. Шишмарев

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

Влияние региональных и локальных факторов среды на распространение и структуру популяций *Scutellaria baicalensis* Georgi

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ
(проект №16-54-53057) и частично по бюджетной теме № VI.52.1.7.

На протяженном широтно-долготном градиенте на территории Восточной Азии проведено комплексное изучение популяций *Scutellaria baicalensis* Georgi и фитоценозов с участием вида. Изучена онтогенетическая структура 48 популяций, проанализировано 488 геоботанических описаний. ССА-ординация выявила, что видовое богатство сообществ с участием изучаемого вида связано с фактором увлажнения. На уровне фитоценозов региональные и локальные факторы среды показывают сходные тренды. При этом основные макроклиматические показатели являются лимитирующими распространение вида. Среди региональных факторов выявлены более сильные взаимосвязи демографических параметров с переменными ENVIREM по сравнению с переменными BIOCLIM. Локальными факторами, связанными с онтогенетической структурой популяций, являются степень пастбищной дигрессии и экотопологические условия местообитаний вида. Полученные результаты свидетельствуют о возможности значительного ухудшения состояния периферийных популяций *S. baicalensis* при интенсификации процессов аридизации в регионе. Поэтому необходим мониторинг численности и демографических показателей в краевых местонахождениях, находящихся на лимите увлажнения.

Ключевые слова: факторы среды; климатические переменные; локальные условия; экологические шкалы; структура популяций и сообществ.

Введение

При изучении биологических особенностей вида важной характеристикой являются динамика и состояние его популяций в разных частях ареала. Популяционный анализ в различных эколого-географических условиях позволяет выявить факторы, ограничивающие распространение вида и лимитирующие его численность. Известно, что в различных частях ареалов растений наблюдаются отличия в численности и особенностях пространственного размещения. В центральной части ареала вид реализует свои эколого-ценотические и биологические потенции, а на периферии отмечаются

ослабление ценотического статуса, снижение численности и жизнеспособности популяций. Это связано с тем, что для центра ареала вида характерно наличие оптимальных условий для произрастания. При продвижении к периферии возрастает напряженность абиотических и биотических факторов и сокращается площадь пригодных местообитаний. Эту закономерность часто называют «моделью изобильного центра» (abundance-centre model), и некоторые авторы рассматривают ее как общее биогеографическое правило для всех видов [1, 2]. Необходимо отметить, что часто выделение центра и краев ареала происходит по географическому признаку. Однако при этом географически периферические популяции видов могут не быть экологически периферическими вследствие наличия локальных благоприятных условий [3]. Часто на структуру популяций видов оказывают влияние микроклимат и другие локальные условия местообитаний. Особенно это касается реликтовых видов, для них изолированные периферические популяции часто приурочены к рефугиумам, условия которых являются оптимальными для произрастания.

Шлемник байкальский *Scutellaria baicalensis* Georgi – реликтовый вид, распространенный в степях Восточной Азии. Это растение широко используется в народной и традиционной медицине. В многочисленных публикациях подробно изучен химический состав растения (в основном корней) и приведены данные по фармакологической активности основных биологически активных веществ [4–6]. В последние годы активно исследуется генетическое разнообразие вида в природных [7] и культурных популяциях [8] для оценки характера накопления основных действующих веществ – флавоноидов, а также генофонда *S. baicalensis* в целях дальнейшего использования лекарственного сырья [9]. Ранние исследования по экологии и структуре популяций вида в основном проводились на территории Восточного Забайкалья и Дальнего Востока России и при этом не охватывали центральную и периферийные части ареала вида в Монголии и Китае.

Поскольку напряженность факторов изменяется в значительной степени на различных участках ареала, нами выдвинуто предположение, что отдельные факторы или их комплекс могут оказывать влияние на демографию популяций. Поэтому целью нашего исследования явился анализ различных экологических факторов на локальном и региональном уровнях с оценкой их влияния на распространение и структуру популяций *S. baicalensis* в различных регионах Восточной Азии.

Материалы и методики исследования

Сбор материала проводился в различных регионах Восточной Азии: Забайкальский край России, Восточный аймак Монголии и провинция Внутренняя Монголия Китая. Изучены две группы факторов, оказывающих воздействие на онтогенетическую структуру популяций *S. baicalensis*: региональные (набор различных макроклиматических переменных и индек-

сов) и локальные (увлажненность местообитаний, богатство и засоленность почвы, экотопологические характеристики, выпас). В общий анализ включено 19 биоклиматических переменных BIOCLIM (www.worldclim.org) и 9 переменных и индексов ENVIREM [10]. На основе точных географических координат для каждого местообитания получены количественные данные, которые в дальнейшем вовлекались в общий анализ. Изученные популяции находились на разнонаправленных градиентах основных климатических параметров, что в целом обусловило мозаику различных местообитаний (рис. 1).

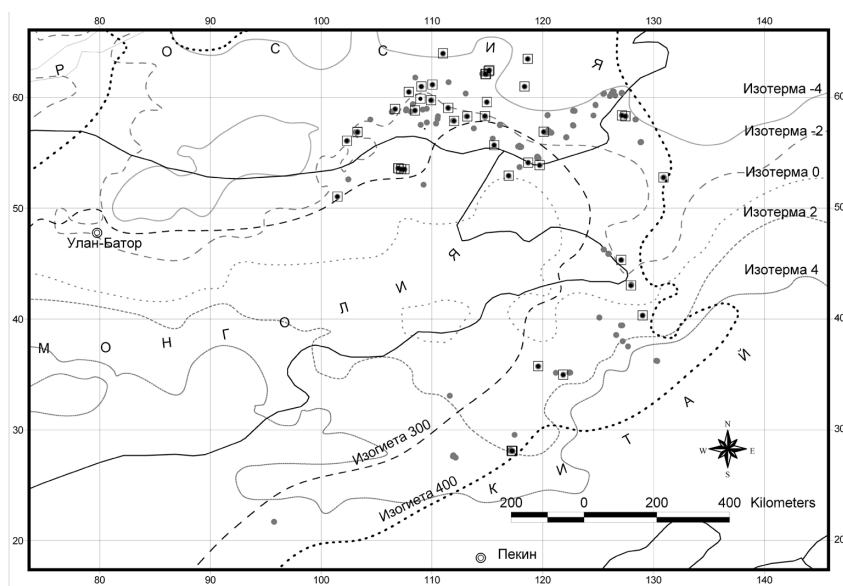


Рис. 1. Распределение основных макроклиматических параметров на изучаемой территории. Серыми точками обозначены местонахождения, где выполнялись геоботанические описания, квадратами – изученные популяции *Scutellaria baicalensis*. Изотермы показаны серыми линиями, изогеты – черной пунктирной и точечной линиями

[Fig. 1. Distribution of the main macroclimatic parameters in the study area. Places, where relevés were taken, are marked by gray points, studied populations of *Scutellaria baicalensis* - by white quadrates. Isotherms are showed by gray lines, isohyets - by black dash and dotted lines]

Для анализа экологической приуроченности вида использовано 128 геоботанических описаний из коллекции «Database of Siberian Vegetation (DSV)» международной метабазы фитоценозов «Global Index of Vegetation-Plot Databases» под индексом AS-RU-002 [11] и 360 описаний с территории Забайкалья, Монголии и Китая (261 описание выполнено авторами статьи, 99 – А.Ю. Королёком и Н.А. Дулеповой). Хранение и обработка данных проводились с использованием программ IBIS 6.2 [12]. Для выявления экологических факторов, отвечающих за дифференциацию сообществ, применен канонический корреляционный анализ CCA, реализованный в

программе PAST 3.06 [13]. Для характеристики экологической структуры растительных сообществ с участием *S. baicalensis* использованы экологические оптимумы растений Южной Сибири [14]. Влияние выпаса оценивалось по модифицированной 5-балльной шкале пастбищной дигрессии (градации: 1 – влияние выпаса очень слабое или отсутствует, 2 – слабый выпас, 3 – умеренный выпас, 4 – сильный выпас, 5 – сбой). Для анализа эколого-топологической приуроченности вида нами использован метод «модель сопки» [15], модифицированный ранее для оценки различных параметров видов [16]. В целом изучено 48 ценопопуляций (ЦП) вида в разных частях ареала (см. рис. 1). Для изучения онтогенетической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывалось 25–45 пробных площадок размером 1 м². Использовались линейные трансекты, шаг трансекты зависел от площади, занимаемой конкретной ценопопуляцией. Для характеристики онтогенетической структуры применяли общепринятые демографические показатели: индексы восстановления и замещения [17], индекс старения [18], индексы возрастности и эффективности [19]. Экологическая плотность (экз./м²) рассчитывалась исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства [20]. Взаимозависимость факторов среды и параметров структуры ценопопуляций изучалась с помощью корреляционного анализа. Степень связи определялась значениями коэффициента корреляции (r) между изучаемыми признаками. Все изученные параметры (кроме проективного покрытия изучаемого вида) характеризовались нормальным распределением, поэтому для анализа использовались линейные корреляции по Пирсону. Статистическая обработка данных проводилась в программе PAST 3.06 [13].

Результаты исследования и обсуждение

Scutellaria baicalensis – травянистый стержнекорневой поликарпик, размножение осуществляется только семенным путем. Вид встречается в различных вариантах степных растительных сообществ, но большей частью приурочен к нителистниковым степям. Ранее [21, 22] подробно изучены фитоценотическая приуроченность *S. baicalensis* и взаимосвязи эколого-ценологических условий с демографическими показателями популяций.

Основная часть ареала вида в России сосредоточена в Восточном Забайкалье, что подтверждается ранними исследованиями [4]. На Дальнем Востоке вид встречается спорадически и представлен небольшими популяциями, поэтому внесен в региональные списки охраны [23, 24]. Центральная часть ареала вида сосредоточена в Восточном Китае, отмечены единичные находки вида на территории Северной Кореи и Японии. Изучение ареала вида показало, что его северная граница ограничена изотермой -4°C , западная – изогистой в 200 мм (рис. 2).

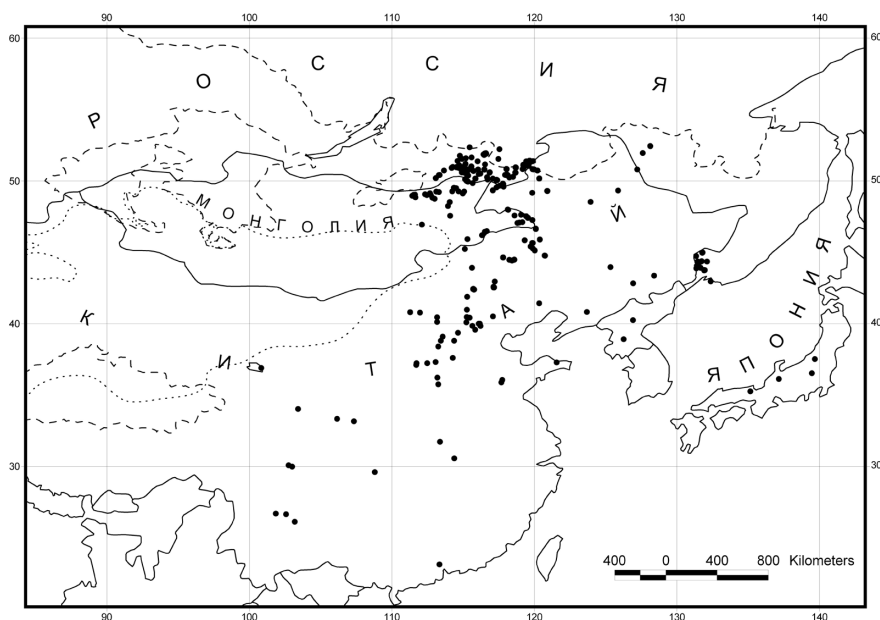


Рис. 2. Распространение *Scutellaria baicalensis*. Точками обозначены местонахождения вида, пунктирной линией – изотерма -4°C , точечной – изогия 200 мм
 [Fig. 2. Distribution of *Scutellaria baicalensis*. Dots mark species locations, dashed line -4°C isotherm, dotted line - 200 mm isohyet]

Поскольку для распространения вида более важным является широтный градиент (см. рис. 1), нами отобрано 153 описания с участием *S. baicalensis* из провинции Внутренняя Монголия Китая, выполненных в степных сообществах в направлении от севера к югу. ССА-ординация показала существование нескольких градиентов, связанных с видовым составом сообществ (рис. 3). Первая ось на схеме ординации в первую очередь связана с фактором увлажнения, который определяется как осадками (Bio-12), так и увлажнением почв (IVM). С увеличением увлажнения закономерно увеличивается видовое богатство сообществ (Div). Противоположную направленность имеет фактор теплообеспеченности (Bio-1). В целом первая ось является основной (eigenvalue = 40,29%). На взаимосвязанных градиентах увеличения увлажнения и уменьшения температур сообщества выстроились от сухих степей до остепненных лугов и луговых степей. Вторая ось менее значима (eigenvalue = 22,57%). В большей мере за распределение описаний на ней отвечают различия в высоте над уровнем моря. Так, в верхней части ординационной схемы сгруппировались описания в диапазоне 1 100–1 500 м, а в нижней – ценозы при высотах 700–1 100 м.

Ранее проведенный анализ фитоценотической приуроченности вида выделил пять основных типов растительных сообществ, которые характеризовались близким флористическим составом вследствие экологического

сходства их местообитаний [22]. Проведенная ординация всех описаний, где изучались популяционные характеристики, показала сходство ряда местообитаний из Забайкалья и Внутренней Монголии (рис. 4). В этом плане наименьшим уровнем увлажненности характеризовались растительные сообщества Монголии, что также подтверждается их позициями на периферии ареала вида при лимите увлажнения (см. рис. 1).

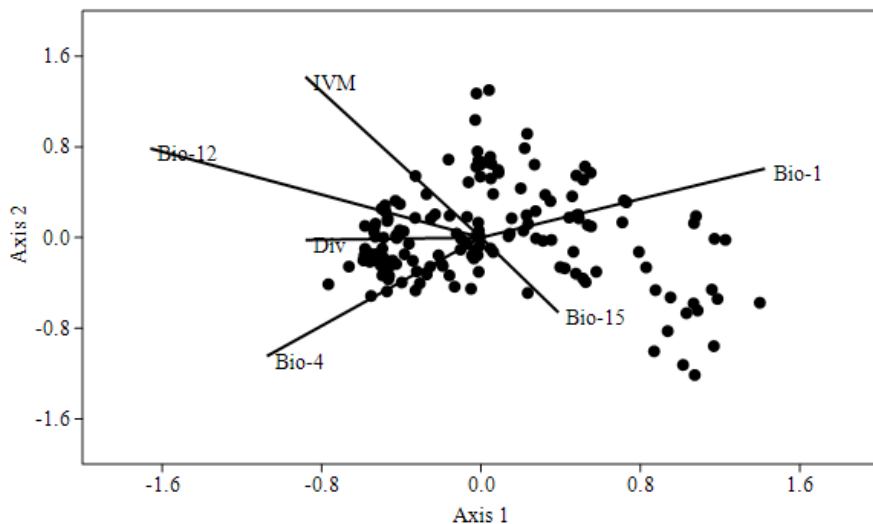


Рис. 3. CCA-ординация описаний с участием *Scutellaria baicalensis*.

Bio-1 – среднегодовая температура, Bio-4 – сезонность температуры, Bio-12 – годовая сумма осадков, Bio-15 – сезонность осадков, Div – число видов на описание, IVM – градации увлажнения по экологическим шкалам)
 [Fig. 3. CCA-ordination of relevés with *Scutellaria baicalensis*. Bio-1 - Mean annual temperature, Bio-4 - Temperature seasonality, Bio-12 - Mean annual precipitations, Bio-15 - Precipitation seasonality, Div - Species richness on each plot, IVM - Indicator value for moisture]

Для оценки влияния пастбищной дигрессии нами отобраны модельные популяции в одинаковых фитоценозах для трех географически удаленных регионов: Забайкалье (нителистниковая степь), Монголия (крыловоковыльная степь), Внутренняя Монголия (байкальскоковыльная степь) (таблица). При слабом уровне выпаса для популяций *S. baicalensis* характерны наличие полноценного онтогенетического спектра и высокая плотность популяций. При умеренной пастбищной дигрессии плотность популяций снижается и происходит выпадение ювенильных и имматурных особей, которые наиболее восприимчивы не только к поеданию, но и к вытаптыванию. При перевыпасе происходит частичная или полная элиминация особей прегенеративного и / или сенильного периода и наблюдаются популяции регрессионного типа. При этом отмечаются низкие показатели плотности популяций, которые в основном представлены генеративными особями, устойчивыми к пастбищной нагрузке (таблица).

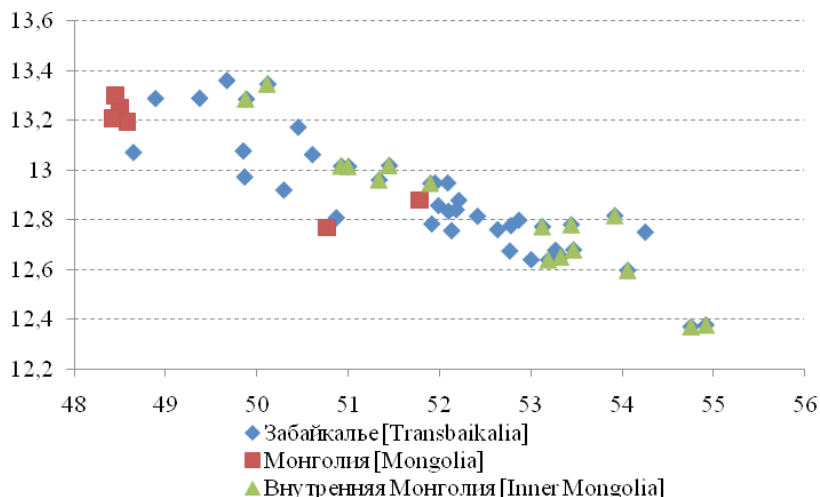


Рис. 4. Ординация растительных сообществ с участием *Scutellaria baicalensis*.

На оси абсцисс – градации увлажнения по оптимальным шкалам

А.Ю. Королюка [14], на оси ординат – градации богатства-засоленности почв

[Fig. 4. Ordination of plant communities with *Scutellaria baicalensis*.

On the Y axis - Indicator value for moisture calculated according to optimum scales

of AYu Korolyuk [14], on the X axis - Indicator value for soil richness and salinity]

Онтогенетическая структура популяций *Scutellaria baicalensis* при различной степени пастбищной дигрессии

[Ontogenetic structure of *Scutellaria baicalensis* populations under different types of grazing]

Регион [Region]	Пастбищ- ная дигрес- сия [Grazing]	Онтогенетическое состояние особей, % [Ontogenetic state of individuals, %]							Плотность популяции, особей/м ² [Population density, individuals per square]
		j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss, s	
Забайкалье [Transbaikalia]	Слабая [Slight]	4,1	14,3	36,7	25,5	9,2	4,1	6,1	3,27
	Умеренная [Moderate]	0	4,8	12,1	15,7	28,9	22,9	15,6	1,97
	Сильная [High]	0	0	0	29,2	33,3	4,2	33,3	0,77
Монголия [Mongolia]	Слабая [Slight]	13,3	29,7	42,9	3,9	7,8	1,6	0,8	2,67
	Умеренная [Moderate]	0	0	11,8	26,5	52,9	5,9	2,9	2,72
	Сильная [High]	0	0	0	36,4	54,5	9,1	0	0,44
Внутренняя Монголия [Inner Mongolia]	Слабая [Slight]	1,9	3,8	10,5	31,4	43,8	5,7	2,9	3,5
	Умеренная [Moderate]	0	0	25,6	65,1	9,3	0	0	1,43

Примечание [Note]. Онтогенетические состояния [Ontogenetic states]: j – ювенильное [juvenile]; im – имматурное [immature]; v – виргинильное [virgin]; g₁ – молодое генеративное [young-generative]; g₂ – средневозрастное генеративное [middle generative]; g₃ – старое генеративное [old generative]; ss – субсенильное [subsenile]; s – сенильное [senile].

Описанные закономерности частично обсуждены нами ранее [25]. Корреляционный анализ данных всех изученных популяций показал незначительную связь индекса возрастности растений со степенью пастбищной дигрессии ($r = 0,56$), что в некоторой степени отражает тренд снижения численности молодых особей при высокой степени выпаса. По-видимому, для выявления более детальных взаимосвязей необходимы дополнительные исследования с тщательно отобранной выборкой местообитаний с учетом типов фитоценозов или флористического состава сообществ.

Изучаемый вид встречается на склонах различной экспозиции и крутизны, при этом предпочитает петрофитные местообитания в срединной части склона и на верхушках сопок. Эти данные подтверждаются экотопологическими моделями (рис. 5). Выявлено, что на пологих склонах разных экспозиций у сообществ с участием *S. baicalensis* более высокое проективное покрытие (рис. 5, А) и, соответственно, видовое богатство (рис 5, С). При этом местообитания вида на более крутых склонах южных и юго-западных экспозиций с низким проективным покрытием и видовой насыщенностью характеризуются большей каменистостью (рис. 5, В). Для этих местообитаний также характерно высокое обилие изучаемого вида.

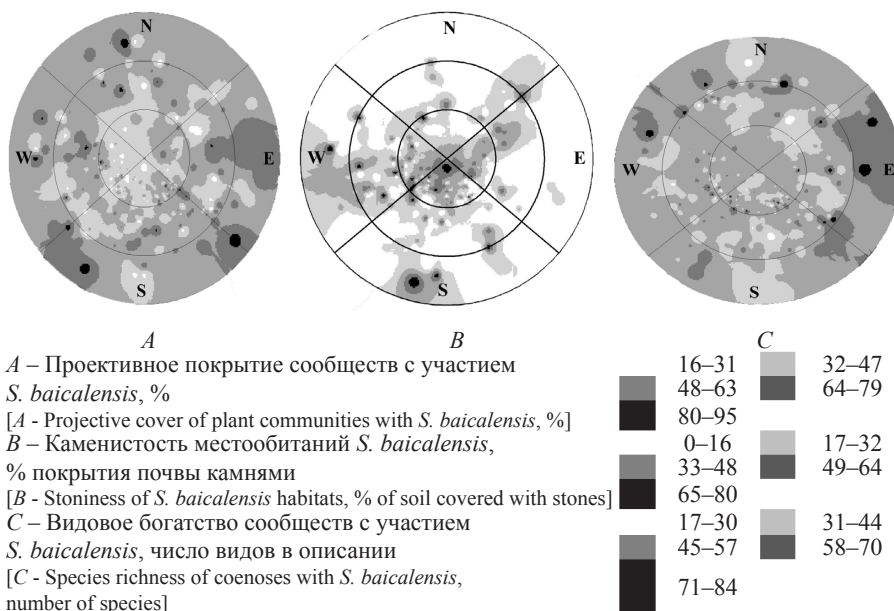


Рис. 5. Модели распределения локальных факторов в местообитаниях *Scutellaria baicalensis* на топо-ординационных схемах

[Fig. 5. Models of local factors distribution in *Scutellaria baicalensis* habitats on topo-ordinated schemes]

Корреляционный анализ выявил слабые связи между локальными условиями среды и онтогенетической структурой популяций изучаемого вида, выраженной в различных демографических индексах. Отмечено, что проективное покрытие сообществ с участием *S. baicalensis* показывает положительные связи с градами увлажнения ($r = 0,55$) и отрицательные с богатством и засолением почв ($r = -0,48$), что подтверждается результатами ординации (см. рис. 3 и 4). Наиболее значимые связи выявлены для проективного покрытия *S. baicalensis* и индекса эффективности ($r = 0,63$). Биоклиматические переменные BIOCLIM также имеют слабые корреляционные связи с онтогенетической структурой популяции и оказывают большее влияние на характер распространения вида (см. рис. 1 и 2). При этом они связаны с такими параметрами сообществ, как средний статус увлажнения по экологическим шкалам и видовая насыщенность (см. рис. 3). Сходные взаимозависимости для растительных сообществ и отдельных видов также отмечены в ряде публикаций [26, 27]. Согласно современным исследованиям переменные ENVIREM гораздо лучше могут выявлять закономерности распространения и особенности экологии видов, так как они в большей степени связаны с экофизиологическими параметрами [10]. Так, нами выявлены сильные положительные корреляционные связи между индексом аридности Торнвайта и индексом возрастности ($r = 0,74$) и индексом старения ($r = 0,86$) и отрицательные с индексом замещения ($r = -0,85$). Эти же демографические индексы также тесно связаны с потенциальной эвапотранспирацией в самой влажной четверти года ($r = 0,72$ и $r = 0,75$ соответственно). Отрицательные корреляционные связи вышеуказанной переменной также характерны для индекса замещения ($r = -0,72$). Полученные результаты показывают, что для изучаемого вида при увеличении засушливости климата в значительной степени снижается семенное возобновление, что отражается в низкой численности особей прегенеративного периода. Сходные закономерности наблюдаются и при высокой пастбищной нагрузке. В свете выявленных климатологами тенденций аридизации климата на территории юга Сибири необходим мониторинг состояния популяций *S. baicalensis* на северо-восточной границе ареала вида в Забайкалье. Необходимо также отметить, что дальнейшие исследования в этом направлении (на примере разных видов и сообществ) могут быть перспективными в рамках концепции пула видов [28, 29].

Заключение

Проведенные исследования показали, что биоклиматические факторы в большей степени оказывают влияние на распространение *S. baicalensis* и характеристики фитоценозов с участием вида. Показатели локальных факторов также позволяют проводить оценку растительных сообществ, обилия и экологических предпочтений изучаемого вида, но слабо связаны с онтоге-

нетическими параметрами популяций. На уровне растительных сообществ распределение и характер влияния региональных и локальных факторов являются в значительной степени сходными. Использование переменных и индексов ENVIREM показало значимые взаимосвязи на популяционном уровне (в частности, демографические параметры), что позволило оценить перспективы развития периферийных популяций вида при интенсификации процессов аридизации. Отмечено, что некоторые локальные факторы, такие как выпас, могут также оказывать большое влияние на онтогенетическую структуру популяций. Распределение и обилие вида тесно связано со структурой ландшафта, поэтому актуальной является дальнейшая подробная оценка экотопологических характеристик местообитаний *S. baicalensis*.

Литература

1. Gaston K. The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford : Oxford University Press, 2003. 266 p.
2. Guo Q.F., Taper M., Schoenberger M., Brandle J. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin // *Oikos*. 2005. Vol. 108. PP. 47–57.
3. Gerst K.L., Angert A.L., Venable D.L. The effect of geographic range position on demographic variability in annual plants // *Journal of Ecology*. 2011. Vol. 99. PP. 591–599.
4. Гольдберг Е.Д., Дыгай А.М., Литвиненко В.И., Попова Т.П., Суслов Н.И. Шлемник байкальский. Фитохимия и фармакологические свойства. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1994. 222 с.
5. Gao Z., Huang K., Yang X., Xu H. Free radical scavenging and antioxidant activities of flavonoids extracted from the radix of *Scutellaria baicalensis* Georgi // *Biochimica et Biophysica Acta – General Subjects*. 1999. Vol. 1472, is. 3. PP. 643–650.
6. Min L. New therapeutic aspects of flavones: the anticancer properties of *Scutellaria* and its main active constituents wogonin, baicalein and baicalin // *Cancer treatment reviews*. 2009. Vol. 35, is. 1. PP. 57–68.
7. Bai Ch., Wen M., Zhang L., Li G. Genetic diversity and sampling strategy of *Scutellaria baicalensis* germplasm resources based on ISSR // *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2013. Vol. 60. PP. 1673–1685.
8. Yuan Q., Zhang Zh., Hu J., Guo L., Shao A., Huang L. Impacts of recent cultivation on genetic diversity pattern of a medicinal plant, *Scutellaria baicalensis* (Lamiaceae) // *BMC Genetics*. 2010. Vol. 11 (29).
9. Su S., He Ch., Li L., Chen J., Zhou T. Genetic characterization and phytochemical analysis of wild and cultivated populations of *Scutellaria baicalensis* // *Chemistry & Biodiversity*. 2008. Vol. 5. PP. 1353–1363.
10. Title P.O., Bemmels J.B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // *Ecography*. 2017. doi: [10.1111/ecog.02880](https://doi.org/10.1111/ecog.02880)
11. Korolyuk A.Yu., Zverev A.A. Database of Siberian Vegetation (DSV) // *Biodiversity & Ecology*. 2012. Vol. 4. PP. 312.
12. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ Пресс, 2007. 304 с.
13. Hammer Ø., Harpe D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4 (1). PP. 1–9.

14. Королук А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул ; Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–38.
15. Королук А.Ю. Модель сопки – метод анализа структуры растительного покрова // Растительность России. 2008. № 13. С. 117–122.
16. Санданов Д.В., Дулепова Н.А., Гармаева Л.Л. *Fornicium uniflorum (Asteraceae)* в Забайкалье: распространение, экология, структура сообществ и популяций // Растительный мир Азиатской России. 2016. № 2 (22). С. 25–31.
17. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
18. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола : МарГУ, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
19. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
20. Одум Ю. Экология. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
21. Санданов Д.В. Оценка состояния ценопопуляций восточноазиатских видов растений в различных частях ареала // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 2 (6). С. 80–87.
22. Санданов Д.В. Оценка фитоценоотической приуроченности восточноазиатских степных растений в связи с демографическими характеристиками популяций // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : сб. науч. ст. по материалам междунар. науч.-практ. конф. Барнаул : Изд-во Алтайского гос. ун-та, 2015. С. 219–224.
23. Красная книга Амурской области : редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / ред. О.Н. Кожемяко и др. Благовещенск : Изд-во БГПУ, 2009. 446 с.
24. Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / ДВО РАН, Ин-т комплекс. анализа регион. проблем ; отв. ред. Т.А. Рубцова ; науч. ред. С.Д. Шлотгауэр. Новосибирск : АРГА, 2006. 248 с.
25. Бухашеева Т.Г., Санданов Д.В., Асеева Т.А., Чирикова Н.К., Шишмарев В.М. Возрастная структура ценопопуляций и сырьевая фитомасса *Scutellaria baicalensis* Georgi (Lamiaceae) // Растительные ресурсы. 2007. Т. 43, вып. 4. С. 23–31.
26. Raatikainen K.M., Heikkinen R.K., Pykälä J. Impacts of local and regional factors on vegetation of boreal semi-natural grasslands // Plant Ecology. 2007. Vol. 189. PP. 155–173.
27. Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C., Plantureux S. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands: a review // Agronomy for Sustainable Development. 2012. Vol. 32, is. 1. PP. 133–160.
28. Houseman G.R., Gross K.L. Linking grassland plant diversity to species pools, sorting and plant traits // Journal of Ecology. 2011. Vol. 99. PP. 464–472.
29. Li L., Liu Y., Wang X., Fang J., Wang Q., Zhang B., Xiao P., Mohammad A., Terwei A. Different effect of regional species pool on plant diversity between forest and grassland biomes in arid Northwest China // PLoS ONE. 2015. Vol. 10 (7): e0131982. doi: [10.1371/journal.pone.0131982](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131982)

Поступила в редакцию 03.03.2017; повторно 21.04.2017 г.;
принята 26.04.2017; опубликована 15.06.2017

Авторский коллектив:

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

E-mail: sdenis1178@mail.ru

Найданов Булат Борисович – канд. биол. наук, ведущий инженер лаборатории флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Россия, 670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6).

E-mail: orongoy930@yandex.ru

Шишмарев Вячеслав Михайлович – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории медико-биологических исследований Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Россия, 670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6).

E-mail: shishmarevslava@rambler.ru

Sandanov DV, Naidanov BB, Shishmarev VM. Influence of regional and local environmental factors on the distribution and population structure of *Scutellaria baicalensis* Georgi. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:89-103. doi: 10.17223/19988591/38/5 In Russian, English summary

Denis V. Sandanov, Bulat B. Naidanov, Vyacheslav M. Shishmarev

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

Influence of regional and local environmental factors on the distribution and population structure of *Scutellaria baicalensis* Georgi

Dynamics and condition of species populations in different parts of their distribution is a very important part of studies of species biology. This kind of research is useful for relict species, which have isolated populations confined to refugia at the edges of their distribution. *Scutellaria baicalensis* Georgi is a relict species, growing in the steppes of East Asia. This plant is widely used in folk and traditional medicine. The aim of our study was to analyze different environmental factors on regional and local scales with assessment of their influence on distribution and population structure of *S. baicalensis* in different regions of East Asia.

We collected the material throughout a long latitudinal and longitudinal gradient within East Asia (Latitude - between 29-65 degrees, Longitude - between 100-130 degrees) (See Fig. 1). 19 bioclimatic variables (www.worldclim.org) and 9 ENVIREM variables (<http://envirem.github.io/#downloads>) were involved in the analysis. We estimated ecological features of the species on the basis of 488 relevés. CCA-ordination was carried out in PAST 3.06. Eco-topological confinement of species was evaluated on planar models. We studied 48 populations in different parts of species distribution. Ontogenetic structure was considered using common indices applied in plant demography: index of regeneration, index of substitution, index of senescence, index of age-ness, and index of efficiency. Relationships between environmental factors and species demography were analyzed with Pearson linear correlations.

The northern edge of *S. baicalensis* distribution was limited by -4° isotherm, and the western part was shaped by 200 mm isohyet (See Fig. 2). CCA-ordination of 153 relevés from Inner Mongolia showed the importance of moisture which is determined by precipitations(bio-12) and soil moisture (IVM) (See Fig. 3). This trend was also connected with species richness (Div). In general, the first axis is more important (eigenvalue=40.29%). The second axis is less important (eigenvalue=22.57%) and mostly characterized by the elevation. On the upper part of ordination scheme, there are relevés within 1100 to 1500 m, on the bottom - within 700 to 1100 m. The ordination of all relevés with the studied populations revealed low soil moisture parameters in steppe communities of Mongolia (See Fig. 4). Population demography also depends on the grazing level (See Table). The studied species prefers petrophytic habitats in the middle part and on top of hills (See Fig. 5). The analysis revealed low correlation between local factors and ontogenetic structure of populations. We obtained similar data for bioclimatic variables and observed high positive correlation between Thornthwaite aridity index and age-ness index ($r=0.74$) and senescence index ($r=0.86$), and negative

correlation for substitution index ($r=-0.85$). All these demographic indices also showed good correlation with mean monthly PET of the wettest quarter ($r=0.72$; $r=0.75$; $r=-0.72$, respectively). The obtained results demonstrated that after an increase in climate aridity seed reproduction of species decreased, which resulted in a low quantity of young individuals. In view of recently revealed tendencies towards an increase in aridity in the studied region, it is necessary to monitor *S. baicalensis* populations at the north-western edge of species distribution in Transbaikalia.

The article contains 5 Figures, 1 Table, 29 References.

Key words: environmental factors; bioclimatic variables; local conditions; plant species indicator values; population and community structure.

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project 16-54-53057) and partially by budget Project No VI.52.1.7

Acknowledgments: Authors express their sincere gratitude to Dr.Sci. (Biol.) AYu. Korolyuk (Central Siberian Botanical Garden of SB RAS, Russia) for presenting necessary relevés and a part of data with bioclimatic variables, and PhD S. Rosbakh (University of Regensburg, Germany) for good discussion of general ideas of the paper and help with preparing and analysis of the data.

References

1. Gaston K. The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford: University Press; 2003. 266 p.
2. Guo QF, Taper M, Schoenberger M, Brandle J. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. *Oikos*. 2005;108:47-57.
3. Gerst KL, Angert AL, Venable DL. The effect of geographic range position on demographic variability in annual plants. *Journal of Ecology*. 2011;99:591-599.
4. Gol'dberg ED, Dygay AM, Litvinenko VI, Popova TP, Suslov NI. Shlemnik baykal'skiy. Fitokhimiya i farmakologicheskie svoystva [Phytochemistry and pharmacological properties]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1994. 222 p. In Russian
5. Gao Z, Huang K, Yang X, Xu H. Free radical scavenging and antioxidant activities of flavonoids extracted from the radix of *Scutellaria baicalensis* Georgi. *Biochimica et Biophysica Acta – General Subjects*. 1999;1472(3):643-650.
6. Min L. New therapeutic aspects of flavones: The anticancer properties of *Scutellaria* and its main active constituents wogonin, baicalein and baicalin. *Cancer treatment reviews*. 2009;35(1):57-68.
7. Bai Ch, Wen M, Zhang L, Li G. Genetic diversity and sampling strategy of *Scutellaria baicalensis* germplasm resources based on ISSR. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2013;60:1673-1685.
8. Yuan Q, Zhang Zh, Hu J, Guo L, Shao A, Huang L. Impacts of recent cultivation on genetic diversity pattern of a medicinal plant, *Scutellaria baicalensis* (Lamiaceae). *BMC Genetics*. 2010;11:29.
9. Su S, He Ch, Li L, Chen J, Zhou T. Genetic characterization and phytochemical analysis of wild and cultivated populations of *Scutellaria baicalensis*. *Chemistry & Biodiversity*. 2008;5:1353-1363.
10. Title PO, Bemmels JB. ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*. 2017. doi: [10.1111/ecog.02880](https://doi.org/10.1111/ecog.02880)
11. Korolyuk AYu, Zverev AA. Database of Siberian Vegetation (DSV). *Biodiversity & Ecology*. 2012;4:312.
12. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Textbook]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian

13. Hammer Ø, Harpe DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001;4(1):1-9.
14. 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
15. Korolyuk AYU. Hill model – method of vegetation structure analysis. *Rastitel'nost' Rossii – Vegetation of Russia*. 2008;13:117-122. In Russian
16. Sandanov DV, Dulepova NA, Garmaeva LL. *Fornicium uniflorum* (Asteraceae) in Transbaikalia: distribution, ecology, community and population structure. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii*. 2016;2(22):25-31. In Russian, English summary
17. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar" Publ.; 1995. 224 p. In Russian
18. Glotov NV. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On the estimation of age structure parameters of plant populations]. In: *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede*. Ch. 1. [Life of populations in a heterogeneous environment. Pt. 1]. Yoshkar-Ola: Mariy El State University Publ.; 1998. pp. 146-149. In Russian
19. Zhivotovsky LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32:1-5.
20. Odum EP. Ekologiya [Ecology]. Vol. 2. Translated from English Vilenkin Ya; Sokolov VE, editor. Moscow: Mir Publ.; 1986. 376 p. In Russian
21. Sandanov DV. Assessment of East-Asian plants population's traits in different parts of their area. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii*. 2010;2(6):80-87. In Russian, English summary
22. Sandanov DV. Otsenka fitotsenoticheskoy priurochennosti vostochnoaziatskikh stepnykh rasteniy v svyazi s demograficheskimi kharakteristikami populyatsiy [The assessment of phytocoenotic confinement of East-Asian steppe plants in connection with population demography]. In: *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii*. Sbornik nauchnykh statey po materialam XIV mezhd. nauch.-prakt. konf. [Problems of Botany of South Siberia and Mongolia. Proc. of the 14th Int. Sci. & Pract. Conf. (Barnaul, Russia, 22-29 May, 2015)]. Shmakov AI and Kopytina TM, editors. Barnaul: Altai State University Publ.; 2015. pp. 219-224. In Russian
23. *Krasnaya kniga Amurskoy oblasti: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov* [The Red Data Book of Amur region: Rare and Endangered Species of Animals, Plants and Fungi]. Kozhemyako ON, editor. Blagoveshchensk: BGPU Publ.; 2009. 446 p. In Russian
24. *Krasnaya kniga Evreyskoy avtonomnoy oblasti. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy rasteniy i gribov* [The Red Data Book of the Jewish Autonomous Region. Rare and Endangered Species of Plants and Fungi]. Rubtsova TA and Shlotgauer SD, editors. Novosibirsk: ARG Publ.; 2006. 248 p. In Russian
25. Bukhasheeva TG, Sandanov DV, Aseeva TA, Chirikova NK, Shishmarev VM. Coenopopulations age structure and raw material phytomass of *Scutellaria baicalensis* (Lamiaceae) in Eastern Zabaikalye. *Rastitel'nye resursy*. 2007;43(4):23-31. In Russian
26. Raatikainen KM, Heikkinen RK, Pykälä J. Impacts of local and regional factors on vegetation of boreal semi-natural grasslands. *Plant Ecology*. 2007;189:155-173.
27. Gaujour E, Amiaud B, Mignolet C, Plantureux S. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 2012;32(1):133-160.
28. Houseman GR, Gross KL. Linking grassland plant diversity to species pools, sorting and plant traits. *Journal of Ecology*. 2011;99:464-472.

29. Li L, Liu Y, Wang X, Fang J, Wang Q, Zhang B, Xiao P, Mohammat A, Terwei A. Different effect of regional species pool on plant diversity between forest and grassland biomes in arid Northwest China. *PLoS ONE*. 2015;10(7):e0131982. doi: [10.1371/journal.pone.0131982](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131982)

Received 03 March 2017; Revised 21 April 2017;

Accepted 26 April 2017; Published 15 June 2017

Author info:

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

E-mail: sdenis1178@mail.ru

Naidanov Bulat B, Cand. Sci. (Biol.), Leading Engineer, Laboratory of Floristics and Geobotany, Federal State Budgetary Institution of Science Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakhyanovoi Str., Ulan-Ude 670047, Russian Federation.

E-mail: orongoy930@yandex.ru

Shishmarev Vyacheslav M, Cand. Sci. (Biol.), Junior Reasercher, Laboratory of Medical and Biological Studies, Federal State Budgetary Institution of Science Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakhyanovoi Str., Ulan-Ude 670047, Russian Federation.

E-mail: shishmarevslava@rambler.ru

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 581(3-5.16) + 634.016
doi: 10.17223/19988591/38/6

С.Н. Горошкевич

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

Динамика роста и плодоношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): цикличность или ациклические колебания?

Работа выполнена за счет базового бюджетного финансирования (ФАНО)
при поддержке РФФИ (проекты № 15-04-03924 и 15-04-03483).

Методом многолетних наблюдений (1990–2007 гг.) изучена динамика радиального роста и плодоношения кедра сибирского в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины. Динамика роста – это циклический процесс с четко выраженной положительной автокорреляцией. Динамика плодоношения представляла собой случайный (ациклический) процесс. Очень высокие и очень низкие урожаи без какой-либо закономерности чередовались на протяжении очень коротких периодов. Это предполагает полное отсутствие автокорреляций и случайный характер многолетней динамики внешних факторов, влияющих на плодоношение. Обсуждены причины существенных различий между динамикой роста и динамикой плодоношения.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*; прирост по диаметру; семенная продуктивность; флуктуации во времени.

Введение

Многолетнюю динамику жизнедеятельности деревьев, ее характер и приросту обычно изучают на примере размера и структуры годичного кольца древесины, что объясняется относительной методической легкостью ретроспективного восстановления признаков за длительный период времени. Имеющиеся достижения систематизированы в ряде обобщающих работ [1–6].

Радиальный рост ствола неплохо характеризует состояние вегетативной сферы дерева, но почти ничего не говорит о состоянии его репродуктивной сферы. Между тем именно успешное воспроизводство является важнейшей функцией любых живых организмов. Многолетние ряды репродуктивных признаков, подобные рядам радиального прироста ствола, у хвойных получают по следам, оставляемым шишками на ветвях [7–9]. В модифицированном виде (по внутренним следам от шишек, скрытым в древесине ветвей),

этот метод позволяет восстанавливать динамику плодоношения за многие десятки лет [10]. Анализ длительных рядов динамики плодоношения кедра сибирского в различных районах Западной и Восточной Сибири показал, что в них, так же как и в рядах радиального прироста, присутствуют циклы самой разнообразной протяженности и амплитуды, но структура цикличности принципиально иная [11–16].

Это направление исследований изначально развивалось как боковая ветвь дендрохронологии – «репрохронология», по определению В.Н. Воробьева [17]. В этом качестве репрохронология своими средствами пытается решать классические дендрохронологические задачи, даже такие специфические, как, например, реконструкция климатов прошлого [16]. При этом задачи репродуктивной биологии древесных растений и лесного семеноводства остаются, как правило, вне поля зрения исследователей. Настоящая работа призвана посмотреть на динамику плодоношения именно с этой стороны.

Обсуждая природу погодичной динамики семенной продуктивности кедра сибирского, исследователи стремились понять, какие факторы мешают стабильному плодоношению. Самый характерный пример – классические работы Т.П. Некрасовой [18]. На самом деле нестабильность плодоношения в погодичной динамике – это весьма стабильное свойство очень многих, в том числе процветающих, многолетних растений, которое нисколько не мешает их успешному воспроизводству [19, 20]. Скорее всего, этот признак является адаптивным и поддерживается естественным отбором [21, 22]. В настоящей работе сделана попытка обсудить эту тему на примере кедра сибирского.

В динамике плодоношения кедра сибирского отчетливо преобладает, т.е. обеспечивает максимальный вклад в общую изменчивость признака, самый короткий 3–4-летний цикл [14]. Следовательно, именно его исследование наиболее актуально для понимания динамики плодоношения. Ранее ряды погодичной динамики вегетативных и генеративных признаков были рассмотрены нами именно как вариационные ряды, без приуроченности их отдельных элементов к конкретным календарным годам [23]. Оказалось, что для большинства вегетативных признаков характерен обычный, для многих генеративных – огромный размах флуктуаций. Распределение вегетативных признаков близко к нормальному, а распределение генеративных признаков было, как правило, депрессивным, причем низкие значения признака отмечались в несколько раз чаще, чем высокие.

Практически все длительные (более 5 лет) ряды динамики плодоношения кедра сибирского получены по следам на побегах от шишек. Наш 18-летний ряд впервые получен методом прямого учета числа шишек, числа и массы полных семян. Цель данной работы – сравнительный анализ собственно динамики роста и плодоношения кедра сибирского, а также выявление характера и природы различий между ними.

Материалы и методики исследования

Материал собран в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины, на крайнем юге таежной зоны, в Томь-Обском междуречье, 20 км к юго-западу от г. Томска (56°13'36" с. ш., 84°51'54" в. д.). Это Нижне-Сеченовский припоселковый кедровник, тип леса разнотравный, средний возраст 160–180 лет, III класс бонитета, полнота 0,5, средняя высота 22 м, средний диаметр ствола 53 см.

Учет урожая и отбор шишек проводили ежегодно в период с 1990 по 2007 г. В разные годы использовали от 25 до 100 деревьев, в среднем 50–60. В годы, когда число деревьев было одинаковым, состав использованных деревьев отличался не более чем на 15%. Обеспечить наблюдение за одними и теми же деревьями в течение 18 лет было технически невозможно хотя бы потому, что некоторые деревья погибали, их приходилось заменять. Урожай определяли методом подъема в крону, полного стряхивания шишек и их подсчета на земле.

С каждого дерева брали образец 10–15 шишек. В шишках подсчитывали число чешуй в фертильной зоне. Умножением этого признака на 2 получали исходное число семян в шишке. Затем подсчитывали число развитых (нормального размера) семян в шишке. Долю (%) полных семян с развитыми зародышами определяли методом рентгенографии. Из двух последних признаков рассчитывали число полных семян в шишке. Затем по рентгенограмме из каждого образца отбирали 100 полных семян и путем их взвешивания определяли массу одного семени.

Ширину годовичных колец измеряли у 15 деревьев из числа тех, которые в течение всех 18 лет использовались для учета плодоношения. С каждого дерева использовали два керна, взятых на противоположных сторонах ствола.

Результаты исследования

Анализ изменчивости ширины кольца ксилемы в основании ствола показал, что в последние несколько десятилетий использованные деревья явно находились на этапе стабилизации радиального прироста: в ряду представлены только циклические колебания, возрастной тренд отсутствует (рис. 1, *a*). Средняя ширина годовичного кольца ксилемы за последние 18 лет составила $1,97 \pm 0,92$ мм ($C = 16,3\%$). Минимальное значение признака составляет примерно 50% от максимального. Хорошо заметен 4–6-летний цикл. Поэтому налицо значительная автокорреляция прироста: по данным за последние 40 лет, прирост в текущем году положительно связан с приростом в предшествующем году ($r = 0,41$, $p = 0,05$).

Среднее за период наблюдений число шишек на дереве составило 369 ± 71 шт. с колебаниями по годам от 10 до 740 шт., коэффициент вариации – 69% (рис. 1, *b*). Говорить о форме распределения признака при таком небольшом числе наблюдений достаточно сложно. Тем не менее оно

явно депрессивное: за 18 лет не отмечено ни одного года с урожаем шишек в диапазоне от 193 до 391 шт., причем 4 раза урожай был менее 60 шт., 5 раз – более 630 шт.

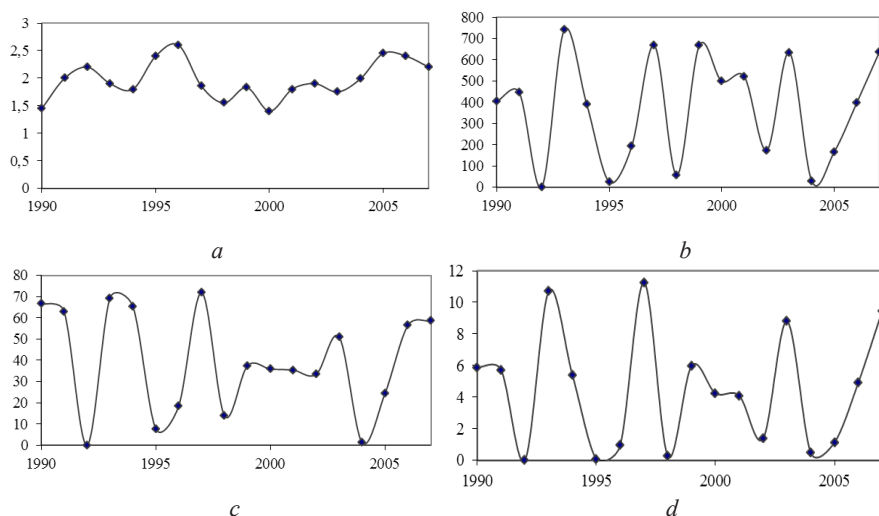


Рис. 1. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в Нижне-Сеченовском припоселковом кедровнике: *a* – ширина годичного кольца, мм; *b* – число зрелых шишек на дереве, шт.; *c* – число полных семян с развитыми зародышами, % от исходного числа семязпочек; *d* – масса полных семян на дереве, кг
[Fig. 1. Dynamics of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) growth and seed production in Nizhne-Sechenovo village-side forest: *a* - Tree ring width, mm; *b* - Mature cone number per tree, pcs; *c* - Fill seeds number, % of initial ovule number; *d* - Fill seed weight per tree, kg]

Анализ динамики признака позволяет довольно четко разделить 18 лет наблюдений на 4 группы по величине урожая шишек:

- в 1992, 1995, 1998 и 2004 гг. – очень низкий (до 50 шишек/дерево);
- в 1996, 2002 и 2005 гг. – низкий (180–200 шишек/дерево);
- в 1990, 1991, 1994, 2000, 2001 и 2006 гг. – средний (390–510 шишек/дерево);
- в 1993, 1997, 1999, 2003 и 2007 гг. – высокий (более 630 шишек/дерево).

В этом ряду оказалось невозможно найти какую-либо закономерность. Так, в двух случаях отмечено два очень низких или низких урожая подряд, один раз между двумя очень низкими или низкими урожаями выявлен интервал три года. В двух случаях отмечено два средних урожая подряд, один раз между двумя средними урожаями установлен интервал 6 лет. Наконец, интервал между высокими урожаями составлял от 1 до 3 лет.

Динамика числа полных семян в процентах от исходного числа семязпочек, характеризующая качество урожая, оказалась еще более сложной: в первую половину периода наблюдений высокие значения признака (5 лет) чередовались с низкими (4 года), во вторую половину периода наблюдений абсолютно преобладали его средние значения (6 лет из 9) (рис. 1, *c*).

Итоговый показатель семенной продуктивности – масса полных семян на дерево – зависел в основном от числа шишек, но положительно был связан также и с числом полных семян в шишке. Поэтому динамика массы полных семян на дерево выступала результирующей по отношению к динамике двух других признаков (рис. 1, *d*). Годы группировались в те же три группы, что и по урожаю шишек, но 1999 г. из-за малого числа семян в шишках переместился из группы высокого в группу среднего урожая:

- 0–0,5 кг, очень низкий урожай (1992, 1995, 1998 и 2004 гг.);
- 1–1,5 кг, низкий урожай (1996, 2002 и 2005 гг.);
- 4–6 кг, средний урожай (1990, 1991, 1994, 1999, 2000, 2001 и 2006 гг.);
- 8,8–11,3 кг, высокий урожай (1993, 1997, 2003 и 2007 гг.).

Концентрация значений признака в пределах этих четырех диапазонов очень высока: в сумме они составляли менее половины от общего диапазона изменчивости! Погодичная динамика признаков произвольна: высокие, средние, низкие и очень низкие урожаи чередовались без какой-либо закономерности. Автокорреляции внутри ряда семенной продуктивности недостоверны. Слабая тенденция к обратной связи убывает с увеличением интервала между годами: $r = -0,39$ между текущим и последующим, $r = -0,24$ между текущим и последующим + 1, $r = 0,07$ между текущим и последующим + 2.

Обсуждение результатов исследования

Попытки найти закономерность в чередовании низких и высоких урожаев семян предпринимались на всем протяжении существования лесного семеноводства. На первых порах хорошо прослеживалось желание исследователей представить динамику плодоношения как *периодический* процесс. В классическом труде Н.С. Нестерова [24] сообщается, что у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) обильные урожаи желудей в Европейской части России бывают строго (!) каждый 6-й год. Этот вывод обосновывается солидным 55-летним рядом наблюдений: за весь этот период лишь один раз, и то из-за конкретной причины (очень сильного поздневесеннего заморозка), очередной высокий урожай отмечен не на 6-й, а на 7-й год после предыдущего. Впрочем, уже в этой работе периодичность плодоношения не рассматривается как абсолютный закон. В частности, о сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) говорится, что в центре Европейской России она обильно плодоносит *в среднем* через 6 лет. Это характеризует не что иное, как *циклический* характер динамики плодоношения. В дальнейшем сообщения о периодическом чередовании урожаев семян у древесных растений появлялись все реже, а о циклическом – все чаще. Уже во 2-м издании своего «Лесного семеноводства» А.П. Тольский [25] пишет только о повторяемости урожаев у разных видов лесных деревьев и приводит только средние сроки между высокими, средними и низкими урожаями семян.

Углублению представлений о динамике плодоношения отчасти способствовала математическая обработка многолетних рядов наблюдений принятыми в дендрохронологии методами, позволяющими выявить структуру цикличности [14, 15, 26]. Выяснилось, что в динамике плодоношения, как и в динамике любого другого природного процесса, одновременно присутствуют самые разнообразные по продолжительности и выраженности циклы, причем их состав и доля очень сильно варьируют в зависимости от происхождения той или иной репрохронологии. Вместе с тем сделан один важный вывод: в динамике плодоношения очень велико значение коротких и самых коротких (2–3-летних) циклов; оно многократно выше, чем в динамике, например, радиального или линейного прироста. Сделав этот вывод, исследователи длинных рядов, в сущности, сами поставили под сомнение необходимость дальнейшего развития этих работ. Действительно, зачем получать и анализировать длинные ряды, если почти вся погодичная изменчивость сосредоточена в коротких циклах. Гораздо важнее, во всяком случае, для репродуктивной биологии древесных растений и лесного семеноводства, тщательно исследовать внутреннюю структуру этих самых коротких циклов. На этом мы, собственно, и сосредоточимся в дальнейшем.

Сам феномен многолетней цикличности любых явлений в живой природе предполагает либо их зависимость от таких же циклических колебаний внешних факторов, либо наличие значимых автокорреляций внутри ряда [3]. В динамике плодоношения это в основном циклические колебания климата и влияние текущего урожая на последующие [27–29].

В колебаниях климата нет циклов продолжительностью меньше 5–6 лет, причем такие короткие циклы выражены едва заметно, а более или менее существенное значение имеют лишь 11- и 22-летние циклы, связанные с солнечной активностью [30–32]. Следовательно, климатически обусловленные циклы плодоношения также не могут иметь меньшую продолжительность. Реальное существование таких циклов должно выражаться в чередовании хотя бы 3–4-летних, а еще лучше – 5–6-летних периодов с относительно повышенными и относительно пониженными урожаями. В литературе нередко встречаются сообщения о таком характере динамики плодоношения, в том числе и даже в первую очередь у кедра сибирского [33–34]. Л.Ф. Правдин [11], обобщивший первые результаты наблюдений, сделал вывод, что у этого вида динамика плодоношения выражается не в смене урожайных лет неурожайными, а в смене периодов с повышенными и пониженными урожаями. Э.Б. Королева [35] установила, что у кедра корейского (*Pinus koraiensis* Sieb. & Zucc.) за 22 года наблюдений отмечено два – повышенных и два периода пониженных урожаев, каждый по 7–8 лет. D. Tomback [36] сообщила о возможности 3–4-летних периодов обильного плодоношения у американского вида кедровых сосен – сосны белоствольной (*P. albicaulis* Engelm.). У кедра сибирского 11-летняя цикличность плодоношения обнаружена в 1950–1960-е гг. в Западной Сибири [37] и на Урале [38]. В обоих случаях иссле-

дователи констатировали положительную связь урожая шишек с солнечной активностью (числами Вольфа). В дальнейшем В.Н. Воробьев [39] на репрезентативном материале 60–70-летних рядов показал, что 10–14-летние циклы если и присутствуют в динамике плодоношения кедра сибирского, то с активностью солнца они связаны слабо, неоднозначно. На юго-востоке Западно-Сибирской равнины климатическая цикличность точно такая же, как и в любом другом регионе планеты: циклов с продолжительностью меньше 5–6 лет не выявлено [40]. В динамике плодоношения кедра, по нашим данным, наоборот, нет сколько-нибудь заметных периодов с длиной больше 3–4 лет. Это означает, что динамика плодоношения никак не связана с цикличностью средних температур воздуха и суммами осадков, которые анализируются в работах по динамике климата. Она определяется совсем другими климатическими факторами [18].

Влияние текущего урожая на последующие вряд ли может выходить за пределы 2–3-летнего периода [29, 41]. Поэтому при большой продолжительности неурожайных циклов, например у ели, автокорреляция между текущим и последующими урожаями семян не выходит за пределы статистической погрешности [42]. Индуцированные этим фактором циклы должны быть очень короткими, в идеале 2-летними. Такая 2-летняя цикличность действительно обнаружена, например, у пихты. G.R. Powell [43] и Т.П. Некрасова [44] показали, что в 1970-е гг. у двух видов – пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) и пихты бальзамической (*A. balsamea* Mill.) – обильное плодоношение наблюдалось в одни и те же (четные) годы. Этот эндогенный режим был настолько четким, что упомянутые авторы даже сочли возможным говорить не о цикличности, а о периодичности плодоношения. В литературе имеются сведения о наличии ритмических колебаний урожая явно эндогенного происхождения и у некоторых других хвойных растений. Так, В.Н. Усов [45, 46] сообщил, что у ели корейской (*Picea koraiensis* Nakai) в Приморье плодоношение происходит строго через два года на третий; за 20 лет наблюдений не отмечено ни одного нарушения этой закономерности. Похожее явление обнаружено даже у сосны: K.F. Wenger [47] показал, что сосна ладанная (*P. taeda* L.) на юге США плодоносит обычно два года подряд с 2-летним интервалом. В нашей работе обнаружена слабая тенденция к обратной связи между текущим и последующим урожаями семян. Такая едва заметная связь могла бы быть второстепенной причиной 2-летней цикличности плодоношения. Но 2-летней цикличности плодоношения у кедра сибирского не найдено ни в нашей работе, ни в других исследованиях. Между текущим урожаем и урожаем через 2 года связь еще слабее, а между текущим урожаем и урожаем через 3 года она полностью отсутствует. Это означает, что внутренние причины вообще не участвуют в формировании динамики плодоношения кедра сибирского.

Таким образом, в динамике плодоношения хвойных возможно доминирование довольно длинных циклов, предположительно связанных с клима-

тическими циклами такой же продолжительности, и очень коротких циклов, предположительно эндогенного происхождения. Есть основания полагать, что также возможен и принципиально иной вариант – нециклическая динамика плодоношения. Приведенный в настоящей работе ряд наблюдений слишком краток, чтобы на его основании делать далеко идущие выводы. Тем не менее, судя по нашим результатам, у кедр сибирского совершенно отсутствуют какие-либо закономерности в динамике плодоношения, за исключением чисто статистических, вероятностных. Вот полученная последовательность очень низких (ОН) низких (Н), средних (С) и высоких (В) урожаев шишек: $C \rightarrow C \rightarrow OH \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow OH \rightarrow H \rightarrow B \rightarrow OH \rightarrow C \rightarrow C \rightarrow C \rightarrow H \rightarrow B \rightarrow H \rightarrow OH \rightarrow C \rightarrow B$. Не требуется специальных расчетов, чтобы убедиться в совершенно случайном расположении элементов внутри этого ряда. Вероятность любых комбинаций примерно соответствует частоте встречаемости элементов и их сочетаний. Например, при вероятности высокого урожая в 22% очень мала вероятность последовательности из двух высоких урожаев подряд. Поэтому такой последовательности и нет в нашем ряду. Вероятность среднего урожая почти в 2 раза выше. Следовательно, вероятность последовательности из двух или даже трех средних урожаев значительно выше, чем из двух высоких. Действительно, такие последовательности отмечены в реальной динамике. Таким же образом легко объяснить и среднюю продолжительность периода, например, между двумя высокими, двумя средними или двумя низкими урожаями.

Настоящая работа – не исключение. В литературе нередко встречаются сообщения о примерно таком же характере динамики плодоношения. Большая часть их относится к роду сосна. Это сосна обыкновенная в Белоруссии [48, 49], на северо-западе России [50] и в Финляндии [51], кедр сибирский на Алтае [52, 53], кедр корейский в Приморье [54] и др. Характер динамики плодоношения, описанный в настоящей и упомянутых выше работах, предполагает полное отсутствие автокорреляций и точно такой же – совершенно случайный – характер многолетней динамики влияющих на плодоношение внешних (климатических) факторов.

Как результаты настоящей работы, так и огромное число других публикаций показывают, что у кедр сибирского и хвойных растений вообще генеративные признаки многократно более изменчивы, чем вегетативные. Многолетняя динамика роста – это всегда циклический процесс с преобладанием длинных климатически обусловленных циклов и четко выраженной положительной автокорреляцией как климатической, так и не климатической природы [1–4]. Динамика плодоношения может быть случайной и закономерной, циклической и периодической, эндогенно и экзогенно обусловленной, содержащей и не содержащей автокорреляцию, однако она всегда характеризуется чередованием очень высоких и очень низких урожаев семян на протяжении очень коротких (в несколько лет) периодов. У лесных деревьев без ежегодного и достаточно стабильного в многолетней динамике

роста немислим успех в борьбе за существование. Напротив, равномерное по годам плодоношение у таких растений, по-видимому, не поддерживается естественным отбором, так как при продолжительности жизни в десятки и сотни лет оно не дает носителям этого признака, а также их потомству, никаких существенных преимуществ в борьбе за существование.

Для тех растений, семена которых входят в трофические цепи экосистем, т.е. используются животными в качестве корма, регулярное плодоношение может быть даже вредным признаком, существенно затрудняющим воспроизводство [55–59]. Именно резкая неравномерность плодоношения по годам позволяет таким видам успешно существовать. В англоязычной литературе для обозначения этого явления есть даже специальный термин – «mast-ing», или «mast seeding» (от «mast» – съедобный орехоподобный плод, «mast year» – урожайный год) [60, 61]. В неурожайные годы численность потребителей семян, как правило, существенно снижается из-за отсутствия кормовой базы [42, 62–64]. Это обеспечивает обильное возобновление вида в урожайный год, следующий за неурожайным [22, 65]. Семена кедр являются основой трофических цепей в сибирских лесных экосистемах. Поэтому не удивительно, что его семенная продуктивность характеризуется нерегулярностью и очень высоким уровнем изменчивости в погодичной динамике.

Заключение

Анализ результатов показал, что в динамике радиального роста кедр сибирского на юге лесной зоны преобладают относительно длинные циклы, предположительно климатически обусловленные, с четко выраженной положительной автокорреляцией. Для динамики плодоношения характерен нециклический (случайный) характер. Описанная в настоящей работе для кедр сибирского, а также в некоторых других публикациях, относящихся к роду сосна, она предполагает полное отсутствие автокорреляций и случайный характер многолетней динамики влияющих на плодоношение внешних факторов.

Динамика плодоношения кедр сибирского характеризуется чередованием очень высоких и очень низких урожаев семян на протяжении 2–3 лет. Рост значительно более стабилен в погодичной динамике. Эти различия являются частью закрепленной естественным отбором стратегии выживания: стабильный рост полезен, стабильное плодоношение не件лезно, особенно у тех видов, семена которых используются животными в качестве корма. В неурожайные годы численность потребителей семян резко снижается. В следующие за ними урожайные годы это обеспечивает обильное возобновление вида. Кедр сибирский явно относится к числу именно таких растений.

Литература

1. Битвинскас Т.Т. Дендроклиматические исследования. Л. : Гидрометеиздат, 1974. 172 с.
2. Fritts H.C. Tree-rings and climate. New York : Academic Press, 1976. 567 p.
3. Schweingruber F. Tree rings and environment. Dendroecology. Berne ; Stuttgart ; Vienna : Paul Haupt Publ., 1996. 609 p.
4. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1996. 246 с.
5. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск : Наука, 2000. 214 с.
6. Speer J.H. Fundamentals of tree-ring research. Tucson : University of Arizona Press, 2010. 333 p.
7. Некрасова Т.П. К методике изучения динамики плодоношения у хвойных // Известия восточных филиалов АН СССР. 1957. № 6. С. 138–145.
8. Горчаковский П.Л. Новое в методике исследования динамики семеношения хвойных // Ботанический журнал. 1958. Т. 43, № 10. С. 1445–1449.
9. Воробьев В.Н., Горошкевич С.Н. Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 4. С. 554–557.
10. Воробьев В.Н. Метод ретроспективного изучения динамики семеношения *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 7. С. 971–974.
11. Правдин Л.Ф. Итоги работ по изучению плодоношения кедра сибирского // Труды Института леса и древесины АН СССР. 1963. Т. 62. С. 174–189.
12. Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири / отв. ред. Е.Г. Минина и А.И. Ирошников. Красноярск : Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1974. С. 77–103.
13. Ирошников А.И. Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири // Плодоношение лесных пород Сибири / отв. ред. Л.И. Милютин. Новосибирск : Наука, 1982. С. 98–117.
14. Воробьев В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск : Наука, 1983. 253 с.
15. Несветайло В.Д. Многолетняя динамика репродуктивной деятельности и радиального прироста кедра сибирского в припоселковом кедровнике южной тайги // Экология. 1987. № 6. С. 19–25.
16. Савчук Д.А., Воробьев В.Н. Сравнение динамики роста и репродукции кедра сибирского // Сибирский экологический журнал. 1999. № 2. С. 125–129.
17. Воробьев В.Н. Репрохронология хвойных: программа и методы // Сибирский экологический журнал. 1999. Т. 6, № 2. С. 117–123.
18. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра. Новосибирск : Наука, 1972. 272 с.
19. Herrera C.M., Jordano P., Guitián J., Traveset A. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept : reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal // The American Naturalist. 1998. Vol. 152, № 4. PP. 576–594.
20. Schauber E.M., Kelly D., Turchin P., Simon C., Lee W.G., Allen R.B., Payton I.J., Wilson P.R., Cowan P.E., Brockie R.E. Masting by eighteen New Zealand plant species: the role of temperature as a synchronizing cue // Ecology. 2002. Vol. 83. PP. 1214–1225.
21. Silvertown J.W. The evolutionary ecology of mast seeding in trees // Biological Journal of Linnean Society. 1980. Vol. 14. PP. 235–250.
22. Visser M.D., Jongejans E., van Breugel M., Zuidema P.A., Chen Y.-Y., Kassim A.R., de Kroon H. Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: a demographic cost-benefit

- analysis of delayed reproduction and seed predation // *Journal of Ecology*. 2001. Vol. 99. PP. 1033–1044.
23. Горошкевич С.Н. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского. Уровень и характер изменчивости признаков // *Экология*. 2008. № 3. С. 181–188.
24. Нестеров Н.С. Очерки по лесоведению. М. ; Л. : Гос. лесное техн. изд-во, 1933. 247 с.
25. Тольский А.П. Лесное семеноводство. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1950. 167 с.
26. Комин Г.Е. Цикличность динамики урожайности плодов и семян древесных растений // *Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества*. Свердловск : Изд-во Урал. гос. ун-та, 1973. Вып. 6. С. 82–84.
27. Kelly D., Sork V.L. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002. Vol. 33. PP. 427–447.
28. Drobyshev I., Niklasson M., Mazerolled M.J., Bergero Y. Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2014. Vol. 192–193. PP. 9–17.
29. Hacket-Pain A.J., Friend A.D., Lageard J.G.A., Thomas P.A. Tree rings and masting: considering reproductive phenomena when interpreting tree rings? // *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. 2016. Vol. 14. PP. 78–85.
30. Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л. : Наука, 1969. 244 с.
31. Алисов Б.П., Полторацк Б.В. Климатология. М. : Изд-во МГУ, 1974. 299 с.
32. Scafetta N. Empirical evidence for a celestial origin of the climate oscillations and its implications // *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*. 2010. Vol. 72. PP. 951–970.
33. Соловьев Ф.А. Кедр сибирский и его народнохозяйственное значение // *Труды Института биологии УрФ АН СССР*. 1955. Вып. 6. С. 3–34.
34. Ирошников А.И. Плодоношение кедра сибирского в Западном Саяне // *Труды Института леса и древесины АН СССР*. 1963. Т. 62. С. 104–120.
35. Королева Э.Б. Динамика семенения кедра корейского за последние 20 лет // *Половая репродукция хвойных / отв. ред. Т.П. Некрасова*. Новосибирск : Наука, 1973. Т. 2. С. 139–141.
36. Tomback D.F. Foraging strategies of Clark's nutcracker // *Living Bird*. 1978. Vol. 16. PP. 123–161.
37. Некрасова Т.П. Цикличность плодоношения кедра сибирского // *Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири / отв. ред. Т.П. Некрасова и Н.П. Мишуков*. Новосибирск : Наука, 1974. С. 3–15.
38. Хохрин А.В., Кирсанов В.А., Смолоногов Е.П. Анализ плодоношения кедра на Урале в связи с генетической неоднородностью и солнечной активностью // *Развитие лесообразовательного процесса на Урале / отв. ред. Б.П. Колесников, Р.С. Зубарева*. Свердловск : Уральский научный центр СО РАН, 1977. С. 102–115.
39. Воробьев В.Н. Цикличность репродуктивной деятельности кедра // *Плодоношение лесных пород Сибири / отв. ред. Л.И. Милютин*. Новосибирск : Наука, 1982. С. 25–44.
40. Алехина Н.М., Таранюк М.И. Роль циклов в атмосферных процессах // *Актуальные проблемы геологии и географии Сибири*. Томск : Том. гос. ун-т, 1998. Т. 4. С. 99–101.
41. Sala A., Hopping K., McIntire E.J.B., Delzon S., Crone E.E. Masting in whitebark pine (*Pinus albicaulis*) depletes stored nutrients // *New Phytologist*. 2012. Vol. 196. PP. 189–199.
42. Krebs C.J., Boonstra R., Boutin S., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M., Gilbert B.S., Martin K., O'Donoghue M., Turkington R. Trophic dynamics of the boreal forests of the Kluane region // *Arctic*. 2014. Vol. 67, suppl. 1. PP. 71–81.
43. Powell G.R. Biennial strobilus production in balsam fir : a review of its morphogenesis and discussion of its apparent physiological basis // *Canadian Journal of Forest Researches*. 1977. Vol. 7, № 4. PP. 547–555.

44. Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск : Наука, 1983. 186 с.
45. Усов В.Н. Особенности семеношения ели корейской в Приморском крае // Охрана, учет и восстановление лесов Дальнего Востока / отв. ред. И.А. Павленко. Уссурийск : Приморский сельскохозяйственный ин-т, 1991. С. 9–13.
46. Усов В.Н. Особенности семеношения ели корейской в Приморском крае // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке / отв. ред. Ю.И. Манько. Владивосток : ДВО РАН, 1999. С. 214–216.
47. Wenger K.F. Annual variation in the seed crops of loblolly pine // Journal of Forestry. 1957. Vol. 55, № 8. PP. 567–569.
48. Юркевич И.Д., Лубяко М.Н., Кругликов Г.Г. Плодоношение сосны и ели в лесах БССР // Сборник работ по лесному хозяйству. Минск, 1940. Вып. 1. С. 38–45.
49. Азиев Ю.Н. Плодоношение сосны обыкновенной в Белоруссии // Лесная генетика, селекция и семеноводство / отв. ред. В.И. Ермаков. Петрозаводск : Карелия, 1970. С. 405–410.
50. Гиргидов Д.Я. Прогноз урожая семян сосны // Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1961. Вып. 4. С. 244–253.
51. Koski V. On the variation of flowering and seed crop in mature stands of *Pinus sylvestris* L. // *Silvae Fennica*. 1980. Vol. 14, № 1. PP. 71–75.
52. Разливалов Г.М. Кедровые леса Казахстана и перспективы их использования // Труды по лесному хозяйству Сибири. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. Вып. 6. С. 37–44.
53. Воробьев В.Н. Плодоношение кедр сибирского по высотным подпоясам Северо-Восточного Алтая // Известия СО АН СССР. Сер. биолого-медицинских наук. 1964. № 12, вып. 3. С. 86–90.
54. Флягина И.А. Динамика семяношения кедровых лесов Сихотэ-Алиньского заповедника // Сихотэ-Алиньский заповедник : экологические исследования / отв. ред. Э.М. Сидорова. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 50–60.
55. Каплуновский П.С. Особенности плодоношения буковых лесов // Лесоведение. 1972. № 1. С. 51–61.
56. Forcella F. Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature // Ecology. 1981. Vol. 62, № 2. PP. 488–491.
57. Crawley M.J., Long C.R. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. // Journal of Ecology. 1995. Vol. 83, № 4. PP. 683–696.
58. Krebs C.J., Boonstra R., Cowcill K., Kenney A.J. Climatic determinants of berry crops in the boreal forest of the southwestern Yukon // Botany. 2009. Vol. 87, № 4. PP. 401–408.
59. Krebs C.J., Cowcill K., Boonstra R., Kenney A.J. Do changes in berry crops drive population fluctuations of rodents in the southwestern Yukon? // Journal of Mammalogy. 2010. Vol. 91, № 2. PP. 500–509.
60. Kelly D. The evolutionary ecology of mast seeding // Trends of Ecology and Evolution. 1994. Vol. 9, № 12. PP. 465–470.
61. Crone E.E., Rapp J.M. Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding // Annals of the New York Academy of Sciences. 2014. Vol. 1322. PP. 21–34.
62. Kataev G.D. Population monitoring of small mammals in the Kola peninsula over 75 years // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43, № 5. PP. 406–408.
63. Жигальский О.А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 5. С. 619–628.
64. Bogdziewicz M., Zwolak R., Crone E.E. How do vertebrates respond to mast seeding? // Oikos. 2015. Vol. 125, № 3. PP. 300–307.

65. Peters V.S., Macdonald S.E., Dale M.R.T. The interaction between masting and fire is key to white spruce regeneration // *Ecology*. 2005. Vol. 86, № 7. PP. 1744–1750.

Поступила в редакцию 02.02.2017 г.; повторно 07.04.2017 г.;
принята 10.05.2017; опубликована 15.06.2017

Горошкевич Сергей Николаевич – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории дендроэкологии, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, Томск, пр. Академический, 10/3).
E-mail: gorosh@imces.ru

Goroshkevich SN. Dynamics of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) growth and seed production: cyclicity or acyclic oscillation? *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:104-120. doi: 10.17223/19988591/38/6 In Russian, English summary

Sergey N. Goroshkevich

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

Dynamics of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) growth and seed production: cyclicity or acyclic oscillation?

The paper is based on the analysis of 18-year-old series of seed production dynamics in Siberian stone pine which was first obtained by direct counting the number of cones, as well as the number and mass of full seeds. The aim of the study was the comparative analysis of the dynamics of growth and seed production in Siberian stone pine, as well as revealing the nature of the differences between them.

We collected the material in the southeastern part of the West Siberian Plain, in the south of the southern taiga, in the Tom-Ob interfluvium, 20 km south-west of Tomsk, and in Nizhne-Sechenovskiy near-settlement cembretum. We recorded the crop and collected cones annually between 1990 and 2007. We used from 25 to 100 trees in different years. We determined the crop by climbing into the crown, shaking the cones and counting them on the ground. The sample volume was 10-15 cones. The number of full seeds was determined by radiography. The width of the annual rings was measured in 15 trees. We used two cores from each tree from the opposite sides of the trunk.

In the series of variability of the annual ring width, only cyclic fluctuations are presented, the age trend is absent. The average width of the annual ring of xylem over the past 18 years was 1.97 ± 0.92 мм ($C = 16.3\%$). The minimum quantity of the characteristic is approximately 50% of the maximum. A 4-6 year cycles are clearly visible (See Fig.). Therefore, there is a significant autocorrelation of growth: according to the data for the last 40 years, the increase in the current year is positively related to the increase in the previous year ($r = 0.41$, $p = 0.05$). The average number of cones per tree during the observation period was 369 ± 71 pieces with the fluctuations from 10 to 740 pieces ($C = 69\%$). The distribution of the feature is clearly depressive: a single year with a cone crop in the range of 193 to 391 pieces was not noted during 18 years. In the series of seed production dynamics, no regularity was found. Thus, two low crops were twice recorded in a row and once between two low crops there was an interval of three years. Two middle crops were twice recorded in a row but once between two middle crops there was an interval of six years. Finally, the interval between high crops ranged from 1 to 3 years. Autocorrelations within a seeding series

are not significant. The weak tendency to negative correlation decreases with the increasing interval between years: $r = -0.39$ between current and subsequent, $r = -0.24$ between current and subsequent + 1, $r = 0.07$ between current and subsequent + 2. The analysis of information from the scientific literature has shown that in the dynamics of conifer seed production the dominance of rather long (up to 10-14 years) cycles is possible, presumably associated with climatic cycles of the same duration (mainly in *Pinus*). Very short cycles presumably of endogenous origin (for example, in *Abies*) are possible, too. There are reasons to believe that a fundamentally different variant is also possible: non-cyclic (random) dynamics of seeding. Described in the present work for the Siberian stone pine, and also in some other publications related to the genus *Pinus*, it implies a complete absence of autocorrelations within series and exactly the same, accidental, character of the long-term dynamics of external factors affecting the seed production.

The article contains 1 Figure, 65 References.

Key words: Siberian stone pine; growth and seed production dynamics; cyclicality; autocorrelation.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grants No 15-04-03924 and 15-04-03483).

References

1. Bitvinskis TT. Dendroklimaticheskie issledovaniya [Dendroclimatic studies]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1974. 172p. In Russian
2. Fritts HC. Tree-rings and climate. New York: Academic Press Publ.; 1976: 567 p.
3. Schweingruber F. Tree rings and environment. Dendroecology. Berne – Stuttgart – Vienna: Paul Haupt Publ.; 1996: 609 p.
4. Vaganov EA, Shiyatov SG, Mazepa VS. Dendroklimaticheskie issledovaniya v Uralo-Sibirskoy Subarkktike [Dendroclimatic studies in the Ural-Siberian subarctic region]. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO RAN; 1996. 246 p. In Russian
5. Vaganov EA, Shashkin AV. Rost i struktura godichnykh kolets khvoynykh [Growth and structure of conifer tree rings]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2000. 214 p. In Russian
6. Speer JH. Fundamentals of tree-ring research. Tucson: University of Arizona Press; 2010. 333 p.
7. Nekrasova TP. K metodike izucheniya dinamiki plodonosheniya u khvoynykh [On the method of studying seed production dynamics in conifers]. *Izvestiya vostochnykh filialov AN SSSR*. 1957;6:138-145. In Russian
8. Gorchakovskiy PL. Novoe v metodike issledovaniya dinamiki semenosheniya khvoynykh [New in methods of studying the dynamics of conifer seed production]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1958;43(10):1445-1449. In Russian
9. Vorob'ev VN, Goroshkevich SN. Metodika retrospektivnogo izucheniya dinamiki muzhskogo «tsveteniya» *Pinus sibirica* (Pinaceae) [Method of retrospective study of the dynamics of male *Pinus sibirica* (Pinaceae) “blooming”]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1989;74(4):554-557. In Russian
10. Vorob'ev VN. Metod retrospektivnogo izucheniya dinamiki semenosheniya *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae) [Method of retrospective study of the dynamics of *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae) seeding]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1979;64(7):971-974. In Russian
11. Pravdin LF. Itogi rabot po izucheniyu plodonosheniya kedra sibirskogo [The results of studies on Siberian stone pine seed production]. *Trydi Instituta lesa i drevesiny AN SSSR [Proceedings of the Institute of Forest and Wood of the AS USSR]*. 1963;62:174-189. In Russian

12. Iroshnikov AI. Polimorfizm populyatsiy kedra sibirskogo [The population polymorphism of Siberian stone pine]. In: *Izmenchivost' drevesnykh rasteniy Sibiri* [Variability of woody plants in Siberia]. Minina EG and Iroshnikov AI, editors. Krasnoyarsk: Institut Lesa i Drevesiny SO AN SSSR Publ.; 1974. pp. 77-103. In Russian
13. Iroshnikov AI. Plodonoshenie i kachestvo semyan khvoynykh porod v severnykh i gornykh rayonakh Sibiri [Seed production and seed quality of conifers in northern and mountainous regions of Siberia]. In: *Plodonoshenie lesnykh porod* [Seed production of forest trees]. Milyutin LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1982. pp. 98-117. In Russian
14. Vorob'ev VN. Biologicheskie osnovy kompleksnogo ispol'zovaniya kedrovyykh lesov [Biological bases of complex use of Siberian stone pine forests]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 253 p. In Russian
15. Nesvetaylo VD. Mnogoletnyaya dinamika reproduktivnoy deyatel'nosti i radial'nogo prirosta kedra sibirskogo v priposelkovom kedrovnike yuzhnoy taygi [Perennial dynamics of the reproductive activity and radial growth of Siberian stone pine in the near-field cembretum of the southern taiga]. *Ekologiya*. 1987;6:19-25. In Russian
16. Savchuk DA, Vorob'ev VN. Sravnenie dinamiki rosta i reprodukcii kedra sibirskogo [Comparison of growth dynamics and reproduction of Siberian stone pine]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 1999;2:125-129. In Russian
17. Vorob'ev VN. Reprokronologiya khvoynykh: programma i metody [Reprochronology of conifers: program and methods]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 1999;6(2):117-123. In Russian
18. Nekrasova TP. Biologicheskie osnovy semenosheniya kedra sibirskogo [Biological bases of Siberian stone pine sexual reproduction]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. 272p. In Russian
19. Herrera CM, Jordano P, Guitián J, Traveset A. Annual variability in seed production by woody plants and the Masting Concept: Reassessment of Principles and Relationship to Pollination and Seed Dispersal. *The American Naturalist*. 1998;152(4):576-594. Available at: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/286191> (accessed 29.04.1998).
20. Schauber EM, Kelly D, Turchin P, Simon C, Lee WG, Allen RB, Payton IJ, Wilson PR, Cowan PE, Brockie RE. Masting by eighteen New Zealand plant species: The role of temperature as a synchronizing cue. *Ecology*. 2002;83:1214-1225. doi: [10.2307/3071937](https://doi.org/10.2307/3071937)
21. Silvertown JW. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of Linnean Society*. 1980;14:235-250. doi: [10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x)
22. Visser MD, Jongejans E, van Breugel M, Zuidema PA, Chen YY, Kassim AR, de Kroon H. Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: A demographic cost-benefit analysis of delayed reproduction and seed predation. *Journal of Ecology*. 2001;99:1033-1044. doi: [10.1111/j.1365-2745.2011.01825.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01825.x)
23. Goroshkevich SN. Dinamika rosta i plodonosheniya kedra sibirskogo. Uroven' i kharakter izmenchivosti priznakov [Dynamics of growth and seed production of Siberian stone pine. The level and nature of the variability of features]. *Ekologiya*. 2008;3:181-188. In Russian
24. Nesterov NS. Ocherki po lesovedeniyu [Essays on forest management]. Moscow, Leningrad: Gosudarstvennoe lesnoe tekhnicheskoe izdatel'stvo; 1933. 247 p. In Russian
25. Tol'skiy AP. Lesnoe semenovodstvo [Forest seed production]. Moscow, Leningrad: Goslesbumizdat; 1950. 167 p. In Russian
26. Komin GE. Tsiklichnost' dinamiki urozhaynosti plodov i semyan drevesnykh rasteniy [Cyclical dynamics of fruit and seed productivity of woody plants]. *Zapiski Sverdlovskogo otdeleniya Vsesoyuznogo botanicheskogo obshchestva* [Proceedings of the Sverdlovsk branch of the All-Union Botanical Society]. Sverdlovsk: Izdatel'stvo Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta. 1973; Vol. 6. pp. 82-84. In Russian
27. Kelly D, Sork VL. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002; 33: 427-447. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433>

28. Drobyshev I, Niklasson M, Mazerolled MJ, Bergero Y. Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2014;192-193: 9-17. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.02.010>
29. Hacket-Pain AJ, Friend AD, Lagueard JGA, Thomas PA. Tree rings and masting: considering reproductive phenomena when interpreting tree rings? *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. 2016;14:78-85.
30. Shnitnikov AV. Vnutrивekovaya izmenchivost' komponentov obshchey uvlazhnennosti [Interdecadal variability of total moisture components]. Leningrad: Nauka Publ.; 1969. 244 p. In Russian
31. Alisov BP, Poltoraus BV. Klimatologiya [Climatology]. Moscow: MSU Publishing House; 1974. 299 p. In Russian
32. Scafetta N. Empirical evidence for a celestial origin of the climate oscillations and its implications. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. 2010;72:951-970.
33. Solov'ev FA. Kedr sibirskiy i ego narodnokhozyaystvennoe znachenie [Siberian stone pine and its economic importance]. *Trudi Instituta biologii UrF AN SSSR [Proceedings of the Institute of Biology of UrF AS USSR]*. 1955;6:3-34. In Russian
34. Iroshnikov AI. Plodonoshenie kedra sibirskogo v Zapadnom Sayane [Seed production of Siberian stone pine in the Western Sayan]. *Trydi Instituta lesa i drevesiny AN SSSR [Proceedings of the Institute of Forest and Wood of the AS USSR]*. 1963;62:104-120. In Russian
35. Koroleva EB. Dinamika semenosheniya kedra koreyskogo za poslednie 20 let [Dynamics of *Pinus koraiensis* seeds for the last 20 years]. In: *Polovaya reproduksiya khvoynykh [Sexual reproduction of conifers]*. Nekrasova TP, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973;2:139-141. In Russian
36. Tomback DF. Foraging strategies of Clark's nutcracker. *Living Bird*. 1978; 16: 123-161.
37. Nekrasova TP. Tsiklichnost' plodonosheniya kedra sibirskogo [Cyclic seed production of Siberian stone pine]. In: *Biologiya semennogo razmnzheniya khvoynykh Zapadnoy Sibiri [Biology of seed reproduction of conifers in Western Siberia]*. Nekrasova TP, Mishukov NP, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. pp. 3-15. In Russian
38. Khokhrin AV, Kirsanov VA, Smolonogov EP. Analiz plodonosheniya kedra na Urale v svyazi s geneticheskoy neodnorodnost'yu i solnechnoy aktivnost'yu [Analysis of Siberian stone pine seed production in the Urals in connection with genetic heterogeneity and solar activity]. In: *Razvitie lesoobrazovatel'nogo protsessa na Urale [Development of forest formation in the Urals]*. Kolesnikov BP and Zubareva RS, editors. Sverdlovsk: Ural'skiy Nauchnyy Tsentr SO RAN; 1977. pp. 102-115. In Russian
39. Vorob'ev VN. Tsiklichnost' reproduktivnoy deyatel'nosti kedra [Cyclical reproduction of Siberian stone pine]. In: *Plodonoshenie lesnykh porod Sibiri [Seed production of forest trees in Siberia]*. Milyutin LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1982. pp. 25-44. In Russian
40. Alekhina NM, Taranyuk MI. Rol' tsiklov v atmosferynykh protsessakh [The role of cycles in atmospheric processes]. In: *Aktual'nye problemy geologii i geografii Sibiri [Current problems of geology and geography in Siberia]*. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1998. Vol. 4. pp. 99-101. In Russian
41. Sala A, Hopping K, McIntire EJB, Delzon S, Crone EE. Masting in whitebark pine (*Pinus albicaulis*) depletes stored nutrients. *New Phytologist*. 2012;196:189-199. doi: [10.1111/j.1469-8137.2012.04257.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04257.x)
42. Krebs CJ, Boonstra R, Boutin S, Sinclair ARE, Smith JNM, Gilbert BS, Martin K, O'Donoghue M, Turkington R. Trophic dynamics of the boreal forests of the Kluane region. *Arctic*. 2014;67(1):71-81.

43. Powell GR. Biennial strobilus production in balsam fir: a review of its morphogenesis and discussion of its apparent physiological basis. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1977;7(4):547-555. doi: [10.1139/x77-072](https://doi.org/10.1139/x77-072)
44. Nekrasova TP. Pyl'tsa i pyl'tsevoy rezhim khvoynykh Sibiri [Pollen and pollen regime of conifers in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 186 p. In Russian
45. Usov VN. Osobennosti semenosheniya eli koreyskoy v Primorskom krae [Features of the seed production of *Picea koraiensis* in Primorsky Region]. In: *Okhrana, uchet i vosstanovlenie lesov Dal'nego Vostoka* [Protection, counting and restoration of forests in the Far East]. Pavlenko IA, editor. Ussuriysk: Primorskiy Sel'skokhozyaystvennyy Institut; 1991. pp. 9-13. In Russian
46. Usov VN. Osobennosti semenosheniya eli koreyskoy v Primorskom krae [Features of the seed production of *Picea koraiensis* in Primorsky Region]. In: *Lesa i lesobrazovatel'nyy protsess na Dal'nem Vostoke* [Forests and forest formation process in the Far East]. Man'ko YUI, editor. Vladivostok: DVO RAN; 1999. pp. 214-216. In Russian
47. Wenger KF. Annual variation in the seed crops of loblolly pine. *Journal of Forestry*. 1957;55(8):567-569.
48. Yurkevich ID, Lubyako MN, Kruglikov GG. Plodonoshenie sosny i eli v lesakh BSSR [Seed production of pine and spruce in the BSSR forests]. In: *Sbornik rabot po lesnomu khozyaystvu* [Collection of works on Forestry]. Vol. 1. Minsk: Belorusskiy Nauchno-Issledovatel'skiy Institut Lesnogo Khozyaystva; 1940. pp. 38-45. In Russian
49. Azniev YN. Plodonoshenie sosny obyknovennoy v Belorussii [Seed production of Scots pine in Belarus]. In: *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo*. Ermakov VI, editor. Petrozavodsk: Kareliya Publ.; 1970. pp. 405-410. In Russian
50. Girgidov DY. Prognoz urozhaya semyan sosny [Forecast of pine seed crop]. In: *Sbornik nauchno-issledovatel'skikh rabot po lesnomu khozyaystvu* [Collection of Scientific Works on Forestry]. Moscow, Leningrad: Goslesbumizdat; 1961. Vol. 4. pp. 244-253. In Russian
51. Koski V. On the variation of flowering and seed crop in mature stands of *Pinus sylvestris* L. *Silvae Fennica*. 1980;14(1):71-75. doi: <https://doi.org/10.14214/sf.a15008>
52. Razlivalov GM. Kedrovye lesa Kazakhstana i perspektivy ikh ispol'zovaniya [Siberian stone pine forests of Kazakhstan and prospects of their use]. In: *Trudy po lesnomu khozyaystvu Sibiri* [Works on forestry in Siberia]. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO AN SSSR; 1960. Vol. 6. pp. 37-44. In Russian
53. Vorob'ev VN. Plodonoshenie kedra sibirskogo po vysotnym podpoyasam Severo-Vostochnogo Altaya [Seed production of Siberian stone pine in altitudinal subzones of the North-Eastern Altai]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologo-meditsinskikh nauk*. 1964;12(3):86-90. In Russian
54. Flyagina IA. Dinamika semyanosheniya kedrovyykh lesov Sikhote-Alin'skogo zapovednika [Dynamics of Siberian stone pine forest seed production in the Sikhote-Alin nature reserve]. In: *Sikhote-Alin'skiy zapovednik: ekologicheskie issledovaniya* [The Sikhote-Alin Nature Reserve: Ecological studies]. Sidorova EM, editor. Vladivostok: DVNTs AN SSSR; 1985. pp. 50-60. In Russian
55. Kaplunovskiy PS. Osobennosti plodonosheniya bukovyykh lesov [Specific features of seed production of beech forests]. *Lesovedenie*. 1972;1:51-61. In Russian
56. Forcella F. Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature. *Ecology*. 1981;62(2):488-491.
57. Crawley MJ, Long CR. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*. 1995;83(4):683-696.
58. Krebs CJ, Boonstra R, Cowcill K, Kenney AJ. Climatic determinants of berry crops in the boreal forest of the southwestern Yukon. *Botany*. 2009;87(4):401-408. doi: [10.1139/B09-013](https://doi.org/10.1139/B09-013)
59. Krebs CJ, Cowcill K, Boonstra R, Kenney AJ. Do changes in berry crops drive population fluctuations of rodents in the southwestern Yukon. *Journal of Mammalogy*. 2010;91(2):500-509.

60. Kelly D. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends of Ecology and Evolution*. 1994;9(12):465-470. doi: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90310-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90310-7)
61. Crone EE, Rapp JM. Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2014;1322:21-34. doi: [10.1111/nyas.12465](https://doi.org/10.1111/nyas.12465)
62. Kataev GD. Population monitoring of small mammals in the Kola peninsula over 75 years. *Russian Journal of Ecology*. 2012;43(5):406-408. doi: [10.1134/S1067413612050086](https://doi.org/10.1134/S1067413612050086)
63. Zhigalsky OA. Dynamics of the number and structure of the bank vole (*Myodes glareolus*, Rodentia) population under different terms of beginning of seasonal reproduction. *Russian Journal of Zoology*. 2012;91(5):619-628. In Russian
64. Bogdziewicz M, Zwolak R, Crone EE. How do vertebrates respond to mast seeding? *Oikos*. 2015;125(3):300-307. doi: [10.1111/oik.03012](https://doi.org/10.1111/oik.03012)
65. Peters VS, Macdonald SE, Dale MRT. The interaction between masting and fire is key to white spruce regeneration. *Ecology*. 2005;86(7):1744-1750.

Received 02 February 2017; Revised 07 April 2017;

Accepted 10 May 2017; Published 15 June 2017

Goroshkevich Sergey N, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, 10/3 Akademicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: pearlriver@yandex.ru

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.998.3:577.19(571.1)

doi: 10.17223/19988591/38/7

Т.А. Кукушкина, Т.И. Фомина

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

Содержание биологически активных веществ в листьях некоторых видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae)

Определено содержание фенольных соединений (катехинов, флавонолов, танинов), сапонинов, пектиновых веществ, аскорбиновой кислоты и каротиноидов в листьях 8 видов рода *Campanula*, интродуцированных в лесостепную зону Западной Сибири. Установлены высокие показатели содержания основных групп биологически активных веществ, за исключением катехинов: флавонолов – до 9,4%, танинов – до 34,7%, сапонинов – до 39,6%, пектиновых веществ – до 18,3%, аскорбиновой кислоты – до 272,8 мг%, каротиноидов – до 327,7 мг%, и их значительная межвидовая и индивидуальная изменчивость. Сезонная динамика вторичных метаболитов в листьях различна: количество танинов и сапонинов выше в фазу весеннего отрастания, флавонолов и пектиновых веществ – в фазу цветения, накопление аскорбиновой кислоты и каротиноидов имело разнонаправленный характер.

Ключевые слова: фенольные соединения; пектиновые вещества; аскорбиновая кислота; каротиноиды; колокольчики; Западная Сибирь.

Введение

Исследование фитохимического состава полезных видов растений при интродукции необходимо для комплексной оценки их адаптационного потенциала и перспективности культивирования в данном регионе. Количественное содержание различных групп биологически активных веществ служит показателем уровня метаболизма и фактором устойчивости растений в конкретных условиях обитания, определяет практическую значимость видов. Представители рода колокольчик *Campanula* L. издавна используются в народном хозяйстве, прежде всего, как декоративные растения [1–4]. Применение некоторых видов в эмпирической медицине обосновано современными исследованиями, подтвердившими противоязвенную, противосудорожную, антимикробную и антиоксидантную активность препаратов из надземных органов колокольчиков [5–8]. В них выявлено присутствие алкалоидов, терпеноидов, дубильных веществ, сапонинов, кумаринов [9],

показана перспективность как источника флавоноидных соединений [10, 11]. Между тем большинство колокольчиков в фитохимическом отношении слабо изучены, сведения о содержании различных метаболитов и их динамике в различных органах растений на видовом уровне фрагментарные или отсутствуют, что обуславливает актуальность подобных исследований. Ранее [12, 13] нами установлено высокое содержание в листьях некоторых видов флавонолов, танинов, сапонинов, пектиновых веществ, аскорбиновой кислоты и каротиноидов, тогда как содержание катехинов оказалось незначительным.

Цель исследования – сравнительная характеристика содержания основных групп биологически активных веществ в листьях восьми видов рода *Campanula*, интродуцированных в лесостепную зону Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

Работа выполнена в 2015–2016 гг. в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск) на коллекции декоративных растений природной флоры. Объектами исследования были следующие виды колокольчика из секции *Campanula*: болонский (*C. bononiensis* L.), жестковолосистый (*C. cervicaria* L.), скученный (*C. glomerata* L.), молочноцветковый (*C. lactiflora* Bieb. (*Gadellia lactiflora* (M. Bieb.) Schulkina)), точечный (*C. punctata* Lam.), круглолистный (*C. rotundifolia* L.), Такесима (*C. takesimana* Nakai), тирсовидный (*C. thyrsoides* L.). Большинство из них принадлежит к жизненной форме травянистых поликарпиков с длительно вегетирующими феноритмотипами; *C. cervicaria* и *C. thyrsoides* в условиях культуры развиваются, как правило, по типу двулетних монокарпиков. Материалом для исследования послужили растения: *C. cervicaria* – из семян, собранных в Новосибирской области, *C. rotundifolia* – репродукции Сибирского ботанического сада (г. Томск), у остальных видов – выращенные из семян местных репродукций от интродукционных образцов различного происхождения.

Для определения содержания групп биологически активных веществ использовали свежие листья, собранные в фазы весеннего отрастания и полного цветения. В условиях Новосибирска отрастание растений колокольчиков начинается в третьей декаде апреля – первой декаде мая, но куст из побегов с вполне развитыми листьями (когда проводится сбор сырья) формируется в третьей декаде мая. Цветение *C. rotundifolia* наступает в середине июня, *C. cervicaria*, *C. lactiflora* и *C. thyrsoides* – в конце июня, остальные виды зацветают в первой половине июля. В связи с разновременным отрастанием и цветением разных видов сбор сырья проводили в 2–3 срока (табл. 1, 2). Погодные условия периода исследования характеризовались следующими особенностями. Май 2015 г. – умеренно теплый, избыточно увлажненный, 2016 г. – в пределах нормы. Среднедекадные температуры июня обоих лет превышали климатическую норму на 2–4°C, распределение осадков было крайне неравномерным.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Содержание групп биологически активных веществ (%) в листьях видов *Campanula* в фазу весеннего отрастания

[Content of groups of biologically active substances (%) in *Campanula* leaves in the spring growth phase]

Вид [Species]	Дата сбора сырья [Date of raw material collection]	Катехины [Catechins]	Флавонолы [Flavonols]	Танины [Tannins]	Сапонины [Saponins]	Пектиновые вещества [Pectic substances]
<i>C. bononiensis</i>	<u>27.05</u>	<u>0,28</u>	<u>3,2</u>	<u>20,7</u>	<u>22,2</u>	<u>10,9</u>
	19.05	0,32	4,4	32,4	27,8	11,2
<i>C. cervicaria</i>	<u>21.05</u>	<u>0,12</u>	<u>3,5</u>	<u>23,1</u>	<u>20,9</u>	<u>10,9</u>
	19.05	0,20	5,3	32,4	23,9	13,6
<i>C. glomerata</i>	<u>21.05</u>	<u>0,11</u>	<u>3,8</u>	<u>30,4</u>	<u>17,8</u>	<u>11,0</u>
	19.05	0,13	4,9	33,0	23,5	11,8
<i>C. lactiflora</i>	<u>21.05</u>	<u>0,12</u>	<u>1,9</u>	<u>26,1</u>	<u>12,6</u>	<u>6,1</u>
	02.06	0,19	3,3	23,4	18,4	13,2
<i>C. punctata</i>	<u>27.05</u>	<u>0,09</u>	<u>3,7</u>	<u>15,5</u>	<u>26,5</u>	<u>6,1</u>
	19.05	0,16	5,5	25,1	31,1	6,8
<i>C. rotundifolia</i>	<u>21.05</u>	<u>0,18</u>	<u>4,2</u>	<u>30,1</u>	<u>23,3</u>	<u>5,2</u>
	19.05	0,31	7,3	33,4	24,4	9,1
<i>C. takesimana</i>	<u>27.05</u>	<u>0,11</u>	<u>3,1</u>	<u>14,8</u>	<u>31,3</u>	<u>5,0</u>
	19.05	0,15	4,5	25,5	39,6	8,5
<i>C. thyrsoides</i>	<u>21.05</u>	<u>0,09</u>	<u>3,0</u>	<u>19,7</u>	<u>24,0</u>	<u>9,5</u>
	02.06	0,09	5,0	18,0	14,6	10,8

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой – значение 2015 г., под чертой – значение 2016 г.
[Note: Above the line - the value of 2015, below the line - the value of 2016].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Содержание групп биологически активных веществ (%) в листьях видов *Campanula* в фазу цветения

[Content of groups of biologically active substances (%) in *Campanula* leaves in the flowering phase]

Вид [Species]	Дата сбора сырья [Date of raw material collection]	Катехины [Catechins]	Флавонолы [Flavonols]	Танины [Tannins]	Сапонины [Saponins]	Пектиновые вещества [Pectic substances]
<i>C. bononiensis</i>	<u>15.07</u>	<u>0,09</u>	<u>2,4</u>	<u>16,0</u>	<u>13,0</u>	<u>8,4</u>
	18.07	0,23	1,8	28,6	11,9	14,4
<i>C. cervicaria</i>	<u>29.06</u>	<u>0,12</u>	<u>4,3</u>	<u>13,9</u>	<u>18,0</u>	<u>10,3</u>
	04.07	0,11	4,1	19,5	22,7	13,0
<i>C. glomerata</i>	<u>15.07</u>	<u>0,11</u>	<u>4,0</u>	<u>19,0</u>	<u>24,0</u>	<u>8,5</u>
	18.07	0,15	7,4	34,4	7,2	18,3
<i>C. lactiflora</i>	<u>29.06</u>	<u>0,17</u>	<u>4,6</u>	<u>21,8</u>	<u>9,7</u>	<u>10,3</u>
	11.07	0,06	4,3	26,5	9,3	10,7
<i>C. punctata</i>	<u>15.07</u>	<u>0,01</u>	<u>6,1</u>	<u>25,0</u>	<u>16,1</u>	<u>8,7</u>
	11.07	0,16	4,5	24,4	23,1	10,5
<i>C. rotundifolia</i>	<u>29.06</u>	<u>0,19</u>	<u>5,3</u>	<u>34,7</u>	<u>20,7</u>	<u>9,0</u>
	04.07	0,17	9,4	13,5	22,8	12,3
<i>C. takesimana</i>	<u>15.07</u>	<u>0,07</u>	<u>3,2</u>	<u>17,6</u>	<u>33,9</u>	<u>7,2</u>
	11.07	0,10	3,3	21,4	20,3	8,5
<i>C. thyrsoides</i>	<u>29.06</u>	<u>0,09</u>	<u>3,4</u>	<u>11,2</u>	<u>18,8</u>	<u>11,0</u>
	04.07	0,08	5,2	14,8	6,5	12,0

Первая декада июля этих лет отличалась умеренно теплой погодой, вторая была теплее нормы на 3°C, увлажнение – избыточным.

Количество катехинов определяли спектрофотометрическим методом (Agilent 8453 UV-Vis, США), основанным на их способности давать малиновое окрашивание с раствором ванилина в концентрированной соляной кислоте. Плотность раствора измеряли при длине волны 504 нм. Содержание катехинов в пробе определяли по калибровочной кривой, построенной по ($\pm$)-катехину «Sigma» C-1788 (США) [14]. Количество флавонолов определяли методом, основанным на реакции комплексообразования флавонолов с хлоридом алюминия. Плотность раствора измеряли на спектрофотометре при длине волны 415 нм. Концентрацию флавонолов определяли по калибровочному графику, построенному по рутину [15]. Содержание танинов (гидролизуемых дубильных веществ) определяли спектрофотометрическим методом с использованием 2%-ного водного раствора аммония молибденовокислого. Интенсивность полученной окраски измеряли при длине волны 420 нм. Расчет дубильных веществ производили по ГСО танина [16]. Содержание сапонинов определяли весовым методом. Экстрагировали сырье этанолом, затем упаривали экстракт до отсутствия запаха спирта и добавляли 7-кратный объем ацетона. Образовавшийся осадок через 18 ч отфильтровывали, высушивали при 70°C, взвешивали и вычисляли содержание «сырого сапонины» [17].

Содержание пектиновых веществ (пектинов и протопектинов) определяли бескарбазольным спектрофотометрическим методом, основанным на получении специфического желто-оранжевого окрашивания уроновых кислот с тимолом в сернокислой среде. Для получения воспроизводимых результатов из сырья удаляли сахара. Плотность растворов измеряли на спектрофотометре (Agilent 8453 UV-Vis, США) при длине волны 480 нм в кювете с рабочей длиной 1 см. Количество пектиновых веществ определяли по калибровочной кривой, построенной по галактуриновой кислоте [18]. Определение аскорбиновой кислоты проводили титриметрическим методом, основанным на ее редуцирующих свойствах (реакция Тильманса). Суммарное количество каротиноидов определяли в ацетоново-этанольном экстракте спектрофотометрическим методом. Оптическую плотность раствора измеряли при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофиллов *a* (662 нм) и *b* (644 нм), каротиноидов (440,5 нм). Расчет концентрации пигментов проводили по формулам: $Ca + Cb = 5,134D_{662} + 20,436D_{644}$; $Скар = 4,695D_{440,5} - 0,268(Ca + Cb)$ [19]. Все биохимические показатели, кроме аскорбиновой кислоты, рассчитаны на массу абсолютно сухого сырья. За результат принимали среднее из трех параллельных определений по каждому показателю.

Результаты исследования и обсуждение

Впервые определено количественное содержание в листьях исследованных видов фенольных соединений: катехинов, флавонолов, танинов.

Активная роль в метаболизме растений этих веществ как регуляторов роста, развития и репродукции служит фактором экологической пластичности и адаптивной изменчивости видов [20]. Содержание катехинов незначительное: 0,09–0,32% в молодых листьях и 0,01–0,23% – в листьях цветущих растений, с максимальными значениями у *C. bononiensis* и *C. rotundifolia* (см. табл. 1, 2).

Установлено высокое содержание флавонолов. Их количество в фазу цветения по сравнению с фазой отрастания, как правило, возрастает, но амплитуда погодичных флуктуаций показателя более значительная. В 2015 г. содержание флавонолов в молодых листьях варьировало от 1,9 (*C. lactiflora*) до 4,2% (*C. rotundifolia*), в период цветения предельные значения составили соответственно 2,4 (*C. bononiensis*) и 6,1% (*C. punctata*). Погодные условия 2016 г. более благоприятствовали синтезу флавонолов, количество которых в весенний период колебалось на уровне 3,3–7,3% с минимальным и максимальным значениями у тех же видов. В листьях цветущих растений содержание флавонолов сильно варьировало: от 1,8% у *C. bononiensis* до 9,4% у *C. rotundifolia*. Ранее у представителей секции *Campanula* были обнаружены в надземных органах флавонолы кемпферол, кверцетин, рамнетин, рутин, у *C. bononiensis* – также мирицетин [11, 21].

Выявлено высокое содержание в листьях колокольчиков танинов. Весной их количество варьировало в пределах 14,8–33,4% с устойчиво высокими значениями для *C. glomerata*, *C. rotundifolia* и сравнительно низкими – для *C. thyrsoides*. В период цветения содержание танинов в большинстве случаев снизилось, при этом диапазон варьирования показателя увеличился от 11,2 до 34,7%. Наибольшие количества этих веществ в листьях цветущих растений обнаружены у поликарпиков *C. glomerata*, *C. punctata*, *C. rotundifolia*, *C. lactiflora*, а минимальные – у завершающих жизненный цикл монокарпиков *C. cervicaria* и *C. thyrsoides*. Судя по полученным данным, условия инсоляции, тепло- и влагообеспеченности сезона 2016 г. в большей мере способствовали накоплению танинов. Ранее отмечалось наличие дубильных веществ в надземных органах *C. glomerata* (4%) и *C. rotundifolia* [9].

Важную роль в растениях выполняют сапонины, регулирующие ростовые процессы и обеспечивающие фитопатогенную защиту [22]. В весенний период количество сапонинов в листьях исследованных видов варьировало в пределах 12,6–39,6%, причем подавляющее число значений превышало 20%. Сравнение данных показало, что погодные условия весны 2015 г. были менее благоприятными для биосинтеза сапонинов, вероятно, из-за избыточного увлажнения. Наиболее высокое содержание этих соединений отмечено в молодых листьях *C. takesimana*, *C. punctata*, минимальное – у *C. lactiflora*. В фазу цветения количество сапонинов снизилось по сравнению с весенним периодом, особенно существенно у *C. bononiensis*, *C. lactiflora* и *C. thyrsoides*. Диапазон варьирования показателя для листьев цветущих растений составил 11,2–34,7%.

Впервые у исследованных видов *Campanula* определено содержание пектиновых веществ, имеющих большое значение в формировании засу-

хо- и холодоустойчивости растений [23]. Их количество в листьях весной колебалось от 5,0 до 13,6% с максимумом у *C. cervicaria*, *C. glomerata* и *C. bononiensis*. В фазу цветения содержание пектиновых веществ возросло до 7,2–18,3%. Заметно беднее пектинами и протопектинами листья *C. takesimana*. Все полученные данные по содержанию пектиновых веществ в листьях колокольчиков выше для 2016 г. Большее варьирование значений по годам отмечено в фазу отрастания. Вероятно, это связано с контрастными условиями мая лет исследования.

Ранее нами установлено для других видов рода *Campanula* высокое содержание аскорбиновой кислоты и каротиноидов [12, 13]. В молодых листьях количество аскорбиновой кислоты, как правило, наибольшее: *C. bononiensis* – 247,2–272,8 мг%, *C. rotundifolia* – до 250,7 мг%, *C. punctata* – до 238,2 мг% (рис. 1). Значения показателя для всех видов, кроме *C. bononiensis*, в фазу отрастания были выше в 2016 г. Динамика накопления витаминов, как и других вторичных метаболитов, сильно зависит от внешних условий и потому неоднозначна. В 2015 г. содержание аскорбиновой кислоты ко времени цветения у ряда видов, напротив, повысилось по сравнению с весенним периодом (до 40%). В листьях цветущих растений колокольчиков определено от 109,6 до 246,0 мг% аскорбиновой кислоты. Из исследованных видов наибольшая С-витаминная активность отмечена у *C. bononiensis* и *C. rotundifolia*.

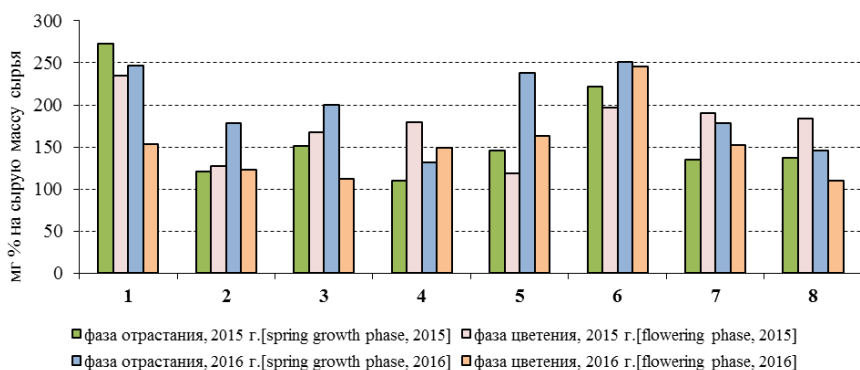


Рис. 1. Изменчивость содержания аскорбиновой кислоты в листьях видов *Campanula*:
1 – *C. bononiensis*; 2 – *C. cervicaria* L.; 3 – *C. glomerata*; 4 – *C. lactiflora*;
5 – *C. punctata*; 6 – *C. rotundifolia*; 7 – *C. takesimana*; 8 – *C. thyrsoidea* L.

[Fig. 1. Variability of ascorbic acid content in *Campanula* leaves.

On the Y axis - Content of ascorbic acid in mg% per wet mass of raw material]

Суммарное количество каротиноидов значительно варьирует у видов по годам. В фазу отрастания показатель составил 84,9–209,1 мг% при существенно меньших значениях для 2016 г. Однако у *C. glomerata* значения двух лет сопоставимы, у *C. cervicaria* содержание каротиноидов заметно ниже в 2015 г. (рис. 2).

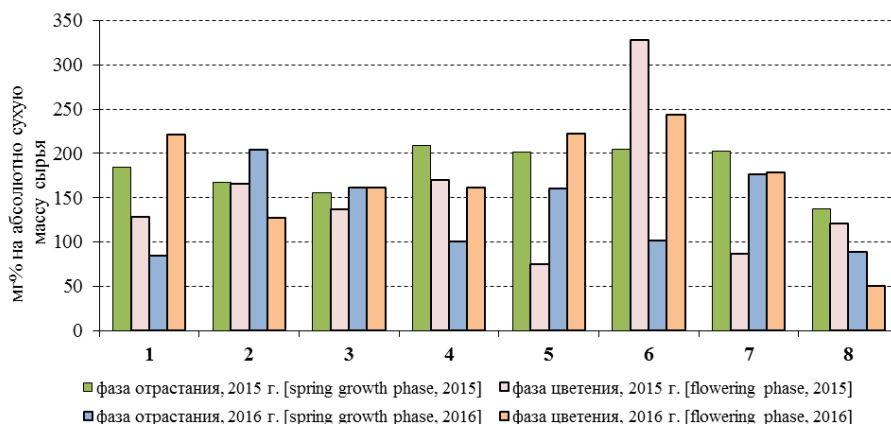


Рис. 2. Изменчивость содержания каротиноидов в листьях видов *Campanula*:

1 – *C. bononiensis*; 2 – *C. cervicaria* L.; 3 – *C. glomerata*; 4 – *C. lactiflora*;

5 – *C. punctata*; 6 – *C. rotundifolia*; 7 – *C. takesimana*; 8 – *C. thyrsoidea* L.

[Fig. 2. Variability of carotenoid content in *Campanula* leaves.

On the Y axis - Content of carotenoids in mg % per absolutely dry mass of raw material]

В период цветения динамика накопления каротиноидов была разнонаправленной, диапазон варьирования увеличился: 74,6–327,7 мг% в 2015 г. и 50,9–243,3 мг% в 2016 г. Максимальное содержание этих веществ отмечено в молодых листьях *C. takesimana*, *C. cervicaria*, *C. punctata* и в листьях цветущих растений *C. rotundifolia*. Сравнительно бедны каротиноидами, особенно в фазу цветения, листья *C. thyrsoidea*.

Проведенное исследование показало, что виды рода *Campanula* характеризуются высоким содержанием в листьях флавонолов, танинов, сапонинов, пектиновых веществ, аскорбиновой кислоты и каротиноидов, но в них мало катехинов. Все показатели, кроме количества катехинов, значительно варьируют на видовом уровне и по годам. Наиболее высоким содержанием основных групп биологически активных веществ отличаются *C. rotundifolia*, *C. glomerata*, *C. punctata* и *C. bononiensis*, сравнительно низким – *C. lactiflora* и *C. thyrsoidea*. Сезонная динамика вторичных метаболитов в листьях различна. По полученным данным, количество танинов и сапонинов выше в фазу весеннего отрастания, флавонолов и пектиновых веществ – в фазу цветения, тогда как накопление аскорбиновой кислоты и каротиноидов оказалось разнонаправленным.

Заключение

Исследовано содержание основных групп биологически активных веществ в листьях в фазы весеннего отрастания и цветения в 2015–2016 гг., у 8 видов рода колокольчик *Campanula* L.: болонского (*C. bononiensis* L.), жестковолосистого (*C. cervicaria* L.), скученного (*C. glomerata* L.), молоч-

ноцветкового (*C. lactiflora* Bieb. (*Gadellia lactiflora* (M. Bieb.) Schulkina)), точечного (*C. punctata* Lam.), круглолистного (*C. rotundifolia* L.), Такесима (*C. takesimana* Nakai), тирсовидного (*C. thyrsoides* L.), интродуцированных в лесостепную зону Западной Сибири (г. Новосибирск). Установлено высокое содержание в листьях флавонолов (до 9,4%), танинов (до 34,7%), сапонинов (до 39,6%), пектиновых веществ (до 18,3%), аскорбиновой кислоты (до 272,8 мг%) и каротиноидов (до 327,7 мг%); количество катехинов незначительное (до 0,32%). Полученные данные подтверждают результаты ранее проведенного исследования о перспективности видов рода *Campanula* как источника флавоноидов, танинов, сапонинов и их пищевой ценности благодаря высокому содержанию в листьях витаминов и пектиновых веществ.

Литература

1. Bailey L.H. Manual of cultivated plants. Revised edition. New York : The Macmillan company, 1949. 1116 p.
2. Крупина М.Г. Колокольчики. М. : Сельхозгиз, 1954. 78 с.
3. Халипова Г.И. Колокольчики. М. : АСТ/Астрель, 2005. 144 с.
4. Scariot V., Seglie L., Gaiano W., Devecchi M. Evaluation of European native bluebells for sustainable floriculture // Acta Horticulturae. 2012. Vol. 937. PP. 273–279. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.937.33
5. Барнаулов О.Д., Лимаренко А.Ю., Маничева О.А., Теслов Л.С. Противоальтеративная активность препаратов из растений семейства колокольчиковых // Проблемы освоения лекарственных ресурсов Сибири и Дальнего Востока : тез. докл. Всесоюз. конф. Новосибирск : СО АМН, 1983. С. 174–175.
6. Барнаулов О.Д., Лимаренко А.Ю., Теслов Л.С. Противосудорожные свойства препаратов из некоторых видов сем. Campanulaceae // Растительные ресурсы. 1983. Т. 19, вып. 1. С. 20–27.
7. Kim M-S., Kim K-H., Yook H-S. Antioxidative effects of *Campanula takesimana* Nakai extract // J. Korean Soc. Food Sci. Nutr. 2012. Vol. 41, № 10. PP. 1331–1337. doi: 10.3746/jkfn.2012.41.10.1331
8. Sinek K., Iskender N.Y., Yayli B., Karaoglu S.A., Yayli N. Antimicrobial activity and chemical composition of the essential oil from *Campanula glomerata* L. subsp. *hispida* (Witasek) Hayek // Asian J. Chem. 2012. Vol. 24, № 5. PP. 1931–1934.
9. Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование; семейства Hippuridaceae–Lobeliaceae / отв. ред. П.Д. Соколов. СПб. : Наука. С.-Петербург, 1991. 200 с.
10. Теслов Л.С. Сравнительное изучение флавоноидного состава видов рода *Campanula* L. ряда *Glomeratae* Charadze из секции *Campanula* // Растительные ресурсы. 1995. Т. 36, вып. 1. С. 44–52.
11. Теслов Л.С. Сравнительное изучение флавоноидного состава видов рода *Campanula* L. ряда *Rapunculoides* Charadze из секции *Campanula* // Растительные ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 1. С. 3–17.
12. Фомина Т.И., Кукушкина Т.А. Содержание основных групп биологически активных веществ в молодых листьях видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50, вып. 4. С. 135–141.
13. Фомина Т.И., Кукушкина Т.А. Содержание основных групп биологически активных веществ в надземных органах видов рода *Campanula* (Campanulaceae) // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 2 (18). С. 39–44.

14. Кукушкина Т.А., Зыков А.А., Обухова Л.А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных средств // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения : материалы VII Междунар. съезда. СПб. : Фитофарм, 2003. С. 64–69.
15. Беликов В.В., Шрайбер М.С. Методы анализа флавоноидных соединений // Фармация. 1970. № 1. С. 66–72.
16. Федосеева Л.М. Изучение дубильных веществ подземных и надземных вегетативных органов бадана толстолистного (*Bergenia crassifolia* (L.) Fitch.), произрастающего на Алтае // Химия растительного сырья. 2005. № 2. С. 45–50.
17. Киселева А.В., Волхонская Т.А., Киселев В.Е. Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири / отв. ред. А.Г. Валуцкая. Новосибирск : Наука, 1991. 135 с.
18. Кривенцов В.И. Бескарбазольный метод количественного спектрофотометрического определения пектиновых веществ // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 1989. Т. 109. С. 128–137.
19. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. Методы биохимического исследования растений / ред. А.И. Ермаков. Л. : Агропромиздат, 1987. 420 с.
20. Борисова П.И., Булатова С.В., Бахтенко Е.Ю., Лапшин П.В. Фенольный метаболизм сабельника болотного (*Comarum palustre* L.) в связи с эколого-ценотическими факторами // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты / отв. ред. Н.В. Загоскина, Е.Б. Бурлакова; Ин-т физиологии растений РАН. М. : Научный мир, 2010. С. 257–264.
21. Джумырко С.Ф. Флавоноиды растений рода *Campanula* // Химия природных соединений. 1973. № 2. С. 273–274.
22. Анисимов М.М., Чирва В.Я. О биологической роли тритерпеновых гликозидов // Успехи современной биологии. 1980. Т. 90, вып. 3 (6). С. 351–364.
23. Оводов Ю.С. Современные представления о пектиновых веществах // Биоорганическая химия. 2009. Т. 35, № 3. С. 293–310.

Поступила в редакцию 24.01.2017 г.; повторно 12.04.2017 г.;
принята 26.04.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.

Авторский коллектив:

Кукушкина Татьяна Абдулхаировна – с.н.с. лаборатории фитохимии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: kukushkina-phyto@yandex.ru

Фомина Татьяна Ивановна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории интродукции декоративных растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: fomina-ti@yandex.ru

Kukushkina TA, Fomina TI. Content of the major groups of biologically active substances in leaves of some *Campanula* species (Campanulaceae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:122-133. doi: 10.17223/19988591/38/7 In Russian, English summary

Tatyana A. Kukushkina, Tatyana I. Fomina

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

**Content of the major groups of biologically active substances
in leaves of some *Campanula* species (Campanulaceae)**

The present research is a continuation of publications on the phytochemical composition of *Campanula* species introduced in the forest-steppe zone of Western

Siberia (Novosibirsk). The importance of the work is due to the recent studies confirming the biological activity of preparations from above-ground parts of bellflowers and incomplete knowledge of the majority of them. The aim of this study was a comparative characteristics of the major groups of biologically active substances (catechins, flavonols, tannins, saponins, pectic substances, ascorbic acid and carotenoids) in leaves of 8 species: *C. bononiensis* L., *C. cervicaria* L. *C. glomerata* L., *C. lactiflora* Bieb. (*Gadellia lactiflora* (M. Bieb.) Schulkina), *C. punctata* Lam., *C. rotundifolia* L., *C. takesimana* Nakai, and *C. thyrsoides* L.

We studied the collection of ornamental plants of the natural flora of the Central Siberian Botanical Garden, SB RAS in 2015-2016. The material was plants grown from seeds of different origin: Novosibirsk region (*C. cervicaria*), Siberian Botanical Garden, Tomsk (*C. rotundifolia*) and local reproductions of introduced samples (other species). To determine the quantity of metabolites, we used freshly collected raw material - leaves in the spring growth phase and leaves of flowering plants. We determined the amount of catechins spectrophotometrically (504 nm), basing on their ability to give crimson colour with vanillin solution in concentrated hydrochloric acid. A calibration curve constructed from ($\pm$)-catechin "Sigma" C-1788 (USA) was used to determine the content of catechins in a sample. The amount of flavonols was determined spectrophotometrically (415 nm) by a reaction of complexation of flavonols with aluminium chloride. A calibration schedule constructed from rutin was used to determine the concentration of flavonols. The content of tannins (hydrolysable tanning substances) was determined spectrophotometrically (420 nm) using a 2% aqueous solution of ammonium molybdate. Tanning substances were calculated according to state standard reference samples of tannins. The content of saponins was determined by weighing. The content of pectic substances (pectins and protopectins) was determined by noncarbazole spectrophotometric method (480 nm), based on obtaining a specific yellow-orange colour of uronic acids with thymol in sulfuric acid medium. To obtain reproducible results, we removed sugars from raw material. The percentage of pectic substances was determined using a calibration curve constructed from galacturonic acid. Ascorbic acid was determined by titrimetric method based on its reducing properties (Tilman's reaction). The total amount of carotenoids was determined in acetone-ethanol extract spectrophotometrically. The optical density of the solution was measured at wavelengths corresponding to absorption maxima of chlorophylls *a* (662 nm) and *b* (644 nm) carotenoids (440.5 nm). Pigment concentration was calculated according to the formulae: $Ca + Cb = 5,134D_{662} + 20,436D_{644}$; $C_{carotenoids} = 4,695D_{440,5} - 0,268(Ca + Cb)$. All biochemical parameters, except for ascorbic acid, were calculated in relation to the mass of absolutely dry raw material.

We noted a high content of flavonols (up to 9.4%), tannins (up to 34.7%), saponins (up to 39.6%), pectic substances (up to 18.3%), ascorbic acid (up to 272.8 mg%), carotenoids (up to 327.7 mg%), and small amount of catechins (up to 0.32%) in leaves (See Tables). We revealed significant interspecific and individual variability of metabolites. Their seasonal dynamics was different: the amount of tannins and saponins was higher in the phase of spring growth, but that of flavonols and pectins - in the flowering phase, while the accumulation of ascorbic acid and carotenoids was mixed. From two years of studies, more favorable conditions for the synthesis of the major metabolites formed in 2016. We determined the highest content of various groups of biologically active substances for *C. rotundifolia*, *C. glomerata*, *C. punctata*, *C. bononiensis*, and relatively low - for *C. lactiflora*, *C. thyrsoides* (See Figures and Tables). The obtained data confirmed the results of a previous study on the prospects of species of the genus *Campanula* as a source of flavonoids, tannins, saponins and their nutritional value due to a high content of vitamins and pectic substances in their leaves.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 23 References.

Key words: phenolic compounds; saponins; pectic substances; ascorbic acid; carotenoids; bellflowers; Western Siberia.

References

1. Bailey LH. Manual of cultivated plants. Revised edition. New York: The Macmillan company; 1949. 1116 p.
2. Krupina MG. Kolokol'chiki [Bellflowers]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1954. 78 p. In Russian
3. Khalipova GI. Kolokol'chiki [Bellflowers]. Moscow: AST/Astel' Publ.; 2005. 144 p. In Russian
4. Scariot V, Seglie L, Gaiano W, Devecchi M. Evaluation of European native bluebells for sustainable floriculture. *Acta Hortic.* 2012;937:273-279. doi: [10.17660/ActaHortic.2012.937.33](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.937.33)
5. Barnaulov OD, Limarenko AYu, Manicheva OA, Teslov LS. Protivoal'terativnaya aktivnost' preparatov iz rasteniy semeystva kolokol'chikovykh [Antialterative activity of preparations from Campanulaceae plants]. In: *Problemy osvoeniya lekarstvennykh resursov Sibiri i Dal'nego Vostoka: tezisy dokladov Vsesoyuznoy konf.* [Problems of development of medicinal resources in Siberia and the Far East. Proc. of the All-Russian Conf. (Novosibirsk, Russia, 18-20 October, 1983). Deryapa NR, editor. Novosibirsk: Academy of Medical Sciences, Siberian Branch Publ.; 1983. pp. 174-175. In Russian
6. Barnaulov OD, Limarenko AYu, Teslov LS. Protivosudorozhnye svoystva preparatov iz nekotorykh vidov sem. Campanulaceae [Anticonvulsant properties of preparations from some Campanulaceae species]. *Rastitel'nye resursy.* 1983;19(1):20-27. In Russian
7. Kim M-S, Kim K-H, Yook H-S. Antioxidative effects of *Campanula takesimana* Nakai extract. *J. Korean Soc. Food Sci. Nutr.* 2012;41(10):1331-1337. doi: [10.3746/jkfn.2012.41.10.1331](https://doi.org/10.3746/jkfn.2012.41.10.1331)
8. Sinek K, Iskender NY, Yayli B, Karaoglu SA, Yayli N. Antimicrobial activity and chemical composition of the essential oil from *Campanula glomerata* L. subsp. *hispida* (Witasek) Hayek. *Asian J. Chem.* 2012;24(5):1931-1934.
9. *Rastitel'nye resursy SSSR: Tsvetkovye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovanie; Semeystva Hippuridaceae-Lobeliaceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical compounds, using; Fam. Hippuridaceae-Lobeliaceae.]. Sokolov PD, editor. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1991. 200 p. In Russian
10. Teslov LS. Comparative study of flavonoid composition in species of the genus *Campanula* L. of the series *Glomeratae* Charadze of the section *Campanula*. *Rastitel'nye resursy.* 1995;36(1):44-52. In Russian, English summary
11. Teslov LS. Comparative study of flavonoid constituencies in some species of the genus *Campanula* L. of the series *Rapunculoideae* Charadze from the section *Campanula*. *Rastitel'nye resursy.* 2000;36(1):3-17. In Russian, English summary
12. Fomina TI, Kukushkina TA. Content of the major groups of biologically active substances in young leaves of *Campanula* species (Campanulaceae). *Rastitel'nye resursy.* 2014;50(4):135-141. In Russian, English summary
13. Fomina TI, Kukushkina TA. Content of the major groups of biologically active substances in under-ground parts of *Campanula* species (Campanulaceae). *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii.* 2015;2(18):39-44. In Russian, English summary
14. Kukushkina TA, Zikov AA, Obukhova LA. Lady's mantle (*Alchemilla vulgaris* L.) as a source of the medicinal preparations. In: *Actual problems of creation of new medicinal preparations of natural origin.* Proc. of the 7-th Int. Congress. Phytopharm (St.-Petersburg-Pushkin, Russia, July 3-5, 2003). Aleksandrova AE, Zenkevich IG and Makarov VG, editors. St. Petersburg: 2003. pp. 64-69. In Russian

15. Belikov VV, Shrayber MS. Metody analiza flavonoidnykh soedineniy [Methods of analysis of flavonoid compounds]. *Farmaciya – Pharmacy*. 1970;1:66-72. In Russian
16. Fedoseeva LM. Izuchenie dubil'nykh veshchestv podzemnykh i nadzemnykh vegetativnykh organov badana tolstolistnogo (*Bergenia crassifolia* (L.) Fitch.), proizrastayushchego na Altae [An assay of tannic substances in underground and overground vegetative parts of leather bergenia (*Bergenia crassifolia* (L.) Fitch) native of Altai area]. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ya – Chemistry of Plant Raw Material*. 2005;2:45-50. In Russian
17. Kiseleva AV, Volkhonskaya TA, Kiselev VE. Biologicheski aktivnye veshchestva lekarstvennykh rasteniy Yuzhnoy Sibiri [Biologically active substances of medicinal plants in Southern Siberia]. Valutskaya AG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1991. 135 p. In Russian
18. Kriventsov VI. Beskarbazol'nyy metod kolichestvennogo spektrofotometricheskogo opredeleniya pektinovykh veshchestv [Noncarbazole method of quantitative spectrophotometric determination of pectic substances]. *Sbornik Nauchnykh Trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo Botanicheskogo Sada [Proceedings of State Nikitsky Botanical Garden]*. 1989;109:128-137. In Russian
19. Ermakov AI, Arasimovich VV, Yarosh NP. Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy [Methods of biochemical studies of plants]. 3rd ed.: Revised and Updated. Ermakov AI, editor. Leningrad: Agropromizdat Publ.; 1987. 420 p. In Russian
20. Borisova PI, Bulatova SV, Bakhtenko EYu, Lapshin PV. Fenol'nyy metabolizm sabel'nika bolotnogo (*Comarum palustre* L.) v svyazi s ekologo-cenoticheskimi faktorami [Phenolic metabolism of the cowberry (*Comarum palustre* L.) in connection with the ecological and cenotic factors]. In: *Phenolic compounds: Fundamental and applied aspects*. Zagoskina NV, Burlakova EB, editors. Moscow: Scientific World Publ.; 2010. pp. 257-264. In Russian
21. Dzhumyrko SF. Flavonoidy rasteniy roda *Campanula* [Flavonoids of plants of the genus *Campanula*]. *Chemistry of Natural Compounds*. 1973;2:273-274. In Russian
22. Anisimov MM, Chirva VYa. O biologicheskoy roli triterpenovykh glikozidov [On the biological role of triterpene glycosides]. *Uspekhi sovremennoy biologii – Biology Bulletin Reviews*. 1980;90(3):351-364. In Russian
23. Ovodov YuS. Current views on pectin substances. *Russ J Bioorg Chem*. 2009;35:2690284. doi: [10.1134/S1068162009030017](https://doi.org/10.1134/S1068162009030017)

Received 24 January, 2017; Revised 12 April, 2017;

Accepted 26 April, 2017; Published 15 June, 2017

Author info:

Kukushkina Tatyana A, Senior Researcher, Laboratory of Biochemistry, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: kukushkina-phyto@yandex.ru

Fomina Tatyana I, Cand. Sci. (Biol.), Laboratory of Ornamental Plants Introduction, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: fomina-ti@yandex.ru

УДК 634.75:581.192

doi: 10.17223/19988591/38/8

И.В. Лукьянчук, Е.В. Жбанова

*Селекционно-генетический центр – Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений
им. И.В. Мичурина, г. Мичуринск, Россия*

Оценка генетической коллекции земляники по содержанию в плодах антоцианов

Отражены результаты многолетнего исследования накопления антоцианов в ягодах большого набора сортов, гибридных сеянцев, элитных и отборных форм земляники генетической коллекции Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина. На основе анализа разнообразного и многочисленного сортового фонда земляники установлено, что содержание антоцианов в плодах в среднем по коллекции находится на невысоком уровне и составляет 52,3 мг/100 г сырой массы (это указывает на недостаточное внимание в селекции к созданию форм с повышенным содержанием данных веществ), при этом размах варьирования количества антоцианов в плодах находится в широком диапазоне – 10,5–171,6 мг/100 г. Изменчивость данного признака у гибридных сеянцев больше и составляет от 6,0 до 242,0 мг/100 г. Выделены перспективные генотипы с высоким накоплением антоцианов, представляющие интерес для селекции и практического использования: сорта Фейерверк – 107,4 мг/100 г, Привлекательная – 106,3 мг/100 г, Рубиновый кулон – 103,1 мг/100 г, отборные сеянцы 3/2-3 (Фейерверк × Львовская ранняя) – 242,0 мг/100 г, 3/3-16 (Фейерверк × Марышка) – 176,0 мг/100 г, 3/6-15 (Рубиновый кулон × Марышка) – 165,0 мг/100 г, 3/6-72 (Рубиновый кулон × Марышка) – 178,2 мг/100 г. Выявлено, что, несмотря на все разнообразие гибридного потомства по содержанию антоцианов, наибольшее количество сеянцев с высоким их накоплением (от 80,0 до 100,0 мг/100 г и выше) получено в семьях, где обе родительские формы обладают высоким уровнем признака (Фейерверк, Привлекательная, Рубиновый кулон). Данные сорта рекомендуется использовать в качестве источников и доноров высокого содержания антоцианов в дальнейшей селекции.

Ключевые слова: *Fragaria × ananassa* Duch; селекция; сорта; гибридные сеянцы; элитные формы.

Введение

За последние десятилетия антоцианы плодов и ягод стали темой многочисленных исследований. Их состав и количество во многом определяют пригодность сортов к замораживанию и технологической переработке, Р-витаминные и антиоксидантные свойства ягод. Установлено, что антиоксидантная активность коррелирует с общим содержанием фенольных со-

единений, в том числе с антоцианами. Это весьма мощные антиоксиданты, обладающие большей эффективностью, чем витамины С и Е [1–3]. В эпидемиологических исследованиях показано, что умеренное потребление продукции с высоким содержанием антоцианов позволяет снизить риск сердечно-сосудистых заболеваний [3, 4]. Кроме того, они характеризуются противовоспалительными, антимикробными, гепатопротекторными свойствами [1, 2]. По химическому составу антоцианы являются гликозидами – веществами, молекулы которых состоят из неуглеводной части (агликона) и углеводного остатка. Агликоны антоцианов называют антоцианидинами. К настоящему времени идентифицировано более тридцати различных антоцианидинов, при этом основная их часть (более 90%) представлена пеларгонидином (Pg), цианидином (Cy), пеонидином (Pn), дельфинидином (Dp), петунидином (Pt) и мальвидином (Mv). Разнообразие антоцианов обусловлено количеством гидроксильных групп, природой и количеством присоединенных к молекуле сахаров, положением гликозилирования, природой и количеством алифатических или ароматических кислот, присоединенных к сахарам. В настоящее время обнаружено более 500 антоцианов различного строения, и число идентифицированных веществ быстро растет по мере совершенствования методов анализа [1, 3].

В ягодах земляники антоцианы составляют 58,1–81,0% от общего содержания фенольных соединений [5]. Спектр антоцианов, характерных для данной культуры, включает 3-глюкозиды и 3-рутинозиды цианидина и пеларгонидина, ацилированные производные пеларгонидина и цианидина – пеларгонидин-3(сукцинил)глюкозид и цианидин-3(сукцинил)глюкозид, пеларгонидин-3(малонил)глюкозид, пеларгонидин-3(6"-ацетил)глюкозид, а также пеларгонидин-3-диглюкозид [6]. Многими авторами отмечается, что, независимо от генетического происхождения сортов и экологических факторов, доминирующим антоцианом в плодах земляники, составляющим до 95% от их общего количества, является пеларгонидин-3-глюкозид. Второй по распространенности антоциан земляники – пеларгонидин-3(малонил)глюкозид. Наличие цианидин-3-глюкозида является постоянным для земляники, хотя содержится он в меньшем количестве, чем пеларгонидин-3-глюкозид и пеларгонидин-3(малонил)глюкозид [5–11]. Различные сорта *F. ananassa* × Duch. по содержанию антоцианов имеют значительное варьирование – от 5 (Ананасная белая, Абрикос, Любительская) до 100 и более миллиграммов на 100 г мякоти плодов (Рубиновый кулон, Чернобровка, Белруби, Дукал, Довер, Дарроу) [12].

Все признаки октоплоидной земляники ананасной, в том числе связанные с биохимическим составом плодов, имеют полигенный контроль [12, 13]. Установлено, что содержание антоцианов наследуется количественно с частичным доминированием высокого содержания и частыми случаями проявления положительного гетерозиса или трансгрессии по данному признаку. По сообщению С.А. Lundergan, J.N. Moore, величина наследуемости содер-

жания антоцианов в широком смысле (H^2) достигает высокого уровня – 0,81, что свидетельствует о зависимости выраженности этого признака преимущественно от генетических факторов и в малой степени от условий среды [14]. Другие исследователи также указывают на высокий уровень генетической обусловленности признака – 96,5% [15]. Все эти данные свидетельствуют об эффективности улучшения земляники по содержанию в плодах антоцианов путем гибридизации и дальнейшего отбора [12].

В селекции на улучшение химического состава ягод большой интерес представляют такие комбинации скрещивания, которые обеспечивают положительную трансгрессию селектируемого признака. Трансгрессия – эффект суммирующего действия полимерных генов, выражающийся в устойчивом увеличении (положительная трансгрессия) или уменьшении (отрицательная трансгрессия) значения какого-либо полимерно наследующегося признака у отдельных особей F_2 по сравнению с крайними (+, –) значениями этого признака у родительских форм [16]. Следует отметить, что у гетерозиготных плодовых и ягодных культур при скрещивании трансгрессивное расщепление наблюдается в потомстве, полученном непосредственно от этого скрещивания; так как это потомство не является F_1 , его следует рассматривать как F_n [17]. С.Д. Айтжанова [18] в качестве лучших доноров по содержанию антоцианов выделяет сорта Сюрприз олимпиаде, Рубиновый кулон и элитный отбор 167-9 (Кокинская ранняя $\times$ Сюрприз олимпиаде). По ее мнению, наследование данного признака носит, как правило, промежуточный характер с уклонением в сторону лучшего или худшего родителя. Выщепление значительного количества трансгрессивных сеянцев отмечено лишь в комбинациях, где оба родителя не обладали крайней степенью выраженности этого признака. Не установлено существенных различий в наследовании антоцианов при прямых и обратных скрещиваниях внутри вида *F. $\times$ ananassa*. Отмечена средняя положительная связь между растворимыми сухими веществами и антоцианами. Обнаружено отсутствие тесной связи между массой ягод и содержанием в них антоцианов, что дает возможность создавать крупноплодные сорта земляники с оптимальным биохимическим составом.

Большое значение в своей работе придавал селекции земляники на повышенное накопление в ягодах антоцианов профессор А.А. Зубов. Им изучалась комбинационная способность сортов по признакам качества ягод, в том числе содержанию антоцианов, с использованием диаллельных скрещиваний и генетико-статистических методов анализа потомства [19]. Наиболее высокую общую комбинационную способность (ОКС) по накоплению антоцианов имели сорта Редкоут, Зенга Зенгана, Лакомая, Рубиновый кулон. Они рекомендованы для селекции на улучшенный химический состав ягод. Лучшие комбинации родителей по содержанию антоцианов – Мариева $\times$ Редкоут, Зенга Зенгана $\times$ Фейрфакс, Зенга Зенгана $\times$ Редкоут, Лакомая $\times$ Редкоут, Фестивальная $\times$ Белруби. Дополнены сведения в данном направ-

лении и другими исследователями [20]. Так, высокое значение ОКС имели сорта Привлекательная и элита 298-22-19-21, в качестве лучшей по содержанию антоцианов выделена комбинация Привлекательная × Кама. Таким образом, в связи с возрастающим интересом к антоцианам плодов и ягод изучение генетической коллекции земляники по уровню накопления антоцианов в плодах и их наследование в гибридном потомстве представляются весьма актуальными.

Целью настоящего исследования являлись выявление изменчивости содержания антоцианов в плодах земляники в зависимости от генетического происхождения изучаемых форм, определение пределов их варьирования у сортов и гибридных сеянцев, а также выделение перспективных генотипов – ценных источников и доноров высокого их накопления.

Материалы и методики исследования

В работе обобщены результаты многолетних исследований по содержанию антоцианов у сортов, гибридных сеянцев, отборных и элитных форм земляники генетической коллекции, собранной в лаборатории частной генетики и селекции ФГБНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина (г. Мичуринск, Тамбовская область).

В полевых условиях для массовой оценки содержания антоцианов у большого числа гибридных сеянцев применяли разработанную во ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина А.А. Зубовым и К.В. Станкевич шкалу, в которой имеются цветной рисунок и цифровое выражение их количества [21]. Сравнивая окраску свежих плодов земляники того или иного генотипа с аналогичным цветом на этой шкале, исследователь устанавливает количественное содержание антоцианов в образцах согласно соответствующему цифровому значению шкалы. Этот метод позволяет быстро и довольно точно оценить большое количество гибридов и сортов по данному показателю в полевых условиях. Предварительно отобранные формы, представляющие интерес по накоплению антоцианов, в дальнейшем анализировались в лабораторных условиях. Анализы проводили в период массового созревания плодов (II–III декада июня).

Для определения суммарного содержания антоцианов использовали спектрофотометрический метод. Навеску свежих ягод (1 г) экстрагировали смесью 96%-ного этилового спирта и 1,5N соляной кислоты в соотношении 85:15. Растертую пробу переносили на воронку Бюхнера, полученный фильтрат доводили до определенного объема экстрагентом. Экстракт переносили в склянки с притертой пробкой, выдерживали в темноте. В таких условиях происходит полное превращение антоцианов в катионную, окрашенную форму. Содержание антоцианов определяли на спектрофотометре (Genesys 10uv, США) при длине волны 535 нм в кювете с рабочей длиной 1 см.

Содержание антоцианов рассчитывали по формуле

$$A = \frac{E_{535} \cdot V \cdot 100 \cdot K}{n},$$

где A – концентрация антоцианов в мг на 100 г навески; E – оптическая плотность раствора; V – объем, мл; n – масса навески в г; K – 98,2 – коэффициент, вычисленный на основе экстинкционных коэффициентов 1%-ных растворов антоцианов (цианидин-3-галактозида и цианидин-3-арабинозида) при работе с кюветой толщиной в 1 см [22].

Статистическая обработка данных (вычисление средней арифметической ($\bar{x}$), стандартной ошибки средней арифметической ($S_{\bar{x}}$), коэффициента вариации (V)) проводили по стандартным методикам [23] с использованием программ Microsoft Excel 7.0 и StatSoft STATISTICA 6.0. Для сравнительной трансгрессивной изменчивости в различных комбинациях скрещивания определяли максимальную и среднюю степени трансгрессии и частоту трансгрессии [12].

Степень трансгрессии – величина превышения по определенному признаку лучшим гибридом лучшей родительской формы. Выражается в процентах и вычисляется по формуле

$$T_c = \frac{P_r \cdot 100}{P_p} - 100,$$

где P_r – максимальное значение признака лучшего гибрида; P_p – максимальное значение признака лучшего родителя.

Частота трансгрессии также выражается в процентах и находится по формуле

$$T_q = \frac{A}{B} \cdot 100,$$

где A – количество гибридов, превосходящих по признаку лучшую родительскую форму; B – общее количество изученных гибридов.

По мнению А.А. Зубова, лучше степень трансгрессии называть максимальной степенью трансгрессии определенной выборки ($T_{\text{макс.}}$). Для сравнительной оценки трансгрессивной изменчивости в разных комбинациях скрещивания он рекомендует определять среднюю степень трансгрессии $T_{\text{средн.}}$, вычисляемую с использованием показателей всех трансгрессивных сеянцев, которая меньше варьирует с изменением величины выборки. Формула ее вычисления следующая:

$$T_{\text{средн.}} = \frac{\sum \left[\frac{P_r \cdot 100\%}{P_p} - 100 \cdot f \right]}{A} = \frac{\sum (T_c \cdot f)}{A},$$

где $\sum$ – сумма; f – число повторяющихся сеянцев с определенным значением признака, превосходящим его значение у лучшей родительской формы; P_r – значение признака гибрида, превосходящее максимальное значение того же признака у лучшей родительской формы; P_p – максимальное значение признака лучшей родительской формы во взятой выборке; A – количество гибридов, превосходящих по признаку лучшую родительскую фор-

му; T_c – степень трансгрессии конкретного гибридного сеянца или группы сеянцев.

Средняя степень трансгрессии при оценке различных комбинаций скрещивания является важным показателем, так как при одинаковой максимальной степени и частоте трансгрессии она может быть различной, и предпочтение следует отдавать тем комбинациям, у которых этот показатель выше [12].

Результаты исследования и обсуждение

Многие зарубежные исследователи определили средний уровень накопления антоцианов в ягодах земляники в пределах от 15,0 до 60,0 мг/100 г сырой массы. Более того, обнаружены формы с содержанием данных веществ до 80,0 мг/100 г [8]. Сорта со светлоокрашенными ягодами и, соответственно, низким уровнем антоцианов (менее 50,0 мг/100 г) малоценны [12]. Однако проведенный анализ большого количества сортов (73) различного эколого-географического происхождения показал, что на их долю приходится значительная часть исследованных форм (52,3%). Количество генотипов с уровнем накопления антоцианов в пределах 50,0–80,0 мг/100 г составило 38,5%. Сорт с высоким (80,1–100,0 мг/100 г) и очень высоким (более 100,0 мг/100 г) содержанием антоцианов значительно меньше – по 4,6% соответственно (рис. 1).

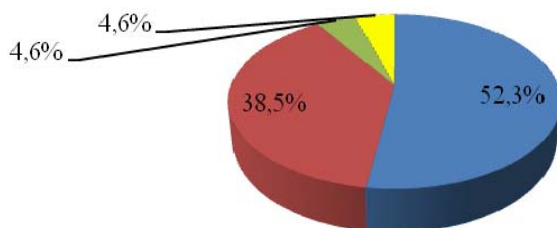


Рис. 1. Процентное соотношение сортов земляники по содержанию антоцианов в плодах.

Группы сортов с содержанием антоцианов, мг/100 г
[Groups of varieties with anthocyanin content, mg/100g]:

■ – < 50,0; ■ – 50,1–80,0; ■ – 80,1–100,0; ■ – >100,0

[Fig. 1. Percentage of strawberry varieties to anthocyanin content in fruits]

Различия по накоплению антоцианов между сортами весьма велики (рис. 2). Минимальное за годы исследований накопление антоцианов отмечено у сорта Кария (10,5 мг/100 г), максимальное – у сорта Рубиновый кулон (171,6 мг/100 г) при среднем значении по всем сортам 52,3 мг/100 г. Многие современные сорта американской (Сельва, Камароза, Хоней), голландской (Вима Рина, Вима Занта, Вима Кимберли), итальянской (Джоли, Ароза, Клэри, Галя чив) селекции характеризуются светлой окраской плодов и содержат менее 50,0 мг/100 г антоцианов (см. рис. 2). Сорт Камароза, ко-

торый охватывает примерно 50% мирового рынка земляники [24], по нашим данным, накапливает всего 36 мг/100 г антоцианов. К богатым антоцианами сортам земляники следует отнести: Зенга Зенгана, Лакомая, Привлекательная, Рубиновый кулон, Торпеда, Фейерверк.

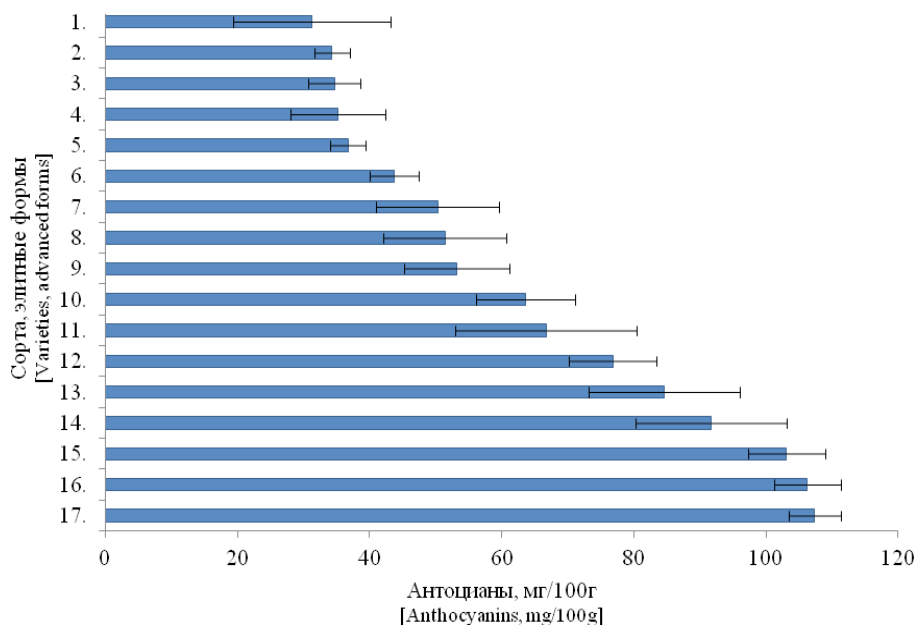


Рис. 2. Сравнительная оценка ряда сортов и элитных форм земляники по накоплению в ягодах антоцианов. По вертикали – сорта и элитные формы земляники; по горизонтали – суммарное количество антоцианов, мг/100 г: 1 – Эльсанта; 2 – Вима Занта; 3 – Ред Гонтлет; 4 – Хоней; 5 – Барлидаун; 6 – Урожайная ЦГЛ; 7 – Фаветта; 8 – Хуммиджента; 9 – Корона; 10 – Кама; 11 – Памяти Зубова; 12 – Элита 298-22-19-21; 13 – Лакомая; 14 – Элита 613-30; 15 – Рубиновый кулон; 16 – Привлекательная; 17 – Фейерверк

[Fig. 2. Comparative evaluation of some strawberry varieties and advanced forms for the accumulation of anthocyanins in fruits. On the X-axis - Varieties and advanced forms of strawberries; on the Y-axis - Total number of anthocyanins, mg /100 g: 1 - Elsanta; 2 - Vima Zanta; 3 - Red Gauntlet; 4 - Honeoye; 5 - Barlidaun; 6 - Urozhaynaya CGL; 7 - Favetta; 8 - Khummidzhenta; 9 - Korona; 10 - Kama; 11 - Pamyati Zubova; 12 - Advanced form 298-22-19-21; 13 - Lakomaya; 14 - Advanced form 613-30; 15 - Rubinovy kulon; 16 - Privlekatel'naya; 17 - Feyerverk]

Сорта Привлекательная, Рубиновый кулон, Фейерверк селекции ФГБНУ ВНИИГиСПР сочетают высокое (более 100 мг/100г по среднесуточным данным) и стабильное накопление антоцианов в ягодах. Причем получены они при использовании в гибридизации ценного донора по данному признаку – сорта Зенга Зенгана. Также высоким уровнем антоцианов (до 91,7 мг/100 г) отличаются сорта и элитные формы Памяти Зубова, Флора, 298-22-19-21, 613-30, 750-30 (табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Сорта и элитные формы земляники – ценные источники
высокого содержания антоцианов**
[Strawberry varieties and advanced forms as important sources of high anthocyanin content]

Сорт, элитная форма [Variety, advanced form]	Происхождение [Origin]	Содержание антоцианов, мг/100 г [Anthocyanin content, mg/100 g]		Коэффициент вариации [Coefficient of variation] V, %
		Размах варьирования, min–max [Range of varying, min–max]	Среднее [Mean], $\bar{x} \pm m$	
Зенга Зенгана [Zenga Zengana]	Германия, сеянец Марке × Зигер [Germany, Marke plantlet × Ziger]	48,4–110,0	73,4±14,5	39,1
Рубиновый кулон [Rubinovy kulon]	Зенга Зенгана × Фейрфакс [Zenga Zengana × Fairfax]	79,4–171,6	103,1±5,8	21,8
Фейерверк [Feyerverk]	Зенга Зенгана × Фейрфакс [Zenga Zengana × Fairfax]	70,4–136,4	107,4±4,0	14,8
Лакомая [Lakomaya]	Зенга Зенгана × Редкоут [Zenga Zengana × Redcoat]	57,2–136,4	84,6±11,4	38,0
Флора [Flora]	Зенга Зенгана × Редкоут [Zenga Zengana × Redcoat]	78,8–88,0	83,5±2,3	5,5
Привлекательная [Privlekatel'naya]	Рубиновый кулон × Олбриттон [Rubinovy kulon × Allbritton]	74,8–138,6	106,3±5,1	17,9
Элита 613-30 [Advanced form 613-30]	Рубиновый кулон × Лакомая [Rubinovy kulon × Lakomaya]	79,2–114,6	91,7±9,9	21,5
Элита 750-30 [Advanced form 750-30]	Рубиновый кулон × Скотт [Rubinovy kulon × Scott]	74,8–123,2	90,4±9,9	24,5
Отборная форма 922-67 [Selected form 922-67]	516-167 × Кардинал × Привлекательная [Cardinal × Privlekatel'naya]	83,6–85,8	84,7	–

Поскольку генетическая вариация содержания антоцианов в ягодах земляники состоит в основном из аддитивной компоненты, возможно проводить подбор родительских форм по фенотипу.

Как отмечал А.А. Зубов, наиболее эффективным методом для достижения этой цели является самоопыление сортов с относительно высоким содержанием антоцианов, отбор и скрещивание выдающихся по данному признаку инбредных сеянцев J_1 и J_2 и получение гетерозисных гибридов [12]. Этим методом во ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина получены элитные сеянцы с очень высоким для земляники содержанием антоцианов – до 160 мг/100 г.

Анализ сортового фонда в дальнейшем позволил провести гибридизацию и получить достаточно разнообразный материал по содержанию в ягодах антоцианов. Размах варьирования по данному показателю у гибридных семян очень большой: от 6,0 до 242,0 мг/100 г. Несмотря на все разнообразие гибридного потомства по содержанию антоцианов, наибольшее количество семян с высоким их накоплением (от 80,0 до 100,0 мг/100 г и выше) получено в семьях, где в качестве родительских форм использовали сорта с высоким уровнем признака (Фейерверк, Привлекательная, Рубиновый кулон).

Так, наибольший выход темноокрашенных семян с количеством антоцианов в ягодах более 80,0 мг/100 г получен в семьях: Привлекательная × 298-22-19-21 (45,2%), Привлекательная × Кама (34,2%), где средняя степень трансгрессии составляла выше 20,0%. Частота трансгрессии в комбинациях Привлекательная × 298-22-19-21 составляла 9,7%, Привлекательная × Кама – 6,3% (табл. 2).

Трансгрессивные семена в указанных семьях накапливали в плодах свыше 100 мг/100 г антоцианов, что превышало их содержание у лучшей родительской формы (сорт Привлекательная). В комбинации (516-167 × Кардинал) × Фейерверк максимальная степень трансгрессии (T_c макс.) по содержанию в ягодах антоцианов составляла 20,4%, частота трансгрессии (T_q) – 23,1%; в семье (516-167 × Кардинал) × Привлекательная T_c макс. составляла 10,5%, T_q – 16,7%. В комбинации Привлекательная × 298-22-19-21 на долю светлоокрашенных семян (содержание антоцианов менее 60,0 мг/100 г) приходилось 38,7%; Привлекательная × Кама (оба родительских сорта характеризуются высоким накоплением антоцианов) – 34,2%; Урожайная ЦГЛ × Кама (контрастные по содержанию антоцианов родительские формы) – 70,4%.

Темной окраской ягод и очень высоким содержанием антоцианов характеризовались отдельные семена, полученные с участием сортов Фейерверк и Рубиновый кулон: 3/2-3 (Фейерверк × Львовская ранняя) – 242,0 мг/100 г; 3/3-16 (Фейерверк × Марышка) – 176,0 мг/100 г; 3/6-15 (Рубиновый кулон × Марышка) – 165,0 мг/100 г; 3/6-72 (Рубиновый кулон × Марышка) – 178,2 мг/100 г. У гибридных семян 3/6-15 и 3/6-72 также отмечен высокий уровень содержания витамина С (81,4 мг/100 г).

Отборный сеянец 5/1-10 (922-67 × Марышка) накапливал до 163,7 мг/100 г антоцианов, где одна из исходных форм (922-67), полученная с участием сорта Привлекательная, характеризуется высоким их содержанием. Отборный сеянец 1/6-2 (Рубиновый кулон × Марышка) также характеризуется высоким накоплением антоцианов (112,2 мг/100 г). В отдельные годы изучения отборные семена 914-30, 914-33, 914-67 (Фестивальная × Привлекательная), 924-56 (206-88-7 × Фейерверк), 921-24 ((516-167 × Кардинал) × Фейерверк), 915-32, 915-36 (298-22-19-21 × Фейерверк) накапливали антоцианы в значительных количествах (104,5–167,2 мг/100 г).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]
 Степень и частота трансгрессии по содержанию в ягодах антоцианов у гибридного потомства земляники
 [Transgression degree and frequency for anthocyanin content in strawberry fruits of hybrid progeny]

Гибридная комбинация [Hybrid combination]	Содержание антоцианов, мг/100 г [Anthocyanin content, mg/100 g]		Коеф- фициент вариации [Coefficient of variation] V, %	Содержание антоцианов у лучшего родителя, мг/100 г [Anthocyanin content in the best parent, mg / 100 g]	T _c сред. [Average, Ts], %	T _c макс. [Max, Ts], %	Частота транс- грессии, (T _c) [Transgres- sion fr.], %
	Среднее по комбинации [Average for combination] (x±m)	Размах варьирования [Range x varying] (min-max)					
Фейерверк × Марышка [Feuerwerk × Maryshka]	56,7±5,6	40,0–80,0	24,1	105,6	–	–	–
Фейерверк [Feuerwerk] × 298-19-9-43	53,8±3,0	20,0–90,0	34,3	105,6	–	–	–
Рубиновый кулон × Марышка [Rubinovy kulon × Maryshka]	56,7±18,6	20,0–80,0	56,7	171,6	–	–	–
Рубиновый кулон [Rubinovy kulon] × 298-22-19-21	72,0±8,0	50,0–90,0	24,8	171,6	–	–	–
Урожайная ЦГЛ [Urozhaynaya CGL] × 750-30	51,8±3,6	10,0–90,0	42,3	80,0	12,5	12,5	7,9
Урожайная ЦГЛ × Кама [Urozhaynaya CGL × Kama]	45,9±4,0	10,0–80,0	45,7	83,6	–	–	–
Урожайная ЦГЛ × Львовская ранняя [Urozhaynaya CGL × L'vovskaya rannaya]	44,6±9,7	10,0–130,0	78,5	39,6	76,8	228,3	53,8
Урожайная ЦГЛ [Urozhaynaya CGL] × 298-22-19-21	54,3±4,8	6,0–120,0	45,5	70,0	26,2	71,4	22,2
Привлекательная × Кама [Privlekatel'naya × Kama]	65,2±3,9	20,0–140,0	41,0	99,0	27,9	41,4	6,3
Привлекательная × Львовская ранняя [Privlekatel'naya × L'vovskaya rannaya]	55,5±2,8	20,0–80,0	34,7	99,0	–	–	–
Привлекательная [Privlekatel'naya] × 298-22-19-21	65,5±5,2	10,0–140,0	44,2	99,0	21,2	41,4	9,7

Таким образом, среди множества исследованных отборных сеянцев выделено значительное количество темноокрашенных, богатых антоцианами форм, которые представляют интерес для дальнейшей селекционной работы.

Заключение

Анализ литературных данных и собственные исследования авторов статьи показали, что доля генотипов с повышенным содержанием в плодах антоцианов в общем количестве возделываемых сортов незначительна, что указывает на необходимость ведения селекционной работы в данном направлении. В результате многолетней работы по изучению антоцианов в плодах земляники выделены сорта и отборные формы – ценные источники высокого их содержания: Фейерверк, Рубиновый кулон, Зенга Зенгана, Привлекательная, Лакомая, Памяти Зубова, Флора, Торпеда, 914-30, 914-33, 924-67, 924-56, 921-24, 915-32, 915-36, 5/1-10, 1/6-2, элиты 298-22-19-21, 613-30, 750-30 и др. Наиболее перспективным путем получения ценных генотипов по данному показателю является вовлечение в гибридизацию доноров высокого содержания антоцианов – сортов Рубиновый кулон, Привлекательная, Фейерверк.

Литература

1. Макаревич А.М., Шутова А.Г., Спиридович Е.В., Решетников В.Н. Функции и свойства антоцианов растительного сырья // Труды Белорусского государственного университета. Сер. Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем. 2009. Т. 4, ч. 2. С. 147–157.
2. Колбас Н.Ю., Силва М.-А., Тэсседр П.-Л., Решетников В.Н. Антоцианы и антиоксидантная активность плодов некоторых представителей рода *Rubus* // Весці НАН Беларусі. Сер. біялагічных навук. 2012. № 1. С. 5–10.
3. Тараховский Ю.С., Ким Ю.А., Абдрашилов Б.С., Музафаров Е.Н. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина. Пущино : Synchrobook, 2013. 310 с.
4. Hou D.X. Potential mechanisms of cancer chemoprevention by anthocyanins // Current molecular medicine. 2003. Vol. 3, is. 2. PP. 149–159.
5. Загорська І.Л., Загорська В.В. Фенольні речовини в ягодах суниці // Збірник наукових праць Уманського НУС. Умань, 2013. Вип. 82, ч. 1: Агрономія. С. 18–23.
6. Zhao Y. Berry fruit: Value added products for health promotion. Boca Raton, FL: CRC Press Naylor and Francis Group. LLC., 2007. 430 p.
7. Bakker J., Bridle P., Bellsworthy S.J. Strawberry Juice Colour: a study of the quantitative and qualitative pigment composition of juices from 39 genotypes // Journal of the Science of Food and Agriculture. 1994. Vol. 64. PP. 31–37.
8. Lopes da Silva F., Escribano-Bailo M.T., Pe´rez Alonso J.J., Rivas-Gonzalo J.C., Celestino Santos-Buelga C. Anthocyanin pigments in strawberry // Food Science and Technology. 2007. Vol. 40. PP. 374–382. doi: 10.1016/j.lwt.2005.09.018
9. Упадышев М.Т. Роль фенольных соединений в процессах жизнедеятельности садовых растений. М. : Изд. Дом МСП, 2008. 320 с.
10. Kajdžanoska M., Gjamovski V., Stefova M. HPLC-DAD-ESI-MSn Identification of phenolic compounds in cultivated strawberries from Macedonia // Macedonian Journal of Chemistry and Chemical Engineering. 2010. Vol. 29, is. 2. PP. 181–194.

11. Aaby K., Mazur S., Nes A., Skrede G. Phenolic compounds in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) fruits: composition in 27 cultivars and changes during ripening // Food Chemistry. 2012. Vol. 132, is. 1. PP. 86–97. doi: 10.1016/j.foodchem.2011.10.037
12. Зубов А.А. Теоретические основы селекции земляники. РАСХН. ГНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина. Мичуринск : ВНИИГиСПР, 2004. 196 с.
13. Жбанова Е.В., Лукьянчук И.В., Богданова О.А. Биохимический состав ягод гибридных сеянцев и отборных форм земляники // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2009. № 4. С. 124–128.
14. Lundergan C.A., Moore J.N. Inheritance of ascorbic acid content and color intensity in fruits of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) // J. Amer. Soc. Hortic. Sci. 1975. Vol. 100, № 6. PP. 633–635.
15. Singh A., Singh B.K., Deka B.C., Sanwal S.K., Patel R.K., Verma M.R. The genetic variability, inheritance and inter-relationships of ascorbic acid, carotene, phenol and anthocyanin content in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) // Scientia Horticulturae. 2011. Vol. 129. PP. 86–90.
16. Гуляев Г.В., Мальченко В.В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. М. : Россельхозиздат, 1975. 215 с.
17. Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под общ. ред. Е.Н. Седова. Орел : Изд-во ВНИИСПК, 1995. 502 с.
18. Айтжанова С.Д. Селекция земляники в юго-западной части Нечерноземной зоны России : дис. ... д-ра с.-х. наук. Брянск, 2002. 398 с.
19. Зубов А.А., Станкевич К.В. Комбинационная способность ряда сортов земляники по признакам качеств ягод // Бюл. науч. инф. Центр. генет. лаб. 1985. Вып. 42. С. 31–36.
20. Жбанова Е.В. Комбинационная способность ряда сортов земляники по химическому составу ягод // Плодоводство : науч. тр. РУП «Ин-т плодоводства». 2013. Т. 25. С. 407–413.
21. Зубов А.А., Станкевич К.В. Шкала для определения антоцианов в землянике // Садоводство. 1979. № 10. С. 33.
22. Леонченко В.Г., Ханина Н.П. Динамика цианидинов в коре однолетних ветвей яблони в связи с морозостойкостью // Бюл. науч. информ. Центр. генет. лаб. 1985. Вып. 42. С. 15–19.
23. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
24. Fredes C., Montenegro G., Zoffoli J.P., Santander F., Paz R. Comparison of the total phenolic content, total anthocyanin content and antioxidant activity of polyphenol-rich fruits grown in Chile // Cien. Inv. Agr. 2014. Vol. 41, is. 1. PP. 49–60.

*Поступила в редакцию 07.02.2017 г.; повторно 16.03.2017 г.;
принята 26.04.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.*

Авторский коллектив:

Лукьянчук Ирина Васильевна – канд. с.-х. наук, с.н.с. отдела частной генетики и селекции ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина», структурное подразделение «Селекционно-генетический центр – Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина» (Россия, 393770, г. Мичуринск, ул. ЦГЛ).

E-mail: irina.lk2011@yandex.ru

Жбанова Екатерина Викторовна – д-р с.-х. наук, в.н.с. лаборатории физиологии и биохимии ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина», структурное подразделение «Селекционно-генетический центр – Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина» (Россия, 393770, г. Мичуринск, ул. ЦГЛ).

E-mail: shbanovak@yandex.ru

Lukyanchuk IV, Zhdanova EV. Estimation of genetic collection for anthocyanin content in strawberry fruits. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:134–148. doi: 10.17223/19988591/38/8 In Russian, English summary

Irina V. Lukyanchuk, Ekaterina V. Zhbanoва

Federal State Budgetary Scientific Institution "I.V. Michurin Federal Research Centre", affiliated "Breeding and genetics centre - I.V. Michurin All Russian Research Institute for Genetics and Breeding of Fruit Plants", Michurinsk, Tambov region, Russian Federation

Estimation of genetic collection for anthocyanin content in strawberry fruits

The isolation of valuable genotypes with high anthocyanin content in fruits is a promising and current direction of strawberry breeding in connection with the growing interest to their biological and pharmacological activity, and antioxidant properties. The aim of the present study was identification of anthocyanin content variability in strawberry fruits both depending on genetic origin of available forms, definition of range for their varying in varieties and hybrid seedlings, and also isolation of promising genotypes as important sources and donors for high anthocyanin accumulation. The present paper gives the results of long-term investigations for accumulation of anthocyanins in fruits of a great set of varieties, hybrid seedlings, advanced and selected seedlings of strawberry from genetic resources of Federal State Budgetary Scientific Institution "IV Michurin Federal Research Centre" and affiliated "Breeding and genetics centre - IV Michurin All Russian Research Institute for Genetics and Breeding of Fruit Plants" (Tambov region, Michurinsk) (See Fig. 2).

We determined the total content of anthocyanin pigments in laboratory with the use of spectrophotometric method (Leonchenko VG, Khanina NP, 1985). The comprehensive assessment of anthocyanin content in hybrid seedlings in open field required AA Zubov's and KV Stankevich's (1979) technique with the use of anthocyanin pigment scale. Transgressive variation was defined according to recommendations of AA Zubov (2004).

On the basis of various and numerous varietal resources of strawberry in the Central Chernozem Region we stated that anthocyanin content in strawberry fruits, as well as medium index per collection was 52.3 mg/100g of wet weight (it is proved by adequate breeding measures for development of forms with higher content of the given substances), and here the range of varying of anthocyanin content was within a wide range- 10.5-171.6 mg/100g. As studies have shown, the percentage of varieties with light-colored fruits (52.3%) is much higher than with dark-colored fruits (4.6%) (See Fig. 1). Variability of the given character is higher in hybrid seedlings and within 6.0 to 242.0 mg/100g (See Table 2). We singled out prospective genotypes with high accumulation of anthocyanins. The following varieties can be considered as important for breeding and practical consumption (See Table 1): Feyerverk - 107.4 mg/100g, Privlekatel'naya - 106.3 mg/100g, Rubinoviy kulon - 103.1 mg/100g. Selected seedlings 3/2-3 (Feyerverk × L'vovskaya ranniyaya) - 242.0 mg/100g, 3/3-16 (Feyerverk × Maryshka) - 176.0 mg/100g, 3/6-15 (Rubinoviy kulon × Maryshka) - 165.0 mg/100g, 3/6-72 (Rubinoviy kulon × Maryshka) - 178.2 mg/100g. We found out that in spite of all differences in hybrid progenies for anthocyanin content, the greatest number of seedlings with their high accumulation (from 80.0 to 100.0 mg/100g and more) was obtained in families where both parental forms have high anthocyanin content: Feyerverk, Privlekatel'naya, Rubinoviy kulon). We recommend using the given varieties as sources and donors of high anthocyanin content in further breeding.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 24 References.

Key words: *Fragaria* × *ananassa* Duch.; breeding; varieties; hybrid seedlings; advanced form.

References

1. Makarevich AM, Shutova AG, Spiridovich EV, Reshetnikov VN. Funktsii i svoystva antotsianov rastitel'nogo syr'ya [Functions and properties of anthocyanins of plant raw materials]. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Fiziologicheskie, biokhimicheskie i molekulyarnye osnovy funktsionirovaniya biosistem – Proceedings of the Belarusian State University. Series of Physiological, Biochemical and Molecular Biology Sciences*. 2009;4(2):147-157. In Russian
2. Kolbas NYu, Silva M.-A, Tessedr P-L, Reshetnikov VN. Antotsiany i antioksidantnaya aktivnost' plodov nekotorykh predstaviteley roda *Rubus* [Anthocyanins and antioxidant activity of fruits of some representatives of the genus *Rubus*]. *Izvestiya Natsional'noy Akademii Nauk Belarusi. Seriya biologicheskikh nauk – Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological Sciences*. 2011;1:5-10. In Russian
3. Tarakhovskiy YuS, Kim YuA, Abdrasilov BS, Muzafarov EN. Flavonoidy: biokhimiya, biofizika, meditsina [Flavonoids: biochemistry, biophysics, medicine]. Pushchino: Sunchrobook Publ.; 2013. 310 p. In Russian
4. Hou DX. Potential mechanisms of cancer chemoprevention by anthocyanins. *Current Molecular Medicine*. 2003;3(2):149-159. doi: <https://doi.org/10.2174/1566524033361555>
5. Zamor'ska IL, Zamor'ska VV. Fenol'ni rechovini v yagodakh sunitsi [Phenolic compounds in strawberries]. *Zbirnik naukovikh prats' Uman'skogo NUS. Uman' [Proceedings of Uman National University of Horticulture]*. Uman. 2013;82(1):Agronomiya:18-23. In Ukrainian
6. Zhao Y. Berry fruit: Value added products for health promotion. Boca Raton: CRC Press Naylor and Francis Group. LLC., FL; 2007. 430 p.
7. Bakker J, Bridle P, Bellworthy SJ. Strawberry Juice Colour: A study of the quantitative and qualitative pigment composition of juices from 39 genotypes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1994;64:31-37.
8. Lopes da Silva F, Escribano-Bailo MT, Pe'rez Alonso JJ, Rivas-Gonzalo JC, Celestino Santos-Buelga C. Anthocyanin pigments in strawberry. *Food Science and Technology*. 2007;40:374-382. doi: [10.1016/j.lwt.2005.09.018](https://doi.org/10.1016/j.lwt.2005.09.018)
9. Upadyshev M.T. Rol' fenol'nykh soedineniy v protsessakh zhiznedeyatel'nosti sadovykh rasteniy [The role of phenolic compounds in the processes of vital activity of garden plants]. Moscow: MSP Publ.; 2008. 320 p. In Russian
10. Kajdzanoska M, Gjamovski V, Stefova M. HPLC-DAD-ESI-MSn Identification of phenolic compounds in cultivated strawberries from Macedonia. *Macedonian Journal of Chemistry and Chemical Engineering*. 2010;29(2):181-194. doi: [10.20450/mjce.2010.165](https://doi.org/10.20450/mjce.2010.165)
11. Aaby K, Mazur S, Nes A, Skrede G. Phenolic compounds in strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) fruits: Composition in 27 cultivars and changes during ripening. *Food Chemistry*. 2012;132(1):86-97. doi: [10.1016/j.foodchem.2011.10.037](https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.10.037)
12. Zubov AA. Teoreticheskie osnovy selektsii zemlyaniki [The theoretical basis of strawberry breeding]. Michurinsk: VNIIG&SPR; 2004. 196 p. In Russian
13. Zhdanova EV, Lukyanchuk IV, Bogdanova OA. Biokhimicheskiy sostav yagod gibridnykh seyantsev i otnornykh form zemlyaniki [Biochemical composition of berries both in hybrid seedlings and choice strawberry varieties]. *Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii – Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2009;4:124-128. In Russian
14. Lundergan CA, Moore JN. Inheritance of ascorbic acid content and color intensity in fruits of strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.). *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 1975;100(6):633-635.
15. Singh A, Singh BK, Deka BC, Sanwal SK, Patel RK, Verma MR. The genetic variability, inheritance and inter-relationships of ascorbic acid, carotene, phenol and anthocyanin content in strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.). *Scientia Horticulturae*. 2011;129:86-90.

16. Gulyaev GV, Mal'chenko VV. Slovar' terminov po genetike, tsitologii, selektsii, semenovodstvu i semenovedeniyu [Dictionary of terms in genetics, cytology, selection, seed breeding and seed farming]. Moscow: Rossel'khozizdat Publ.; 1975. 215 p. In Russian
17. *Programma i metodika selektsii plodovykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kul'tur* [Program and methods of fruit, berry and nut crop breeding]. Sedov EN, editor. Orel: VNIISPK Publ.; 1995. 502 p. In Russian
18. Aytzhanova SD. *Selektsiya zemlyaniki v yugo-zapadnoy chasti Nechernozemnoy zony Rossii* [Strawberry breeding in the southwestern part of the non-chernozem zone of Russia. Dr.Sci. Dissertation, Agriculture]. Bryansk: Bryansk State Agricultural Academy; 398 p. In Russian
19. Zubov AA, Stankevich KV. Kombinatsionnaya sposobnost' ryada sortov zemlyaniki po priznakam kachestv yagod [Combination ability of a number of strawberry varieties according to the qualities of berries]. *Byul. nauch. inform. Tsent. genet. lab.*;1985;42:31-36. In Russian
20. Zhbanova EV. Kombinatsionnaya sposobnost' ryada sortov zemlyaniki po khimicheskomu sostavu yagod [Combination ability of some strawberry varieties according to chemical composition of their berries]. *Plodovodstvo*. 2013;25:407-413. In Russian
21. Zubov AA, Stankevich KV. Shkala dlya opredeleniya antotsianov v zemlyanike [The scale for determining anthocyanins in strawberries]. *Sadovodstvo*. 1979;10:33. In Russian
22. Leonchenko VG, Khanina NP. Dinamika tsianidinov v kore odnoletnikh vetvey yabloni v svyazi s morozostoykost'yu [Dynamics of cyanidins in the cortex of annual apple tree branches due to frost resistance]. *Byul. nauch. inform. Tsent. genet. lab.*;1985;42:15-19. In Russian
23. Dospekhov BA. Metodika polevogo opyta [Method of field experience]. Moscow: Agropromizdat Publishing House; 1985. 351 p. In Russian
24. Fredes C, Montenegro G, Zoffoli JP, Santander F, Paz R. Comparison of the total phenolic content, total anthocyanin content and antioxidant activity of polyphenol-rich fruits grown in Chile. *Cien. Inv. Agr.*;2014;41(1):49-60.

Received 07 February Revised 16 March 2017;

Accepted 26 April 2017; Published 15 June 2017

Author info:

Lukyanchuk Irina V, Cand. Sci. (Agric.), Senior Researcher, Laboratory of Individual Plant Genetics and Breeding, Federal State Budgetary Scientific Institution "IV Michurin Federal Research Centre", CGL-10 Str., Michurinsk 393773, Tambov Region, Russian Federation.

E-mail: irina.lk2011@yandex.ru

Zhbanova Ekaterina V, Dr. Sci. (Agric.), Leading Researcher, Laboratory of Physiology and Biochemistry, Federal State Budgetary Scientific Institution "IV Michurin Federal Research Centre", CGL-10 Str., Michurinsk 393773, Tambov Region, Russian Federation.

E-mail: shbanovak@yandex.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.4+582.29

doi: 10.17223/19988591/38/9

Н.В. Иванова^{1,2}, Е.В. Терентьева³

¹ Институт математических проблем биологии РАН – филиал Федерального государственного учреждения «Федеральный исследовательский центр Институт прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук», г. Пуцино, Россия

² Пуцинский государственный естественно-научный институт, г. Пуцино, Россия

³ Государственный природный заповедник «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына, г. Кологрив, Россия

Состояние популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская область)

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 16-34-00866 мол_а).

Проведена оценка состояния популяций охраняемого лишайника *Lobaria pulmonaria* в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская область). Исследованы малонарушенные разновозрастные хвойно-широколиственные леса «ядра» заповедника и одновозрастные хвойно-мелколиственные леса, сформировавшиеся после пожаров и рубок. Выяснено, что *Lobaria pulmonaria* широко распространена в липняках и ельниках «ядра» заповедника, где встречается на деревьях семи видов, чаще всего на *Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata*. В лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий места обитания лобарии легочной в основном приурочены к одновозрастным осинникам и ельникам, в которых *Lobaria pulmonaria* встречается на форофитах трех видов, чаще всего на стволах *Populus tremula*. Встречаемость стерильных и фертильных субпопуляций в целом невысока, но значительно различается между исследованными участками. В «ядре» заповедника стерильными являются 16,5% исследованных субпопуляций, фертильными – 24,2%. В лесах второго участка – 5 и 11,9% соответственно. Статистический анализ показал, что в самоподдержании популяции *Lobaria pulmonaria* в малонарушенных лесах «ядра» заповедника значительную роль играет половое размножение; в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий *Lobaria pulmonaria* почти всегда размножается только вегетативным способом. Полученные результаты свидетельствуют о стабильном состоянии популяции лобарии легочной в лесах «ядра» заповедника; для прогноза долговременной динамики популяций *Lobaria pulmonaria* в одновозрастных еловых и осиновых лесах необходимы дополнительные исследования, учитывающие сукцессионную динамику этих древостоев.

Ключевые слова: субпопуляция; онтогенетическая структура популяции; таблицы сопряженности; устойчивое лесопользование.

Введение

Лишайник лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) широко распространен в мире и, согласно данным Глобальной Информационной Системы по Биоразнообразию GBIF, встречается в 60 странах на всех континентах [1]. *Lobaria pulmonaria* широко применяется в природоохранной практике как важный индикатор малонарушенных лесов, а также используется как *umbrella species* при решении вопросов сохранения и поддержания лесного биоразнообразия. За последнее столетие в результате массового сведения старовозрастных лесов и техногенного загрязнения воздуха в Европе произошло резкое сокращение ареала этого вида, многие популяции полностью исчезли [2]. Из-за быстрого сокращения ареала *Lobaria pulmonaria* получила охранный статус в ряде европейских стран, а также внесена в Красную книгу РФ [2, 3]. При этом на севере Европейской России лобария легочная все еще остается широко распространенным видом, и многие исследователи полагают, что состояние ее популяций на этой территории не вызывает опасений [4, 5]. В то же время в центре Европейской России этот вид, по всей видимости, является редким. Так, на территории Костромской области *Lobaria pulmonaria* встречается только в северо-восточной ее части [6], в Тверской, Ярославской, Нижегородской областях известны лишь единичные места нахождения этого вида, с территории Московской области *Lobaria pulmonaria*, по всей видимости, уже исчезла [7].

Важным фактором, лимитирующим распространение *Lobaria pulmonaria*, является слабая способность к заселению новых деревьев [8]. В жизненном цикле этого лишайника преобладает вегетативное размножение [2], которое осуществляется с помощью фрагментации талломов или посредством образования и отчленения специфических структур – соредий или изидий. Однако эти зачатки распространяются только на небольшое расстояние, не превышающее нескольких десятков метров [9]. Наиболее важным для расселения *Lobaria pulmonaria* на большие расстояния является половое размножение, которое осуществляется с помощью аскоспор, образующихся в плодовых телах – апотециях [8]. Аскоспоры способны распространяться на несколько сотен метров, но условия, при которых они образуются, до настоящего времени остаются малоисследованными.

Имеющиеся в литературе данные о структуре популяций *Lobaria pulmonaria* [10–13] не позволяют оценить возможности длительного самоподдержания этого вида в лесах, различных по составу и по давности предшествующих антропогенных воздействий. Тем не менее такие сведения необходимы для разработки мер по охране популяций лобарии легочной при рубках леса. Подходом, позволяющим оценить возможности самоподдержания этого вида в лесах различного состава и структуры, является имитационное моделирование, которое широко применяется для изучения динамики популяций разных видов, в том числе популяций лишайников [14–15]. Нами

разработана концептуальная схема модели расселения *Lobaria pulmonaria* в лесных экосистемах [16], учитывающей динамику популяций лобарии легочной и динамику популяций ее форофитов, которая имитируется с помощью системы моделей EFIMOD [17]. Интеграция модели популяционной динамики *Lobaria pulmonaria* в модель динамики древостоя EFIMOD позволит оценить возможности длительного самоподдержания популяций этого лишайника в разных по составу и возрасту лесах при разных сценариях ведения лесного хозяйства. Для параметризации модели расселения лобарии легочной необходимо привлечение дополнительного полевого материала об онтогенетической структуре ее популяций, а также о состоянии популяций ее форофитов в различных частях ареала данного вида.

Целью настоящей работы является сбор и анализ материала по оценке состояния популяций *Lobaria pulmonaria* и ее форофитов в гемибореальной зоне на северо-востоке Костромской области.

Материалы и методики исследования

Климат Костромской области умеренно континентальный, с коротким, сравнительно теплым летом и продолжительной, относительно холодной и многоснежной зимой. Область находится под преимущественным воздействием воздушных масс умеренных широт, преобладает западный перенос воздушных масс. Характерна холодная снежная зима со средним январскими температурами $-12...-14^{\circ}\text{C}$ и сравнительно теплым летом с июльскими температурами $+17...+18^{\circ}\text{C}$. Осадки в течение года распределяются более или менее равномерно, повсюду имеется достаточное увлажнение: 615 мм в год [18, 19]. Максимум осадков приходится на лето, минимум – на весну.

Полевые исследования проводили в северо-восточной части области на территории заповедника «Кологривский лес» ($58^{\circ}56'41''$ с. ш., $43^{\circ}51'03''$ в. д., рис. 1).

Популяции *Lobaria pulmonaria* изучали на двух участках. Первый исследованный участок находится на территории «ядра» заповедника и представляет собой массив старовозрастного хвойно-широколиственного леса площадью 918 га. В лесном покрове преобладают перестойные ельники и липняки, также имеются небольшие фрагменты березовых лесов, образовавшихся на месте рубок 1930-х гг. [20]. Хвойно-широколиственные леса «ядра» заповедника являются уникальными для территории Костромской области, так как согласно литературным данным [20–21] антропогенные воздействия в них отсутствовали как минимум в последние триста лет. По всей видимости, это наиболее длительно существующий лесной массив в области. Второй исследованный участок расположен в районе кордона Сеха. Интенсивное лесопользование на этой территории велось с первой половины XX в. и вплоть до создания заповедника в 2006 г. В настоящее время в лесном покрове этого участка преобладают средневозрастные и молодые

березняки (массивы площадью не менее 100 га). Небольшие участки осино-вых лесов (от 10 до 15 га) приурочены в основном к водоразделам. Фрагменты еловых лесов (площадью от 10 до 80 га) сохранились преимущественно вдоль водоохранной зоны р. Сеха и ее притоков.

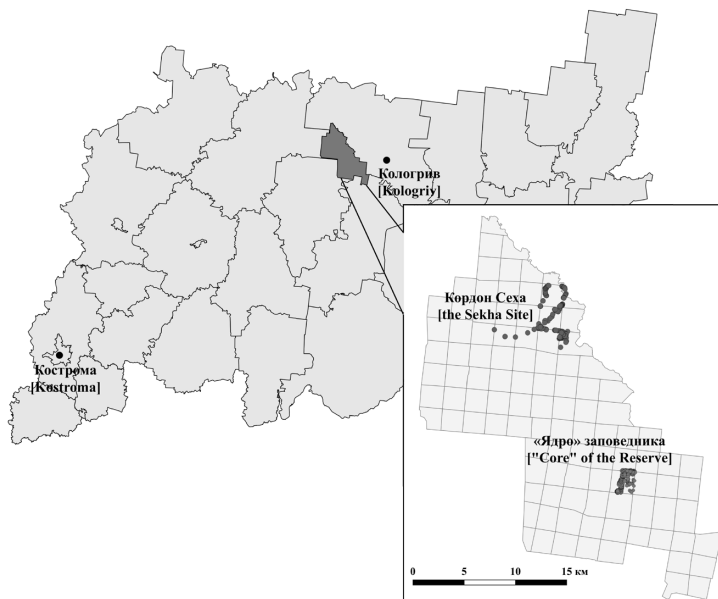


Рис. 1. Исследованные участки на территории заповедника «Кологривский лес». Точками показаны места находок *Lobaria pulmonaria*

[Fig. 1. Study areas in the Kologriv Forest Nature Reserve. Points indicate the findings of *Lobaria pulmonaria*]

Полевые исследования проводили маршрутным методом на территории «ядра» заповедника в 2010 [22], 2012 и 2013 гг. и в районе кордона Сеха в 2013 г. Маршруты планировались таким образом, чтобы максимально охватить разнообразие лесных сообществ на исследованных участках.

За счетную единицу принимали субпопуляцию *Lobaria pulmonaria* – совокупность талломов (или один таллом) лишайника, растущих на стволе одного дерева [10, 14]. Под популяцией в данной работе, в соответствии с Fahselt [23], понимали совокупность субпопуляций на исследованном участке или в определенном типе леса. Для каждой находки фиксировали географические координаты при помощи GPS-навигатора Garmin 62. Протяженность маршрутов составила ~20 км в «ядре» заповедника и ~30 км в районе кордона Сеха. Всего описано 393 субпопуляции *Lobaria pulmonaria* в «ядре» заповедника и 218 – в районе кордона Сеха. У форофита лобарии легочной определяли вид и онтогенетическое состояние: виргинильное (v), генеративное (g) или сенильное (s) [24]. Если *Lobaria pulmonaria* встречена на мерт-

вой древесине, отмечали тип субстрата (валеж или сухостой) и его видовую принадлежность. В исследованиях 2010 г. в «ядре» заповедника онтогенетические состояния форофитов не указывали. У некоторых деревьев определяли абсолютный возраст с помощью возрастного бурава. Определение абсолютного возраста всех исследованных форофитов не представлялось возможным вследствие высокой пораженности деревьев *Populus tremula* L. и *Sorbus aucuparia* L. (наиболее распространенных форофитов лобарии легочной) стволовой гнилью. Также указывали доминантный вид древесного яруса в месте обнаружения лобарии легочной.

При описании онтогенетической структуры субпопуляций *Lobaria pulmonaria* фиксировался факт присутствия или отсутствия в субпопуляции вегетативного и / или полового размножения. Различали три типа субпопуляций. Субпопуляции, в которых встречались только талломы без репродуктивных структур, относили к *стерильным*; такие субпопуляции не продуцируют никаких зачатков. Субпопуляции, в которых встречались талломы с апотециями, называли *фертильными*. В таких субпопуляциях, помимо фертильных талломов, всегда присутствуют талломы, размножающиеся вегетативно, т.е. субпопуляции этого типа продуцируют как половые, так и вегетативные зачатки. Все остальные субпопуляции, т.е. те, которые продуцируют только вегетативные зачатки, относили к группе «*прочие*». Поскольку количественный учет талломов изучаемого вида лишайника часто затруднен, их число не учитывали; фиксировали только принадлежность субпопуляции к тому или иному типу.

Для каждого исследованного участка при разных доминантах древостоя рассчитывали встречаемость разных типов субпопуляций. Анализировали связь между (1) участком, (2) доминантом древостоя, (3) онтогенетическим состоянием форофита (отдельно по видам и участкам) и присутствием субпопуляций разных типов. Поскольку анализируемые переменные являются качественными, анализ проводили с помощью таблиц сопряженности и критерия хи-квадрат. Если нулевая гипотеза об отсутствии связи между двумя качественными переменными отклонялась, то оценивали значимость отклонений наблюдаемых частот от ожидаемых для каждой ячейки таблицы сопряженности. Для этого рассчитывали девиаты Фримана–Тьюки и критические значения для них по методу, изложенному в [25]. Если полученное абсолютное значение девиата имело статистическую значимость, связь между переменными интерпретировали как тяготение или избегание. Положительные значения соответствовали тяготению; в этом случае наблюдаемые частоты превышали ожидаемые в соответствии со статистической моделью. Отрицательные значения интерпретировали как избегание (наблюдаемые частоты значимо ниже ожидаемых). В анализ включали только те переменные, для которых наблюдаемые частоты для каждой ячейки таблицы сопряженности больше пяти. Расчеты и графики выполняли в среде статистического программирования R [26].

Результаты исследования и обсуждение

Результаты проведенного исследования выявили существенные различия в ценотической приуроченности и составе форофитов *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках. Встречаемость стерильных и фертильных субпопуляций также различалась между участками и типами леса.

Древесный ярус «ядра» заповедника (участок 1) образован *Picea abies* (L.) Н. Karst., *Abies sibirica* Ledeb., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus glabra* Huds., *Acer platanoides* L., *Betula* spp. Возраст наиболее старых деревьев ели 280 лет, липы – 125 лет. Древостои разновозрастные. В пологе леса имеются «окна», образованные при падении деревьев, ширина таких «окон» составляет несколько десятков (50 и более) метров, поэтому «окна» рассматривались нами как отдельный тип сообществ. *Sorbus aucuparia* и *Salix caprea* L. в «окнах» достигают высоты древесного яруса (20–25 м). Часть деревьев падает с выворачиванием корневой системы, образуя ветровально-почвенные комплексы. *Lobaria pulmonaria* широко распространена в преобладающих в «ядре» заповедника еловых и липовых лесах, «окнах» в пологе леса, а также в березняках; она встречалась на стволах, сухостое и валеже *Sorbus aucuparia*, на стволах *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Salix caprea*, *Betula* spp., а также на ветвях *Picea abies* (табл. 1).

В районе кордона Сеха (участок 2) *Lobaria pulmonaria* чаще всего встречалась в одновозрастных осиновых (60,1% встреч) и еловых лесах (34,9%). В преобладающих на этом участке березняках отмечено только 11 находок (5%). Разнообразие форофитов *Lobaria pulmonaria* в лесах кордона Сеха ниже по сравнению с «ядром» заповедника; исследуемый лишайник встречался на стволах, сухостое и валеже *Populus tremula* и *Sorbus aucuparia*, а также на стволах *Alnus incana* (L.) Moench (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Встречаемость *Lobaria pulmonaria* на деревьях разных видов на исследованных участках

[The occurrence of *Lobaria pulmonaria* on different host tree species in the studied areas]

«Ядро» заповедника [“Core” of the Nature Reserve]		Окрестности кордона Сеха [The Sekha Site]	
Виды форофитов [Host tree species]	Число находок [Number of findings]	Виды форофитов [Host tree species]	Число находок [Number of findings]
<i>Sorbus aucuparia</i>	195	<i>Populus tremula</i>	189
<i>Tilia cordata</i>	135	<i>Sorbus aucuparia</i>	27
<i>Ulmus glabra</i>	44	<i>Alnus incana</i>	2
<i>Acer platanoides</i>	13		
<i>Picea abies</i>	3		
<i>Betula</i> spp.	2		
<i>Salix caprea</i>	1		
Всего находок [Total]	393		218

На обоих участках *Lobaria pulmonaria* встречалась на форофитах виргинильного, генеративного и сенильного онтогенетических состояний, а также

на сухостое и валеже с корой; субпопуляций на оголенной мертвой древесине не отмечено. Данные о встречаемости субпопуляций разных типов на форофитах разных онтогенетических состояний приведены ниже. В наших предыдущих исследованиях, проведенных на этих же участках на пробных площадях [27], показано, что, несмотря на способность заселять деревья разного возраста, в целом *Lobaria pulmonaria* тяготеет к деревьям старших онтогенетических состояний, имеющих большой диаметр ствола.

Встречаемость стерильных и фертильных субпопуляций невысока, но значительно различалась между исследованными участками. Так, в «ядре» заповедника стерильными являлись 16,5, а фертильными – 24,2% субпопуляций (рис. 2). В лесах кордона Сеха субпопуляции этих типов встречались реже: 5,0 и 11,9% соответственно.

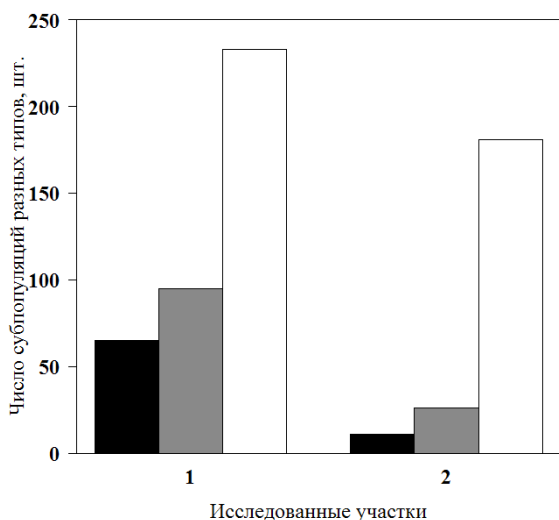


Рис. 2. Типы субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках: в ядре заповедника (1) и в районе кордона Сеха (2). Стерильные субпопуляции – черные прямоугольники, фертильные субпопуляции – серые прямоугольники, прочие субпопуляции – белые прямоугольники
 [Fig. 2. Types of *Lobaria pulmonaria* subpopulations in the study areas: in the "core" of the Reserve (1) and in the Sekha Site (2). Sterile subpopulations are black bars, fertile subpopulations are gray bars and other subpopulations are white bars.
 On the X axis - Study areas; on the Y axis - Numbers of subpopulations of different types]

Сведения о незначительном вкладе числа фертильных талломов в популяционный спектр у *Lobaria pulmonaria* ранее получены в исследованиях, проводившихся в таежных лесах республик Коми [11], Карелия [12], а также в Свердловской области [10]. Такая особенность объясняется низкой вероятностью образования плодовых тел и характерна для этого вида лишайника [8]. Небольшое число стерильных субпопуляций, видимо, также обычно для *Lobaria pulmonaria* и объясняется ограниченной способностью этого вида к

колонизации новых субстратов вследствие низкой приживаемости зачатков [8, 10, 29].

Результаты анализа таблиц сопряженности выявили значимую связь между участком и типом субпопуляции ($p < 0,05$), а также доминантом древостоя и типом субпопуляции *Lobaria pulmonaria* ($p < 0,05$) (табл. 2, 3).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Число анализируемых типов субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на исследованных участках в сообществах с доминированием разных древесных видов
[Number of different types of *Lobaria pulmonaria* subpopulations in the study areas and in stands dominated by different tree species]

Типы субпопуляций [Types of subpopulations]	Стерильные субпопуляции [Sterile subpopulations]	Фертильные субпопуляции [Fertile subpopulations]	Прочие субпопуляции [Other subpopulations]
«Ядро» заповедника ["Core" of the Nature Reserve]			
Ельники [Spruce forests]	49	61	169
Липняки [Linden forests]	11	30	55
Березняки [Birch forests]	5	2	7
Окна в пологе леса [Gaps in the tree canopy]	0	2	2
Окрестности кордона Сеха [The Sekha Site]			
Осинники [Aspen forests]	5	11	115
Ельники [Spruce forests]	3	13	60
Березняки [Birch forests]	3	2	6

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Девиаты Фримана–Тьюки для таблиц сопряженности
[Freeman-Tukey deviates for contingency tables]

Исследованные участки [Study areas]	Стерильные субпопуляции [Sterile subpopulations]	Фертильные субпопуляции [Fertile subpopulations]	Прочие субпопуляции [Other subpopulations]
«Ядро» заповедника ["Core" of the Nature Reserve]	2,17	1,87	–2,09
Кордон Сеха [The Sekha Site]	–3,68	–2,88	2,62
Типы леса [Forest types]			
Ельники («ядро» заповедника) [Spruce forests ("Core" of the Nature Reserve)]	2,61	0,80	–1,64
Липняки («ядро» заповедника) [Linden forests ("Core" of the Nature Reserve)]	0,01	2,28	–1,36
Осинники (кордон Сеха) [Aspen forests (the Sekha Site)]	–3,20	–3,44	2,51
Ельники (кордон Сеха) [Spruce forests (the Sekha Site)]	–2,31	–0,47	1,09

Примечание. Статистически значимые отклонения выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$).

[Note. Statistically significant deviates are in bold ($p < 0,05$)].

Статистический анализ показал, что стерильные и фертильные субпопуляции значимо чаще встречались в «ядре» заповедника, а в лесах кордона Сеха – значимо реже. Кроме того, стерильные субпопуляции «тяготели» к еловым лесам «ядра» заповедника и «избегали» осиновых лесов. В ельниках кордона Сеха фертильные субпопуляции также очень редки, но недостаточный объем выборки (всего три находки) не позволил статистически подтвердить этот результат. Также показано, что фертильные субпопуляции значимо чаще встречались в липняках «ядра» заповедника и значимо реже – в осинниках кордона Сеха.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Число субпопуляций *Lobaria pulmonaria* разных типов
на форофитах разных онтогенетических состояний**
[Number of subpopulations of *Lobaria pulmonaria* on different
host tree species at different ontogenetic stages]

Уча- сток [Study area]	Онтогенетические состояния форофитов [Ontogenetic stages of trees]	Стерильные субпопуляции [Sterile subpopulations]	Фертильные субпопуляции [Fertile subpopulations]	Прочие субпопуляции [Other subpopulations]	Всего [Total]
«Ядро» заповедника ["Core" of the Nature Reserve]	<i>Sorbus aucuparia</i>				
	Виргинильное [Virginal]	1	0	5	6
	Генеративное [Reproductive]	9	11	21	41
	Сенильное [Senile]	0	3	8	11
	Мертвая древесина [Dead wood]	4	9	10	23
	<i>Tilia cordata</i>				
	Виргинильное [Virginal]	1	0	1	2
	Генеративное [Reproductive]	3	12	24	39
	Сенильное [Senile]	1	0	2	3
	<i>Ulmus glabra</i>				
	Виргинильное [Virginal]	4	0	0	4
	Генеративное [Reproductive]	1	12	17	30
	Сенильное [Senile]	3	2	3	8
	Мертвая древесина [Dead wood]	0	2	2	4
	<i>Acer platanoides</i>				
	Виргинильное [Virginal]	9	1	0	10
	Генеративное [Reproductive]	1	1	1	3
	<i>Picea abies</i>				
	Виргинильное [Virginal]	1	0	2	3
	<i>Betula</i> spp.				
	Генеративное [Reproductive]	0	0	1	1
	Мертвая древесина [Dead wood]	0	1	0	1
	<i>Salix caprea</i>				
	Мертвая древесина [Dead wood]	0	0	1	1

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Уча- сток [Study area]	Онтогенетические состояния форофитов [Ontogenetic stages of trees]	Стерильные субпопуляции [Sterile subpopulations]	Фертильные субпопуляции [Fertile subpopulations]	Прочие субпопуляции [Other subpopulations]	Всего [Total]
Кордон Сеха [The Sekha Site]	<i>Populus tremula</i>				
	Виргинильное [Virginal]	0	0	5	5
	Генеративное [Reproductive]	4	13	132	149
	Мертвая древесина [Dead wood]	1	2	14	17
	<i>Sorbus aucuparia</i>				
	Виргинильное [Virginal]	0	0	1	1
	Генеративное [Reproductive]	1	0	4	5
	Сенильное [Senile]	1	3	0	4
	Мертвая древесина [Dead wood]	4	5	8	17
	<i>Alnus incana</i>				
	Генеративное [Reproductive]	0	0	1	1
	Мертвая древесина [Dead wood]	0	0	1	1

Статистический анализ не выявил значимой связи между онтогенетическим состоянием форофита (рассчитывали отдельно для разных видов форофитов) и типом субпопуляции лобарии легочной. Такой результат, по всей видимости, связан с недостаточным объемом выборок даже для самых часто встречающихся видов форофитов (табл. 4).

Полученные нами результаты показали, что как в малонарушенных лесах («ядро» заповедника), так и в сообществах с небольшой давностью антропогенных воздействий (кордон Сеха) *Lobaria pulmonaria* размножается преимущественно вегетативно, но в малонарушенных сообществах высока вероятность размножения половым путем. Кроме того, в малонарушенных лесах колонизация новых деревьев происходит более успешно, чем в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий. Следовательно, можно предположить, что в «ядре» заповедника популяция *Lobaria pulmonaria* может устойчиво существовать в течение довольно длительного времени.

Относительно высокое число стерильных субпопуляций в «ядре» заповедника, по всей видимости, объясняется высокой встречаемостью *Lobaria pulmonaria* на этом участке [22] и высоким разнообразием ее форофитов (7 видов). В лесах кордона Сеха, где число стерильных субпопуляций невелико, *Lobaria pulmonaria* встречалась чаще всего единично [27], а разнообразие ее форофитов низкое (3 вида).

Наши результаты подтвердили литературные данные о том, что половое размножение у лобарии легочной наиболее вероятно в лесах, длительное время не подвергавшихся антропогенным нарушениям [2]. Причины этого явления до настоящего времени остаются малоисследованными; предпола-

гается, что высокая встречаемость фертильных талломов может быть связана с благоприятными микроклиматическими условиями, которые создаются в малонарушенных лесах [4]. Также известно, что *Lobaria pulmonaria* является гетероталличным видом [8], т.е. формирование плодовых тел возможно только в генетически гетерогенных популяциях. Высокое генетическое разнообразие популяций лобарии легочной в малонарушенных лесах подтверждено в ряде исследований [8, 28].

На наш взгляд, при анализе структуры субпопуляций лобарии легочной также важно учитывать, что максимально возможная продолжительность существования талломов *Lobaria pulmonaria* на форофитах разных видов, по всей видимости, различается. Полученные нами данные об абсолютных возрастах форофитов лобарии легочной в «ядре» заповедника показали, что деревья *Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata* становятся пригодными для колонизации *Lobaria pulmonaria* в возрасте около 30 лет. Наиболее старые исследованные нами деревья рябины имели возраст 90 лет, липы – 140 лет. Следовательно, субпопуляции *Lobaria pulmonaria* могут существовать на форофитах этих видов не менее 60 и 110 лет соответственно. Согласно литературным данным, средний возраст таллома, в котором возможно наступление фертильной стадии, составляет 25–30 лет [2, 9, 29]. Таким образом, за время жизни субпопуляций лобарии легочной на *Sorbus aucuparia* и *Tilia cordata* с высокой вероятностью можно ожидать появление фертильных талломов.

В лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий осина являлась наиболее распространенным форофитом *Lobaria pulmonaria*. В осинниках лобария легочная встречалась исключительно на *Populus tremula*, несмотря на присутствие деревьев других видов, пригодных для заселения (например, *Sorbus aucuparia*, *Betula* spp.). Основываясь на собранных в этом исследовании данных о возрастах осин, можно предположить, что они становятся пригодными для заселения лобарией легочной в возрасте около 40 лет, следовательно, образование лишайником плодовых тел возможно при достижении деревьями возраста не менее 70 лет. Среди исследованных нами осин только единичные деревья имели возраст 90–110 лет, возраст большинства составлял 60–75 лет. Низкая встречаемость фертильных субпопуляций может быть связана с тем, что талломы, обитающие на стволах *Populus tremula*, еще не достигли возраста, в котором возможно наступление фертильной стадии. Также отметим, что по нашим наблюдениям осины редко достигают старших классов возраста вследствие их пораженности стволовой гнилью. Вероятно, что за время жизни *Populus tremula* во многих субпопуляциях лобарии легочной талломы не успевают достигнуть возраста, в котором возможно образование плодовых тел. Для подтверждения этих предположений необходимы дополнительные исследования структуры субпопуляций *Lobaria pulmonaria* на осинах разного возраста.

При низкой вероятности образования плодовых тел расселение на большие расстояния (сотни метров) затруднено, следовательно, число потенци-

альных форофитов на единицу площади и расстояние между ними могут считаться ключевыми факторами, определяющими возможности длительного самоподдержания популяций лобарии легочной. Для прогноза долговременной динамики популяций *Lobaria pulmonaria* необходимы дополнительные исследования, учитывающие сукцессионную динамику древостоев, их площадь, а также давность и интенсивность предшествующих антропогенных воздействий. Безусловно, популяции лобарии легочной в разновозрастных осинниках и ельниках являются источниками диаспор для заселения соседних территорий. Однако с учетом полученных нами данных о тяготе *Lobaria pulmonaria* к менее нарушенным сообществам наиболее перспективными для сохранения ее популяций, по всей видимости, являются наиболее старовозрастные осиновые и еловые леса, образовавшиеся после однократных антропогенных воздействий.

Заключение

Проведенное исследование позволило оценить состояние популяций редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в северо-восточной части Костромской области. Во всех исследованных лесах отмечена невысокая встречаемость стерильных и фертильных субпопуляций, что подтверждает имеющиеся сведения об ограниченной способности этого вида к расселению на соседние территории. Результаты статистического анализа показали, что как в малонарушенных лесах, так и в сообществах с небольшой давностью антропогенных воздействий *Lobaria pulmonaria* преимущественно размножается вегетативно, но в малонарушенных лесных сообществах размножение данного вида половым путем наблюдается чаще. Кроме того, в малонарушенных лесах колонизация новых деревьев происходит более успешно, чем в лесах с небольшой давностью антропогенных воздействий. Длительное самоподдержание популяций лобарии легочной и ее успешное расселение на соседние участки наиболее вероятно в разновозрастных лесах «ядра» заповедника «Кологривский лес». Полученные нами данные о ценотической приуроченности *Lobaria pulmonaria*, разнообразии ее форофитов и их возрастах, встречаемости субпопуляций разных типов в разных по составу лесах предполагается использовать для параметризации модели расселения этого вида лишайника в лесных экосистемах.

Авторы благодарят С.А. Нестерovu (Костромской лесомеханический колледж) за предоставленные данные, Л.Г. Ханину (ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН) и В.Э. Смирнову (ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН) за консультации при написании работы и помощь в статистической обработке данных; М.П. Шашкова (ИФХиБПП РАН), В.Н. Шанина (ИФХиБПП РАН), И.С. Грозовскую (ИФХиБПП РАН) и Л.К. Рочеву (ПуцГЕНИ) за помощь в сборе полевых данных.

Литература

1. GBIF.org. GBIF Occurrence Download. Taxon *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. URL: <http://www.gbif.org/occurrence/download/0090255-160910150852091> (дата обращения: 11.05.2017). doi:10.15468/dl.y3i0xd
2. Scheidegger Ch. Early development of transplanted isidiod soredia of *Lobaria pulmonaria* in endangered population // Lichenologist. 1995. Vol. 27 (5). PP. 361–374.
3. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / под ред. Ю.П. Трутнева. М. : КМК, 2008. 885 с.
4. Пыстина Т.Н., Семенова Н.А. Некоторые аспекты изучения экологических особенностей лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на европейском северо-востоке России // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2004. № 9 (83). С. 4–9.
5. Кравченко А.В., Фадеева М.А. Распространение и состояние лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria*) на юго-востоке Фенноскандии // Междунар. совещ. «Лишайники бореальных лесов» и 4-я российская полевая лишенологическая школа : материалы (Сыктывкар, 26 мая – 1 июня 2008 г.) / под ред. Т.Н. Пыстиной. Сыктывкар : Parus, 2008. С. 60–73.
6. Иванова Н.В., Ханина Л.Г. Прогнозирование мест присутствия редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на северо-востоке Костромской области по геоботаническим данным // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (5). С. 1239–1243.
7. Ivanova N.V., Shashkov M.P. Database of finds of rare lichen species *Lobaria pulmonaria* in Russia. Institute of Mathematical Problems of Biology, Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset. 2016. URL: <http://www.gbif.org/dataset/4bb083e8-53b9-418e-b83d-105e75a1798d> (дата обращения: 11.05.2017). doi: 10.15468/uennht
8. Zoller S., Lutzoni F., Scheidegger C. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation // Molecular Ecology. 1999. Vol. 8. PP. 2049–2059.
9. Jürisdal I., Liira J., Csencsis D., Widmer I., Adolf C., Kohv K., Scheidegger Ch. Dispersal ecology of the endangered lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest landscape // Biodiversity Conservation. 2011. № 20. PP. 1803–1819.
10. Михайлова И.Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. № 1 (9). С. 124–134.
11. Горшков В.В., Семенова Н.А. Структура популяций *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в лесах разной давности последнего нарушения в средней тайге Республики Коми // Современное состояние и пути развития популяционной биологии : материалы X Всероссийского популяционного семинара (Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.) / под ред. Н.В. Глотова. Ижевск : Книгоград, 2008. С. 113–116.
12. Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н. Состояние популяции охраняемого лишайника лобария легочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) в растительных сообществах Петрозаводского городского округа // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Естественные и технические науки. 2014. Т. 2, № 8 (145). С. 26–30.
13. Rubio-Salcedo M., Merinero S., Martínez I. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* // Fungal Ecology. 2015. Vol. 18. PP. 1–9. doi 10.1016/j.funeco.2015.08.002
14. Scheidegger Ch., Frey B., Walser J.-Cl. Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts // Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians (Darwin International Workshop, Kostrino, Ukraine, 25–30 May 1998) / ed. S. Kondratyuk, B. Koppins. Kostrino : Phytosociocentre, 1998. PP. 33–52.

15. Goudie R.I., Scheidegger Ch., Hanel Cl., Munier A., Conway C. New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen *Erioderma pedicellatum* in Newfoundland // *Endangered species research*. 2011. Vol. 13. PP. 181–189.
16. Иванова Н.В., Шанин В.Н., Шашков М.П. Концептуальная схема модели расселения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесных экосистемах // *Математическая биология и биоинформатика* : VI Междунар. конф. (Пушино, 16–21 октября 2016 г.) / под ред. В.Д. Лахно. М. : МАКС Пресс, 2016. С. 179–180.
17. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // *Ecological Modelling*. 2003. Vol. 170. PP. 373–392.
18. Костромское Заволжье: природа и человек / под ред. Л. Хенса, В.Н. Солнцева, Э.К. Буна, М.Г. Сеницына, А.В. Русанова. М. : Изд-во ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2001. 199 с.
19. Климат России. 2014 г. : науч.-приклад. справочник. URL: <http://aisori.meteo.ru/Clspr> (дата обращения: 11.05.2017).
20. Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес») / под ред. А.И. Уткина. М. : Наука, 1988. 218 с.
21. Хорошев А.В., Немчинова А.В., Авданин В.О. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области / под ред. Г.Д. Негановой. Кострома : Изд-во КГУ им. Н.А. Некрасова, 2013. 428 с.
22. Терентьева Е.В., Нестерова С.А. Некоторые особенности распространения лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) на Кологривском участке заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына // *Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики* : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова (Кострома, 31 октября – 1 ноября 2011 г.) / под ред. Ю.А. Дороговой, Л.А. Жуковой, И.Г. Криницына, В.П. Лебедева. Кострома : Изд-во КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. Т. 1. С. 222–224.
23. Fahselt D. Individuals, populations and population ecology // *Lichen biology*. Cambridge : Cambridge University Press, 1996. PP. 191–198.
24. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / под ред. О.В. Смирновой. М. : Прометей, 1989. 109 с.
25. Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. 2nd ed. Amsterdam : Elsevier, 1998. 853 p.
26. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2013. URL: <http://www.R-project.org/>
27. Иванова Н.В. Лимитирующие факторы распространения редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (на примере лесов заповедника «Кологривский лес») // *Известия РАН. Сер. биологическая*. 2015. № 2. С. 187–196.
28. Sillett S.C., McCune B., Peck J.E., Rambo T. R., Ruchty A. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests // *Ecological Applications*. 2000. Vol. 10 (3). PP. 789–799.
29. Høistad F., Gjerde I. *Lobaria pulmonaria* can produce mature ascospores at an age of less than 15 years // *The Lichenologist*. 2011. Vol. 43 (5). PP. 495–497. doi: [10.1017/S0024282911000429](https://doi.org/10.1017/S0024282911000429)

*Поступила в редакцию 19.03.2017; повторно 29.04.2017;
принята 03.05.2017; опубликована 15.06.2017*

Авторский коллектив:

Иванова Наталья Владимировна – н.с. лаборатории вычислительной экологии Института математических проблем биологии РАН – филиала Федерального государственного учреждения

«Федеральный исследовательский центр Институт прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук» (Россия, 142290, Московская обл., г. Пушкино, ул. проф. Виткевича, д. 1); аспирант Пушкинского государственного естественно-научного института (Россия, 142290, Московская обл., г. Пушкино, просп. Науки, д. 3).

E-mail: Natalya.dryomys@gmail.com

Терентьева Елена Викторовна – н.с. государственного природного заповедника «Кологривский лес» им М.Г. Сеницына (Россия, 157440, г. Кологрив, ул. Некрасова, д. 48).

E-mail: berdish@yandex.ru

Ivanova NV, Terentyeva EV. Population status of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in the Kologriv Forest Nature Reserve (Kostroma region). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:149-166. doi: 10.17223/19988591/38/9 In Russian, English summary

Natalya V. Ivanova^{1,2}, Elena V. Terentyeva³

¹ Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – Branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russian Federation

² Pushchino State Institute of Natural Sciences, Pushchino, Russian Federation

³ Kologrivsky Forest Nature Reserve, Kologriv, Kostroma region, Russian Federation.

Population status of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in the Kologriv Forest Nature Reserve (Kostroma region)

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. is an epiphytic lichen species occurring in various forest types. In many parts of Europe *Lobaria pulmonaria* was in a steady decline during the last century due to intensified forest management and air pollutions. In boreal forests of the European part of Russia *Lobaria pulmonaria* is widely spread in forests after cuttings (mainly in aspen and spruce stands), but population dynamics of the lichen in the hemiboreal region is not clear. The aim of this study was to evaluate the population status of the protected lichen *Lobaria pulmonaria* in forest ecosystems in the north-east of Kostroma region.

We studied two locations in the Kologriv Forest Nature Reserve. The first study area was located in the “Core” of the Reserve, in uneven-aged *Picea abies* – *Tilia cordata* forests. Forests in the second study area (the Sekha Site) were mostly fragmented due to clear-cuttings and fires; even-aged mixed coniferous and deciduous stands prevailed. We studied *Lobaria pulmonaria* populations by the routing method; we described 393 and 218 trees with *Lobaria pulmonaria* (subpopulations) in the “Core” and in the Sekha Site, respectively (See Fig.1). For each *Lobaria pulmonaria* finding we described forest type, host tree species and their life stage, as well as the subpopulation type. Lichen subpopulations without soralia and isidia were defined as sterile and subpopulations with fruit bodies (apothecia) as fertile. All other subpopulations were named as “other”. Statistical treatment was performed by analyzing contingency tables and chi-square test.

We found that *Lobaria pulmonaria* often occurred in the “Core” of the Reserve on 7 tree species, mostly on *Sorbus aucuparia* and *Tilia cordata*. In the second study area *Lobaria pulmonaria* was found in even-aged spruce and aspen stands on 3 tree species, mostly on *Populus tremula* (See Table 1). Frequency of sterile and fertile subpopulations was low, but it differed between the study areas. In the “Core” of the Reserve, the proportion of sterile subpopulations was 16.5% and the proportion of fertile subpopulations was 23.4%. In the second area the proportions were 5% and 11.9%, respectively (See Fig. 2). Statistical analysis (See Tables 2-4) showed that in uneven-aged forests located in the “Core” of the Reserve sexual reproduction plays

an important role in self-maintenance of *Lobaria pulmonaria* populations. In even-aged aspen and spruce forests in the second study area *Lobaria pulmonaria* reproduced mainly by vegetative propagules. Our results show that long-term self-maintenance of *Lobaria pulmonaria* populations is typical of larger and old stands in the “Core” of the Reserve. These results confirm the data on the preference of old-growth forests by the lichen. Additional data on succession of forest stands should be received for a long-term prognosis of *Lobaria pulmonaria* population dynamics in even-aged spruce and aspen forests.

The article contains 2 Figures, 4 Tables, 29 References.

Key words: subpopulation; ontogenetic population structure; contingency tables; forest management.

Funding: The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No16-34-00866).

Acknowledgments: The authors thank SA Nesterova (Kostroma College of Forestry Mechanization, Russia) for data; LG Khanina and VE Smirnov (Institute of Mathematical Problems of Biology RAS, Russia) for help with statistical analysis for useful comments which improved the manuscript; MP Shashkov, VN Shanin, IS Grozovskaya (Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science RAS, Russia) and LK Rocheva (Pushchino State institute of Natural Sciences, Russia) for their assistance in the field work.

References

1. GBIF.org. GBIF Occurrence Download. Taxon *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. [Electronic resource]. Available at: <http://www.gbif.org/occurrence/download/0090255-160910150852091> (accessed via GBIF.org on 11.05.2017). doi: 10.15468/dl.y3i0xd
2. Scheidegger Ch. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in endangered population. *Lichenologist*. 1995;27(5):361-374.
3. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Data Book of Russia (Plants and Fungi)]. Trutnev YP, editor. Moscow: KMK Publ.; 2008. 885 p. In Russian
4. Pystina TN, Semenova NA. Nekotorye aspekty izucheniya ekologicheskikh osobennostey lishaynika *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. na evropeyskom severo-vostoke Rossii [Some aspects of the study of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. ecological features in the European northeast of Russia] Some aspects of studying ecological features of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. lichen in the European Northeast of Russia. *Vestnik Instituta Biologii Komi NTs UrO RAN*. 2004;9(83):4-9. In Russian
5. Kravchenko AV, Fadeeva MA. Rasprostranenie i sostoyanie lobarii legochnoy (*Lobaria pulmonaria*) na yugo-vostoke Fennoskandii [Distribution and status of the lungwort lichen (*Lobaria pulmonaria*) in the southeast of Fennoscandia]. In: *Lishayniki boreal'nykh lesov*. Mezhdunar. soveshch. i 4-ya rossiyskaya polevaya likhenologicheskaya shkola: materialy [International field meeting “Lichens of Boreal Forests” and the Fourth Russian lichenological workshop. Proceedings (Syktyvkar, Russia, May 26-June 1, 2008)]. Pystina TN, editor. Syktyvkar: Parus Publ.; 2008. pp. 60-73. In Russian
6. Ivanova NV, Khanina LG. Rare lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. habitat suitability prognosis along to geobotanical data in the northeast of Kostroma Region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1-5):1239-1243. In Russian
7. Ivanova NV, Shashkov MP. Database of finds of rare lichen species *Lobaria pulmonaria* in Russia. Occurrence dataset. [Electronic resource]. Available at: <http://www.gbif.org/dataset/4bb083e8-53b9-418e-b83d-105e75a1798d> (accessed via GBIF.org on 11.05.2017). doi: 10.15468/uennht

8. Zoller S, Lutzoni F, Scheidegger Ch. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Molecular Ecology*. 1999;8:2049-2059.
9. Jürisdal I, Liira J, Csencsis D, Widmer I, Adolf C, Kohv K, Scheidegger Ch. Dispersal ecology of the endangered lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest landscape. *Biodiversity Conservation*. 2011;20:1803-1819.
10. Mikhaylova IN. Analiz subpopulyatsionnykh struktur epifitnykh lishaynikov (na primere *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. [The analysis of the subpopulation structures of the epiphytic lichens (the case of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.)]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. NI Lobachevskogo. Seriya: Biologiya*. 2005;1(9):124-134. In Russian
11. Gorshkov VV, Semenova NA. Struktura populyatsiy *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. v lesakh raznoy davnosti poslednego narusheniya v sredney tayge Respubliki Komi [Population structure of *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. in forests of different time of the last disturbance in the middle taiga of the Komi Republic]. In: *Sovremennoe sostoyanie i puti razvitiya populyatsionnoy biologii*. Materialy X Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar [Current state and ways of development of population biology. Proc. (Izhevsk, Russia, 17-22 November, 2008)]. Glotov NV, editor. Izhevsk: KnigoGrad Publ.; 2008. pp. 113-116. In Russian
12. Ignatenko RV, Tarasova VN. State of the population (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) in the plant communities of the Petrozavodsk city district. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologicheskie nauki – Proceedings of Petrozavodsk State University. Natural and Engineering Sciences*. 2014;2(8(145)):26-30. In Russian, English summary
13. Rubio-Salcedo M, Merinero S, Martínez I. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *Fungal Ecology*. 2015;18:1-9. doi: [10.1016/j.funeco.2015.08.002](https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.08.002)
14. Scheidegger Ch, Frey B, Walser J-CI. Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts. In: *Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians*. Proc. of the Darwin International Workshop (Kostrino, Ukraine, 25-30 May, 1998). Kondratyuk S and Koppins B, editors. Kostrino: Phytosociocentre Publ.; 1998. pp. 33-52.
15. Goudie RI, Scheidegger Ch, Hanel CI, Munier A, Conway C. New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen *Erioderma pedicellatum* in Newfoundland. *Endangered species research*. 2011;13:181-189.
16. Ivanova NV, Shanin VN, Shashkov MP. Kontseptual'naya skhema modeli rasseleniya redkogo lishaynika *Lobaria pulmonaria* v lesnykh ekosistemakh [Conceptual scheme of the model of dispersal of rare lichen *Lobaria pulmonaria* in forest ecosystems]. In: *Mathematical biology and bioinformatics*. VI Int. Conf. (Pushchino, Russia, 16-21 October, 2016)]. Lakhno VD, editor. Moscow: MAKSS Press Publ.; 2016. pp. 179-180. In Russian, English summary
17. Komarov AS, Chertov OG, Zudin SL, Nadporozhskaya MA, Mikhailov AV, Bykhovets SS, Zudina EV, Zoubkova EV. EFIMOD 2 – a model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling*. 2003;170:373-392.
18. *Kostromskoe Zavolzh'e: priroda i chelovek* [Kostroma Transvolga: Nature and Man]. Khens L, Solntsev VN, Bun EK, Sinitsyn MG, Rusanov AV, editors. Moscow: IPEE im. AN Severtsova RAN Publ.; 2001. 199 p. In Russian
19. *Nauchno-prikladnoy spravochnik "Klimat Rossii" 2014 g.* [Scientific and Applied Handbook "Climate of Russia" 2014]. [Electronic resource]. Available at: <http://aisori.meteo.ru/ClspR> (accessed 11.05.2017). In Russian
20. *Korennyye temnokhvoynye lesa yuzhnoy taygi (rezervat "Kologrivskiy les")* [Indigenous Coniferous Forests of the Southern Taiga (Kologriv Forest Nature Reserve)]. Utkin AI, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 218 p. In Russian

21. Khoroshev AV, Nemchinova AV, Avdanin VO. Landshafty i ekologicheskaya set' Kostromskoy oblasti. Landshaftno-geograficheskie osnovy proektirovaniya ekologicheskoy seti Kostromskoy oblasti [Landscapes and ecological network of Kostroma region]. Neganova GD, editor. Kostroma: KGU im. NA Nekrasova Publ.; 2013. 428 p. In Russian
22. Terentyeva EV, Nesterova SA. Nekotorye osobennosti rasprostraneniya lobarii legochnoy (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) na Kologrivskom uchastke zapovednika «Kologrivskiy les» im. M.G. Sinitsyna [Some features of distribution of the lungwort lichen (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) in the Kologriv cluster of the Kologriv Forest Nature Reserve MG Sinitsyn]. In: *Sovremennye problemy populyatsionnoy ekologii, geobotaniki, sistematiki i floristiki*. Materialy mezhdunar. nauchn. konf-i, posv. 110-letiyu AA Uranova. T.1. [Modern Problems of Population Ecology, Geobotany, Systematics, and Floristics. Proc. Int. Sci. Conf. dedicated to the 110 Anniversary of AA Uranov. Vol. 1 (Kostroma, Russia, October 31-November 1, 2011)]. Dorogova YuA, Zhukova LA, Krinitsyn IG, Lebedev VP, editors. Kostroma: KGU im. NA Nekrasova Publ.; 2011. pp. 222-224. In Russian
23. Fahselt D. Individuals, populations and population ecology. In: *Lichen biology*. Nash TH, editor. Cambridge: Cambridge University Press; 1996. pp. 191-198.
24. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki* [Diagnoses and keys to age conditions of forest plants. Trees and shrubs]. Smirnova OV, editor. Moscow: Prometey Publ.; 1989. 109 p. In Russian
25. Legendre P, Legendre L. Numerical ecology. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier; 1998. 853 p.
26. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2016. [Electronic resource]. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed 15.03.2017).
27. Ivanova NV. Factors limiting distribution of the rare lichen species *Lobaria pulmonaria* (in Forests of the Kologriv Forest Nature Reserve). *Biology Bulletin*. 2015;42(2):145-153. doi: [10.1134/S1062359015020041](https://doi.org/10.1134/S1062359015020041)
28. Sillett SC, McCune B, Peck JE, Rambo TR, Ruchty A. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications*. 2000;10(3):789-799.
29. Hoistad F, Gjerde I. *Lobaria pulmonaria* can produce mature ascospores at an age of less than 15 years. *The Lichenologist*. 2011;43(5):495-497. doi: [10.1017/S0024282911000429](https://doi.org/10.1017/S0024282911000429)

Received 19 March 2017; Revised 29 April 2017;

Accepted 03 May 2017; Published 15 June 2017

Author info:

Ivanova Natalya V, Researcher, Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – Branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of the Russian Academy of Sciences, 1 Prof. Vitkevicha Str., Pushchino 142290, Russian Federation; PhD student, Pushchino State Institute of Natural Sciences, 3 Nauki Pr., Pushchino 142290, Russian Federation.

E-mail: Natalya.dryomys@gmail.com

Terentyeva Elena V, Researcher, Kologriv Forest Nature Reserve, 48 Nekrasova Str., Kologriv 157440, Kostroma region, Russian Federation.

E-mail: berdish@yandex.ru

УДК 574.583

doi: 10.17223/19988591/38/10

Ю.А. Пономарева, П.В. Постникова

Институт вычислительного моделирования СО РАН, г. Красноярск, Россия

Временная динамика структурных и функциональных характеристик Енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 16-34-00132 мол_а и № 16-41-240425 р_а.

Представлены результаты изучения формирования фитопланктонного сообщества и флуоресцентных характеристик вод в условиях сброса высоконапорной Красноярской ГЭС. Сезонные и межгодовые изменения фитопланктона оценивали на основе численности и биомассы клеток фитопланктона, а также концентрации хлорофилла *a*. Выявлены закономерности сезонных сукцессий и межгодовых вариаций структурно-функциональных характеристик фитопланктона. Обнаружено, что основу флористического списка в реке Енисей составляют диатомовые водоросли (66% от общего видового состава), преобладающие в планктоне во все сезоны года. Наибольший вклад в общую численность и биомассу фитопланктона вносят нанофитопланктон (2–20 мкм) и микрофитопланктон (20–64 мкм). В комплекс доминантов в ранневесенний период входили *Diatoma vulgare* Bory и *Hantzschia arcus* (Ehrb.) Patr., в летний – *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim. и *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., позднелетний – *Fragilaria crotonensis* Kitt. Вместе с тем на фоне увеличивающегося видового разнообразия и интенсивного развития водорослей в весенне-летний период отмечен спад концентрации хлорофилла *a*. Установлено, что во все рассматриваемые годы пики численности и биомассы фитопланктона приходятся на июнь за счет колониальных диатомовых водорослей, попадающих в нижний бьеф со стоком из верхнего бьефа.

Ключевые слова: река Енисей; нижний бьеф; Bacillariophyta; размер клеток; хлорофилл *a*.

Введение

Зарегулирование стока реки является мощным антропогенным воздействием, глубоко нарушающим естественный гидрологический режим, изменяющим морфометрические и гидравлические характеристики верхних и нижних бьефов, а также трансформирующим динамику процессов замедления и вскрытия рек, сроки и продолжительность ледовых явлений [1–3]. Помимо этого, зарегулирование реки ведет к полной перестройке водной экосистемы, при этом изменяется и существенная её компонента – фитопланктон, который занимает одно из центральных мест в формировании экосистемы [1, 4–6].

Река Енисей – крупнейшая водная артерия Сибири, подвергнутая русловому зарегулированию во второй половине XX в. Бассейн р. Енисей вытянут в меридиональном направлении, пересекает различные природно-климатические зоны и различается условиями существования гидробионтов. Скорость течения реки ниже Красноярской ГЭС составляет 1,5–2,0 м/с. Морфометрические особенности вышележащего Красноярского водохранилища и глубина водозаборных отверстий обуславливают в нижнем бьефе Красноярской ГЭС понижение температуры воды летом и повышение осенью и зимой [7]. Вода р. Енисей относится к ультрапресным по минерализации, олигогумозным по цветности и характеризуется низкой концентрацией биогенных элементов [8–10]. В связи с невысокой обеспеченностью минеральным питанием развитие фитопланктона в реке характеризуется невысокими показателями (средняя биомасса меньше 2,0 мг/л, среднее содержание хлорофилла *a* меньше 5 мкг/л).

К настоящему времени имеется большой массив данных, касающийся кормовых ресурсов р. Енисей, в том числе и фитопланктона, разных участков как до момента зарегулирования русла в 1967 г. в верхнем течении реки, так и после [11–15]. В зарегулированных реках в условиях высоких скоростей течения в составе альгоценозов встречаются истинно планктонные виды и водоросли обрастаний, а также виды фитопланктона водохранилища, сбрасываемые из верхнего бьефа. Поэтому познание закономерностей трансформации видовой структуры фитопланктона р. Енисей в процессе экзогенной сукцессии, происходящей при зарегулировании стока реки и образовании водохранилищ, в настоящее время может способствовать развитию представлений об изменении водных сообществ.

Цель данной работы – выявить ритм сезонного развития фитопланктона в условиях сброса высоконапорной Красноярской ГЭС, а также определить концентрацию хлорофилла *a* в р. Енисей.

Материалы и методики исследования

Материалом для работы послужили проведенные авторами сборы фитопланктона в 2008–2014 гг. Пробы собирали на расстоянии 34 км ниже Красноярской ГЭС в точке с координатами 55°59'1" с. ш.; 92°47'13" в. д. Процедура сбора и обработки материала соответствовала стандартным методам, которые более подробно рассмотрены в работе [16]. Концентрирование речной воды осуществляли фильтрационным методом на мембранных фильтрах марки «Владипор» (Россия) типа МФАС-ОС-3 (диаметр пор 0,80 мкм). При установлении видового состава фитопланктона разных групп водорослей пользовались многочисленными отечественными определителями, монографиями, атласами, а также сводками зарубежных авторов. Номенклатура водорослей принята с учетом таксономических преобразований согласно системе, принятой в Международной альгологической базе данных (<http://www.algaebase>).

org). Система диатомовых водорослей приведена согласно [17]. Принадлежность водорослей к различным условиям существования определяли согласно [18]. Количественную обработку проб фитопланктона проводили ежедневно, видовой состав и биомассу водорослей определяли еженедельно. По размерам клетки водоросли дифференцировали согласно [19]. Степень сложности фитопланктонных сообществ определяли, рассчитывая индекс видового разнообразия Шеннона (по биомассе) [20]. К доминирующим водорослям относили виды, дающие основной вклад в суммарную биомассу фитопланктона. Для выявления возможных изменений, коснувшихся качественных и количественных показателей фитопланктона р. Енисей в настоящее время, привлекались литературные источники, освещавшие эту проблему ранее [12, 13].

В 2012–2014 гг. наряду с исследованием водорослей еженедельно проводили определение концентрации хлорофилла *a* флуориметрическим методом на флуориметре ЛФЛИ, разработанном в Институте биофизики СО РАН (г. Красноярск), без экстракции пигментов из клеток [21]. Длина волны возбуждения 450 нм, спектральный интервал 100 нм. Длина волны измеряемого излучения 680 нм, спектральный интервал 30 нм. Чувствительность по хлорофиллу (*in vivo*) 0,05 мкг/л. Трофический статус по показателям продуктивности фитопланктона (биомасса и содержание хлорофилла *a*) оценивали согласно [22].

Всего за период исследований собрано и обработано 2 453 количественные и качественные пробы фитопланктона, 89 проб по определению содержания хлорофилла *a*. Статистическую обработку материала проводили с использованием компьютерной программы Microsoft Excel. На рисунках данные представлены в виде средней арифметической (за месяц или за год) со стандартной ошибкой средней.

Результаты исследования и обсуждение

Всего в фитопланктоне р. Енисей обнаружено 99 видов, разновидностей и форм водорослей из 6 отделов. Собственно планктонных из них оказался только 21 вид, остальные – водоросли дна и обрастаний, а также смешанного планктонно-бентосного типа местообитаний. Особую роль в формировании фитоценоза исследуемого участка реки на протяжении четырех лет наблюдений играли диатомовые (65 таксонов рангом ниже рода) и зеленые водоросли (22). Отделы цианобактерии (8), динофитовые (2), золотистые (1) и криптофитовые (1) немногочисленны и характеризовались небольшим видовым разнообразием (таблица).

Высокое видовое разнообразие фитопланктона исследуемого участка отмечено в летний и осенний периоды, низкое – в зимний и весенний. В фитопланктоне р. Енисей наибольшую по численности роль играли диатомовые водоросли, характеризующиеся выраженной сезонностью пиков развития отдельных видов, приуроченных к определенным коротким интервалам

годового цикла (рис. 1). Так, с конца апреля до конца мая в большом количестве регистрировались *Diatoma vulgare* Bory и *Hannaea arcus* (Ehrb.) Patr., которые в этот период относились к числу массовых видов. В июне в планктоне реки доминировала *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim., в июле – *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., в августе – *Fragilaria crotonensis* Kitt. В появлении этих видов прослеживается определенная последовательность, повторяющаяся в общих чертах из года в год.

**Таксономическая структура фитопланктона р. Енисей
в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, 2008–2014 гг.
[Taxonomic structure of the Yenisei River phytoplankton downstream
of the Krasnoyarsk HPS, 2008–2014]**

Отдел [Phylum]	Количество [Number]					% от общего числа видов [Percentage of the total number of species]
	классов [Class]	порядков [Order]	семейств [Family]	родов [Genus]	видов [Species]	
Cyanobacteria	2	3	6	6	8	8
Bacillariophyta	2	5	9	22	65	66
Chlorophyta	1	4	10	16	22	22
Dinophyta	1	1	1	1	2	2
Cryptophyta	1	1	1	1	1	1
Chrysophyta	1	1	1	1	1	1
Всего [In all]	8	15	28	47	99	100

С июня 1994 г. по август 1995 г. Н.А. Кожевниковой проведен анализ вертикального распределения водорослей в верхнем бьефе Красноярского водохранилища [23]. В результате ею установлено, что на Приплотинном плесе (у плотины) в июне в нефотическом холодном слое доминирующее положение занимала *A. islandica*, в июле–августе – *C. radiosa*, субдоминантом являлась *F. crotonensis*. Поскольку для глубоководного Красноярского водохранилища характерен глубинный сброс воды через плотину (18–40 м), то очевидно, основу фитопланктона реки создает сток водорослей через плотину, в том числе и видов, доминировавших в более ранние сроки, но опустившихся в гипolimнион.

На исследуемом участке реки индекс видового разнообразия Шеннона (H_b) в течение 2008–2014 гг. изменялся от 0,99 до 2,93. Ежегодно пониженные значения H_b отмечались зимой (когда структура фитопланктона имела упрощенную структуру) и летом (когда на фоне качественного богатства количественно доминировал один вид – *A. islandica*). Высокие H_b получены весной и осенью, когда в структуре фитопланктона четко выраженных доминирующих по биомассе видов (свыше 50%) не выделялось, а видовая структура альгоценоза имела сложный характер.

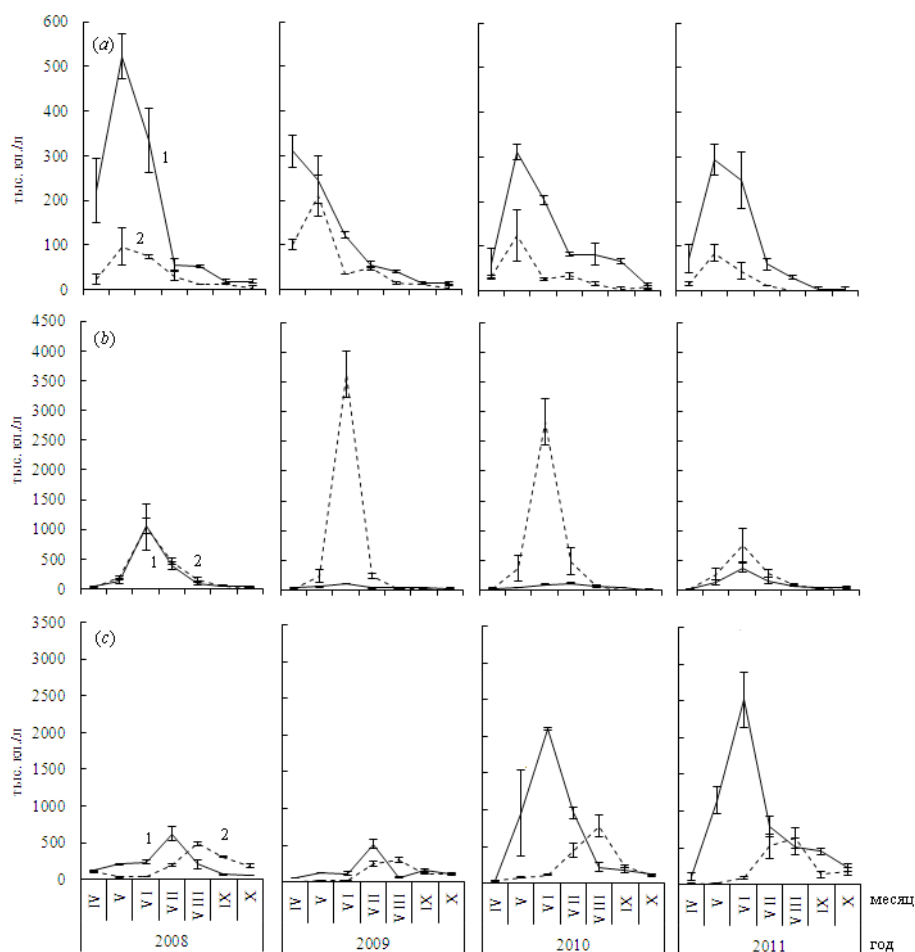


Рис. 1. Сезонная и межгодовая динамика численности (тыс. кл./л) массовых видов водорослей: (a) – *Diatoma vulgare* (1), *Hannaea arcus* (2); (b) – *Asterionella formosa* (1), *Aulacoseira islandica* (2); (c) – *Cyclotella radiosa* (1), *Fragilaria crotonensis* (2)

[Fig. 1. Seasonal and interannual dynamics of the number of dominant algal species: On the Y-axis - Phytoplankton abundance, 10^3 cell/L; on the X-axis - Month, year]

Анализируя большой массив данных, касающийся альгофлоры Верхнего Енисея, стоит отметить изменения, коснувшиеся структуры современного фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Если основу доминирующего комплекса водорослей поздней весной в 2008–2014 гг. составляли *D. vulgare* и *H. arcus*, то в 1984 г. систематически в нем присутствовали *Cymbella ventricosa* Kütz. и *Cryptomonas* sp. [13]. В настоящее время летний пик увеличения биомассы фитопланктона связан с массовым развитием *A. islandica* и *C. radiosa*, а не с *Asterionella formosa* Hass., *A. gracillima* (Hantzsch.) Heib., *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* (O. Müll) Sim.

(= *Melosira granulata* var. *angustissima* (Ehr.) O. Müll), как в июне–июле 1974 г., на что указывала Т.С. Чайковская [12]. А.Д. Приймаченко [13] по результатам исследований 1984–1987 гг. среди летних доминирующих по биомассе водорослей отмечала совершенно иные виды – *C. ventricosa*, *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Navicula radiosa* Kütz., *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. Зеленая водоросль *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) Kütz., встречающаяся раньше в толще воды р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС практически в течение всего года, теперь в планктоне регистрируется единично во второй половине мая. Однако этот вид в значительном количестве развивается с апреля по июль в рипали реки, обрастая камни [24]. В то же время, как и ранее, доминанты *C. radiosa*, *A. formosa*, *F. crotonensis* относятся к наиболее постоянным и ведущим видам для всех лет исследования.

Сезонная динамика количественных показателей фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС показала слабое развитие водорослей зимой и осенью, интенсивное – весной и летом (рис. 2). Динамика количественных показателей имела вид одновершинной кривой. Подобный характер развития фитопланктона с одним летним максимумом отмечается в другой сибирской реке – Оби [25], но отличается от р. Средний Иртыш, где сезонная динамика количественных показателей фитопланктона имеет вид двухвершинной кривой с пиками в начале и конце лета [26].

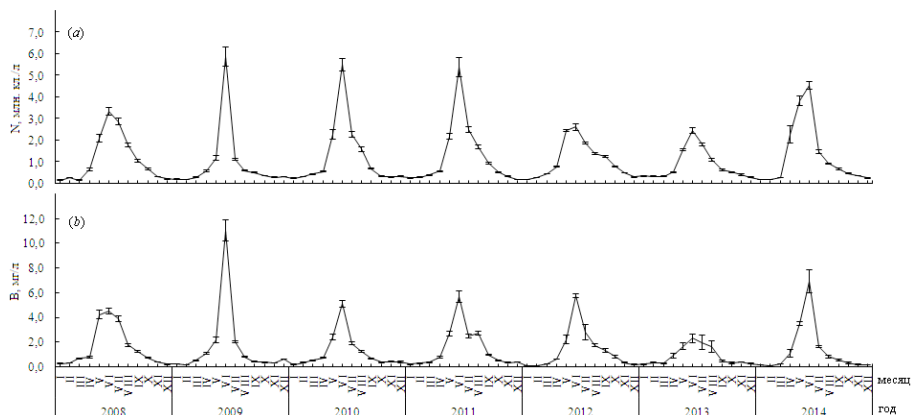


Рис. 2. Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, р. Енисей

[Fig. 2. Seasonal dynamics of abundance (a) and biomass (b) of phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk HPS, Yenisei River. On the Y-axis - Phytoplankton abundance, 10^6 cell/L (a), Phytoplankton biomass (b), mg/L; on the X-axis - Month, year]

Зимой отмечена крайне низкая концентрация водорослей. Общая численность фитопланктона изменялась в пределах 0,07–0,78 млн кл./л; биомасса – 0,07–0,92 мг/л. На протяжении весеннего периода общая численность фито-

планктона варьировала от 0,16 до 6,01 млн кл./л, биомасса – 0,14–9,90 мг/л. С марта по апрель количественные показатели фитопланктона имели низкие значения. Однако с конца апреля до конца мая распределение фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС имело тенденцию к увеличению численности и биомассы, связанную с интенсивным развитием диатомовых водорослей: *D. vulgare* (максимальная численность достигала 0,59 млн кл./л, биомасса – 1,49 мг/л) и *H. arcus* (0,30 млн кл./л и 0,60 мг/л соответственно). В летний период количественные показатели фитопланктона в реке варьировали в большом диапазоне: общая численность в июне–августе изменялась в пределах от 0,28 до 12,25 млн кл./л, общая биомасса – 0,34–23,00 мг/л. В течение всего июня интенсивно развивалась *A. islandica*, достигая максимального развития в середине месяца, что совпадало с максимальной численностью и биомассой фитопланктона в целом. Осенью величины количественных показателей фитопланктона снизились, его обилие в нижнем бьефе изменялось в пределах 0,17–1,51 млн кл./л и 0,19–1,82 мг/л, составляя в среднем за сезон $0,53 \pm 0,02$ млн кл./л и $0,58 \pm 0,02$ мг/л соответственно. Подобный ход развития фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС наблюдали и ранее [11–13]. Стоит отметить, что в пределах г. Красноярска основное повышение численности и биомассы фитопланктона после ввода в эксплуатацию Красноярской ГЭС произошло в 80-е гг. XX в., когда численность увеличилась в среднем в 7 раз, биомасса – в 8 раз. Причиной интенсивного развития фитопланктона в р. Енисей послужил увеличившийся поток биогенов и органического вещества в экосистему реки вследствие возросшей антропогенной нагрузки, что в дальнейшем привело к повышению трофности водотока [8]. В настоящее время на фоне значительного варьирования минимальных и максимальных значений численности и биомассы фитопланктона резких межгодовых вариаций фитопланктона не установлено. В 2008–2014 гг. по сравнению с 1984–1987 гг. общая численность фитопланктона осталась на прежнем уровне, биомасса увеличилась в 2 раза.

Широкое применение для биологического анализа пигментных характеристик фитопланктона связано с быстротой получения и информативностью показателей, а также с более высокой (по сравнению с микроскопическим подсчетом клеток водорослей) воспроизводимостью результатов. Наиболее важным в реакциях фотосинтеза является хлорофилл *a*. Содержание основного пигмента зеленых растений хлорофилла *a* считается универсальной эколого-физиологической характеристикой фотосинтетической активности и развития водорослей, позволяющей выражать биомассу в единицах этого важного компонента растительной клетки [27]. Он коррелирует с биомассой фитопланктона, содержанием биогенных элементов, взвешенного органического вещества и с прозрачностью воды. Полученные связи между перечисленными параметрами дают основание использовать концентрацию хлорофилла *a* для оценки трофического статуса водоёма, первичной продукции фитопланктона, а также интенсивности самоочищения вод [28].

Концентрация хлорофилла *a*, являясь показателем продуктивности водоема, связана с объемом клеток водорослей [29]. Известно, что мелкоклеточные виды водорослей имеют более высокую фотосинтетическую активность. Высокие значения фотосинтетической активности мелкоклеточных видов частично обуславливаются большим содержанием хлорофилла в клетках, а частично – большей эффективностью преобразования поглощенной энергии. В ходе работы установлено, что общая численность и биомасса фитопланктона р. Енисей формировались в основном за счет водорослей с мелкими размерами: нанофитопланктона (2–20 мкм) и микрофитопланктона (20–64 мкм). И только в летние месяцы в пробах часто регистрировались клетки водорослей с длиной более 64 мкм. Стоит отметить, что спад фотосинтетической активности, приходящийся на весенне-летний период, очевидно, связан с изменением видового состава фитопланктона с доминированием в биомассе клеток с большими объемами (рис. 3). Как сказано выше, к числу доминирующих видов с конца апреля до конца мая относились *D. vulgare* и *H. arcus* с объемами клеток 677 ± 15 и $3\,741 \pm 151$ мкм³ соответственно. Объем клеток доминанта летнего фитопланктона, *A. islandica*, составлял $4\,361 \pm 97$ мкм³. Объемы других ведущих и постоянных видов следующие: *C. radiosa* – 247 ± 12 мкм³, *A. formosa* – 346 ± 13 мкм³, *F. crotonensis* – 1784 ± 65 мкм³.

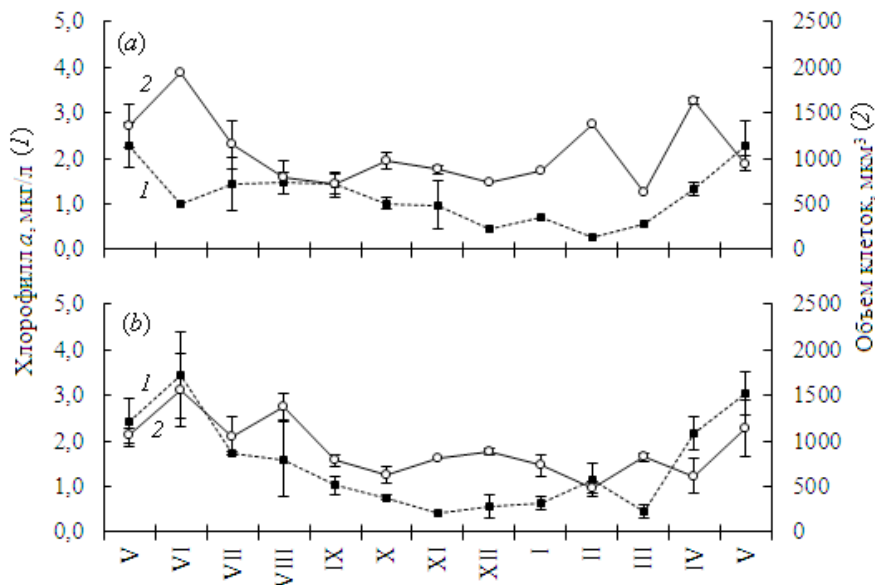


Рис. 3. Среднемесячные значения содержания хлорофилла *a* (1) и объема клеток фитопланктона (2) в 2012–2013 (а) и 2013–2014 гг. (б)

[Fig. 3. Monthly mean values of chlorophyll *a* concentration (1) and cell volume (2) in 2012–2013 (a) and 2013–2014 (b). On the Y-axis - Chlorophyll *a* concentration (1), µg/L and cell volume (2), µm³; on the X-axis - Month]

Вследствие низкой обеспеченности минеральным питанием развитие фитопланктона в р. Енисей характеризуется невысокими показателями (средняя биомасса меньше 2,0 мг/л, среднее содержание хлорофилла *a* меньше 5 мкг/л), типичными для мезотрофных и олиготрофных вод, что согласуется с более ранними исследованиями [30] (рис. 4). Низкая продуктивность фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС, очевидно, обусловлена низкими температурами сбрасываемых глубинных вод Красноярского водохранилища и высокими скоростями течения, характерными для данного участка реки.

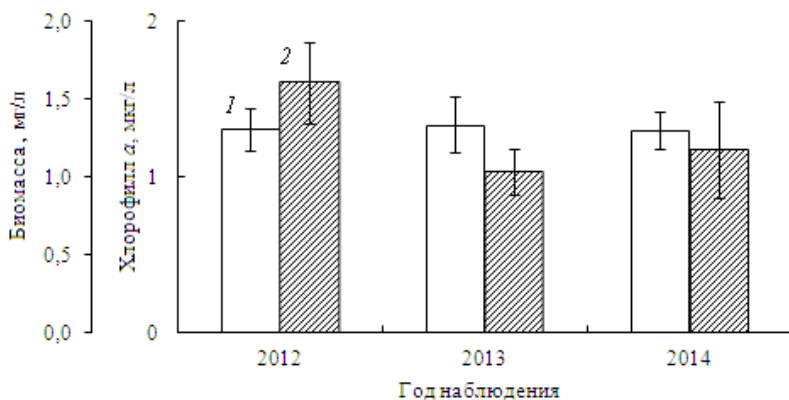


Рис. 4. Межгодовая динамика концентрации хлорофилла *a* (1) и биомассы фитопланктона (2)

[Fig. 4. Interannual dynamics of chlorophyll *a* concentration (1) and biomass of phytoplankton (2). On the Y-axis - Phytoplankton biomass, mg/L and Chlorophyll *a* concentration, μg/L; on the X-axis - Year]

Причиной различных оценок категорий трофности по хлорофиллу *a* и биомассе фитопланктона, возможно, являются известная вариабельность удельного содержания хлорофилла *a* в единице биомассы и имеющий место нелинейный характер связи между концентрацией хлорофилла *a* и биомассой клеток водорослей [22, 28]. На удельное содержание хлорофилла *a* в единице биомассы влияет огромное количество экологических факторов, которые подробно рассмотрены в работе [27]. К числу основных факторов относятся: обеспеченность водорослей минеральным питанием, световой режим, время суток, сезон года, температурные условия, а также таксономический и размерный состав альгоценозов. Однако влияние большинства факторов неотделимо друг от друга, и поэтому содержание хлорофилла в клетках водорослей, по-видимому, определяется всем комплексом условий.

Процент содержания хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона на протяжении двухгодичных измерений возрастал в зимние месяцы, причем в 2013–2014 г. в несколько раз по сравнению с предыдущим годом (рис. 5). В сезонной динамике процентного содержания хлорофилла *a* от-

мечена тенденция: высокое содержание хлорофилла *a* в единице биомассы зимой, уменьшение его количества весной, затем окончательный спад в конце лета и вновь увеличение осенью.

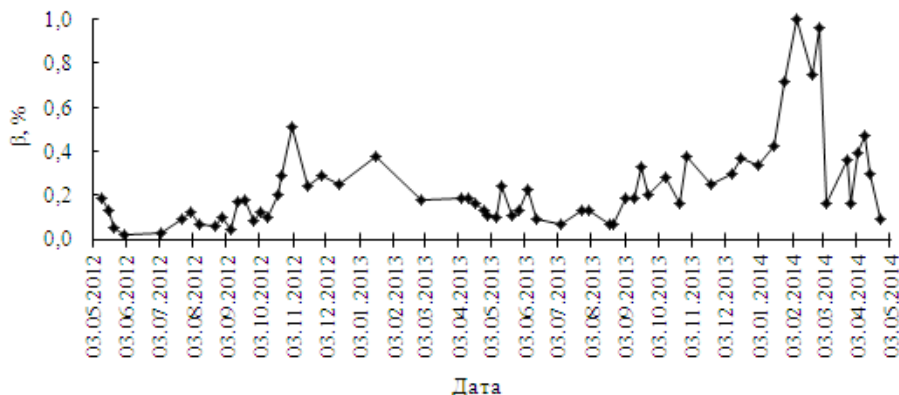


Рис. 5. Сезонная динамика содержания хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона (β, %) в 2012–2014 гг.

[Fig. 5. Seasonal dynamics of chlorophyll *a* content per phytoplankton biomass unit (β, %) (2012-2014). On the Y-axis - Chlorophyll *a* content per phytoplankton biomass unit, %; on the X-axis - Date]

Сезонные изменения удельного содержания хлорофилла *a* в клетке можно объяснить, во-первых, изменениями поступающей солнечной радиации – при высокой летней инсоляции в результате светового ингибирования может наблюдаться снижение содержания хлорофилла *a* в клетках [31]. Во-вторых, размерной структурой альгоценоза, подверженной сезонным флуктуациям – удельное содержание хлорофилла *a* в клетке у мелких форм выше, чем у крупных, поскольку мелкоразмерный планктон при одинаковом содержании хлорофилла *a* эффективнее поглощает солнечное излучение [9].

Заключение

В флористическом составе фитопланктона нижнего бьефа Красноярской ГЭС зарегистрировано 99 видов и внутривидовых таксонов водорослей. Максимальным количеством видов характеризуются диатомовые водоросли, которые преобладают в планктоне во все сезоны года. Доминирующими видами весеннего комплекса являлись *D. vulgare* и *H. arcus*, летнего – *A. islandica*, *C. radiosa*, *F. crotonensis*. В течение года в реке наблюдаются резкие колебания количественных показателей фитопланктона. Максимальные значения общей численности и общей биомассы фитопланктона за все время наблюдений приходились на июнь, что совпадало с интенсивным развитием холодолюбивого вида *A. islandica*. Летом обогащение реки фитопланктоном ниже плотины Красноярской ГЭС происходит за счет стока водорослей из верхнего бьефа. Процент содержания хлорофилла в единице

биомассы фитопланктона имеет сезонные колебания. На протяжении двух-годовых измерений процент содержания хлорофилла возрастал в зимние месяцы. Концентрация хлорофилла *a* зависит от размерной структуры фитопланктона. Доминирование в численности и биомассе фитопланктона клеток водорослей с большими объемами в весенне-летний период отразилось на снижении концентрации хлорофилла *a* в этот период. По показателям продуктивности фитопланктона (биомасса и содержание хлорофилла *a*) енисейские воды относятся к категории олиготрофных и мезотрофных.

Литература

1. Meiers S.T., Jenkins S.E., Anderson R.V. Possible Effect of Lock and Dam 19 on Phytoplankton Communities of the Upper Mississippi River // *Northeastern Naturalist*. 2008. № 15. PP. 391–402.
2. Xiao L.J., Wang T., Hu R., Han B.P., Wang S., Qian S., Padisák J. Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir // *Water Research*. 2011. № 45. PP. 5099–5109.
3. Winemiller K.O., McIntyre P.B., Castello L., Fluet-Chouinard E., Giarrizzo T., Nam S., Baird I.G., Darwall W., Lujan N.K., Harrison I., Stiassny M.L.J., Silvano R.A.M., Fitzgerald D.B., Pelicice F.M., Agostinho A.A., Gomes L.C., Albert J.S., Baran E., Petrere Jr M., Zarfl C., Mulligan M., Sullivan J.P., Arantes C.C., Sousa L.M., Koning A.A., Hoeinghaus D.J., Sabaj M., Lundberg J.G., Armbruster J., Thieme M.L., Petry P., Zuanon J., Torrente Vilara G., Snoeks J., Ou C., Rainboth W., Pavanelli C.S., Akama A., Soesbergen A. van, Sáenz L. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong // *Science*. 2016. № 351. PP. 128–129.
4. Becker V., Huszar V.L.M., Crossetti L.O. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir // *Hydrobiologia*. 2009. № 628. PP. 137–151.
5. Fonseca B.M., Bicudo C.E.M. Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninfêias Pond, Brazil) // *Hydrobiologia*. 2011. № 665. PP. 229–245.
6. Martinet J., Descloux S., Guedant P., Rimet F. Phytoplankton functional groups for ecological assessment in young sub-tropical reservoirs: case study of the Nam-Theun 2 Reservoir, Laos, South-East Asia // *Journal of Limnology*. 2014. № 73. PP. 536–550.
7. Космаков И.В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск : Кларетианум, 2001. 144 с.
8. Сорокикова Л.М., Башенхаева Н.В. Евтрофирование и качество воды Енисея // *Водные ресурсы*. 2000. Т. 27, № 4. С. 498–503.
9. Бондаренко Н.А., Минеева Н.М., Щур Л.А. Функционирование фитопланктона крупных пресноводных систем при разной обеспеченности ресурсами // *Гидробиологический журнал*. 2012. Т. 48, № 3. С. 21–33.
10. Пономарева Ю.А. Химический состав воды и структура фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. 2013. № 7. С. 183–188.
11. Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. М. : Пищепромиздат, 1957. Т. 41. 236 с.
12. Чайковская Т.С. Фитопланктон и сток водорослей Верхнего Енисея и его притоков // *Природные комплексы низших растений Западной Сибири*. Новосибирск : Наука, 1977. С. 2–20.

13. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея / отв. ред. Г.И. Галазий, А.Д. Приймаченко. Новосибирск : Наука, 1993. 198 с.
14. Апонасенко А.Д., Дрюккер В.В., Сорокикова Л.М., Щур Л.А. О воздействии притоков на экологическое состояние реки Енисей // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 6. С. 692–699.
15. Андрианова А.В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 74–88.
16. Пономарева Ю.А., Щур Л.А. Сезонная и межгодовая динамика фитопланктона реки Енисей в районе водозабора Гремячий Лог // Биология внутренних вод. 2014. № 1. С. 38–40.
17. Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2011. 107 с.
18. Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив : PiliesStudio, 2006. 498 с.
19. Reynolds C.S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge : Cambridge Univ. Press., 1984. 384 p.
20. Алимов А.Ф. О некоторых проблемах современной гидробиологии // Биология внутренних вод. 1996. № 1. С. 7–13.
21. Апонасенко А.Д., Лопатин В.Н., Филимонов В.С., Щур Л.А. Некоторые возможности контактных оптических методов для исследования водных экосистем // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. 1998. Т. 34, № 5. С. 721–726.
22. Окснюк О.П., Жукин В.Н., Брагинский Л.П., Линник П.Н., Кузьменко М.И., Кленус В.Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29, № 4. С. 62–77.
23. Красноярское водохранилище : мониторинг, биота, качество вод / под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой; отв. за вып. З.Г. Гольд. Красноярск : Сибирский федеральный ун-т, 2008. 538 с.
24. Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Ivanova E.A., Kravchuk E.S. Seasonal distribution and fatty acid composition of littoral microalgae in the Yenisei River // Appl. Phycol. 2010. Vol. 22. PP. 11–24.
25. Науменко Ю.В. Доминанты фитопланктона реки Оби // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 10. С. 35–41.
26. Баженова О.П. Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. Омск : Изд. ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2005. 248 с.
27. Минеева Н.М., Щур Л.А. Содержание хлорофилла а в единице биомассы фитопланктона (обзор) // Альгология. 2012. Т. 22, № 4. С. 423–437.
28. Гаевский Н.А., Семенова Л.А., Матковский А.К. Трофический статус вод экосистемы Обско-Тазовской устьевой области по показателям фитопланктона // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 10. С. 170–179.
29. Aponasenko A.D., Shchur L.A., Lopatin V.N. Relationship of the chlorophyll content with the biomass and disperse structure of phytoplankton // Doklady Biological Sciences. 2007. Vol. 412, № 1. PP. 61–63.
30. Минеева Н.М., Щур Л.А. Сравнительный анализ условий функционирования фитопланктона крупных речных систем различных климатических зон на примере Волги и Енисея // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 2. С. 191–199.
31. Falkowski P.G., Laroche J. Acclimation to spectral irradiance in algae // J. Phycol. 1991. № 27. PP. 8–14.

*Поступила в редакцию 25.10.2016 г.; повторно 12.04.2017 г.;
принята 26.04.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.*

Авторский коллектив:

Пономарева Юлия Андреевна – канд. биол. наук, м.н.с. отдела вычислительных моделей в гидрофизике Института вычислительного моделирования СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 50, стр. 44).

E-mail: ponomarevayulia@mail.ru

Постникова Полина Владимировна – канд. физ.-мат. наук, н.с. отдела вычислительных моделей в гидрофизике Института вычислительного моделирования СО РАН ФИЦ КНЦ СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 50, стр. 44).

E-mail: polina@icm.krasn.ru

Ponomareva YuA, Postnikova PV. Temporal dynamics of structural and functional characteristics of the Yenisei river phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk hydroelectric power station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:167-182. doi: 10.17223/19988591/38/10 In Russian, English summary

Yulia A. Ponomareva, Polina V. Postnikova

Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

**Temporal dynamics of structural and functional characteristics
of the Yenisei river phytoplankton downstream
of the Krasnoyarsk hydroelectric power station**

The Yenisei River is the biggest waterway in Siberia. In the second half of the 20th century, the Yenisei River was overlapped by dams, and it deeply damaged the natural hydrological, hydrochemical and hydrobiological regimes of the river. As a result of constructing the Krasnoyarsk hydroelectric power station, a significant river component - phytoplankton, which occupies the central place in the formation of the aquatic ecosystem - has changed downstream of the river. In the river, phytoplankton is formed from phytoperiphyton and allochthonous algae, including phytoplankton species of upstream reservoirs. Therefore, knowledge of transformation laws of phytoplankton species composition, which occurs during the regulation of the river flow and formation of reservoirs, may contribute to the development of ideas about changing the aquatic communities. The aim of this research was to explore the formation of phytoplankton under the conditions of water discharge in the Krasnoyarsk HPS and to study chlorophyll *a* concentration.

We collected phytoplankton samples at a distance of 34 km below the Krasnoyarsk HPS (55°59'1.8"N, 92°47'13.4"E) in 2008-2014 and analyzed them according standard hydrobiological methods (See Table). In 2012-2014, we measured fluorescent water characteristics along with the study of algae. We took the nomenclature for algae considering taxonomic transformations according to the system adopted by the International algae database (<http://www.algaebase.org>). A quantitative processing of phytoplankton samples was conducted daily, species composition and biomass of algae was determined weekly. In size, algae cells were differentiated according to Rainey. The degree of complexity of phytoplankton communities was determined calculating the Shannon species diversity index (by biomass). The dominant algae included species making the main contribution into the total phytoplankton biomass. In 2012-2014, along with the study of algae, we determined chlorophyll *a* concentration by fluorimetric method, weekly (See Fig. 3). We collected and processed a total of 2453 qualitative and quantitative phytoplankton samples for the period of study; 89 samples to determine chlorophyll *a* content.

Altogether, we found 99 species, kinds and forms of algae from 6 groups in the river phytoplankton. In the Yenisei River, diatoms, which predominate in plankton in all seasons, are characterized by the maximum number of species. There is a certain sequence in the appearance of dominant algae. From late April to late May, *Diatoma vulgare* Bory and *Hannaea arcus* (Ehrb.) Patr. were recorded in quantities, in June - *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim., in July - *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., in August - *Fragilaria crotonensis* Kitt. (See Fig. 1). Upstream of the Krasnoyarsk reservoir *A. islandica* had a dominant position in nephotic cold layer in June, in July and August - *C. radiosa*; *F. crotonensis* was a subdominant. It is known that deep water discharge through the dam (18-40 м) is specific for the Krasnoyarsk reservoir. This causes the flow of algae over the dam. In general, the dynamics of the total number and the total biomass of phytoplankton had the form of unimodal curve within the year (with a peak in June) (See Fig. 2). Nanophytoplankton (2-20 mkm) and microphytoplankton (20-64 mkm) made the biggest contribution to the total biomass of phytoplankton. We recorded peaks of number and biomass of phytoplankton in June in all years in question. We found that the percentage of chlorophyll content per phytoplankton biomass unit had seasonal variations and increased in winter (See Fig. 5). It is known, that the concentration of chlorophyll *a* depends on dimensional structure of phytoplankton. In spring and summer, the domination of algae cells with bigger volumes in phytoplankton caused a decrease in chlorophyll *a* concentration.

Key words: Yenisei River; downstream; *Bacillariophyta*; cell size; chlorophyll *a*.
The article contains 5 Figures, 1 Table, 31 References.

Funding: The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grants No 16-34-00132 мол_a and No 16-41-240425 p_a).

References

1. Meiers ST, Jenkins SE, Anderson RV. Possible effect of lock and dam 19 on phytoplankton communities of the upper Mississippi River. *Northeastern Naturalist*. 2008;15(3):391-402. doi: <http://dx.doi.org/10.1656/1092-6194-15.3.391>
2. Xiao LJ, Wang T, Hu R, Han BP, Wang S, Qian S, Padisák J. Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir. *Water Research*. 2011;45(16):5099-5109. doi: [10.1016/j.watres.2011.07.012](https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.07.012)
3. Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, Fluet-Chouinard E, Giarrizzo T, Nam S, Baird IG, Darwall W, Lujan NK, Harrison I, Stiassny MLJ, Silvano RAM, Fitzgerald DB, Pelicice FM, Agostinho AA, Gomes LC, Albert JS, Baran E, Petrere Jr M, Zarfl C, Mulligan M, Sullivan JP, Arantes CC, Sousa LM, Koning AA, Hoenighaus DJ, Sabaj M, Lundberg JG, Armbruster J, Thieme ML, Petry P, Zuanon J, Torrente Vilara G, Snoeks J, Ou C, Rainboth W, Pavanelli CS, Akama A, Soesbergen A van, Sáenz L. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*. 2016;351(6269):128-129. doi: [10.1126/science.aac7082](https://doi.org/10.1126/science.aac7082)
4. Becker V, Huszar VLM, Crossetti LO. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia*. 2009;628:137-151. doi: [10.1007/s10750-009-9751-7](https://doi.org/10.1007/s10750-009-9751-7)
5. Fonseca BM, Bicudo CEM. Phytoplankton seasonal and vertical variations in a tropical shallow reservoir with abundant macrophytes (Ninfêias Pond, Brazil). *Hydrobiologia*. 2011;665:229-245. doi: [10.1007/s10750-011-0626-3](https://doi.org/10.1007/s10750-011-0626-3)
6. Martinet J, Descoux S, Guedant P, Rimet F. Phytoplankton functional groups for ecological assessment in young sub-tropical reservoirs: case study of the Nam-Theun 2 Reservoir, Laos, South-East Asia. *Journal of Limnology*. 2014;73(3):536-550. doi: [10.4081/jlimnol.2014.958](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.958)

7. Kosmakov IV. Termicheskiy i ledovyy rezhim v verkhnikh i nizhnikh b'efakh vysokonapornykh gidroelektrostantsiy na Enisee [Thermal and ice conditions in upper and lower reaches of high-pressure hydroelectric power stations on the Yenisei river]. Krasnoyarsk: Klaretianum Publ.; 2001. 144 p. In Russian
8. Sorokovikova LM, Bashenkhaeva NV. The Yenisei River: water quality and eutrophication. *Water Resources*. 2000;27(4):453-458
9. Bondarenko NA, Mineeva NM, Shchur LA. Phytoplankton functioning in large freshwater systems differing in their resources. *Hydrobiological Journal*. 2012;48(5):19-30. doi: [10.1615/HydrobJ.v48.i5.20](https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v48.i5.20)
10. Ponomareva YuA. Water chemical composition and phytoplankton structure in the tail-water of Krasnoyarsk hydropower station. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta – Bulletin of KrasGAU*. 2013;7:183-188. In Russian
11. Greze VN. Kormovye resursy ryb reki Enisey i ikh ispol'zovanie [Food resources of fish of the Yenisei river and their use]. Vol. 41. Moscow: Pishchepromizdat Publ.; 1957. 236 p. In Russian
12. Chaykovskaya TS. Fitoplankton i stok vodorosley Verkhnego Eniseya i ego pritokov [Phytoplankton and flow of algae of the Upper Yenisei river and its tributaries]. In: *Prirodnye komplekсы nizshikh rasteniy Zapadnoy Sibiri* [Natural resources of lower plants of West Siberia]. Popova TG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. pp. 2-20. In Russian
13. *Produksionno-gidrobiologicheskie issledovaniya Eniseya* [Productional hydrobiological research of the Yenisei river]. Galaziy GI, Priymachenko AD, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1993. 198 p. In Russian
14. Aponasenko AD, Dryukker VV, Sorokovikova LM, Shchur LA. The effect of tributaries on the environmental conditions in the Enisei river. *Water resources*. 2010;37(6):817-824. doi: [10.1134/S0097807810060072](https://doi.org/10.1134/S0097807810060072)
15. Andrianova AV. Dynamics of Yenisei zoobenthos evolution in the downstream of Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):74-88. In Russian, English summary
16. Ponomareva YuA, Shchur LA. Seasonal and interannual dynamics of phytoplankton of the Yenisei River in the area of the Gremyachii Log water-intake facilities. *Inland Water Biology*. 2014;7(1):34-36. doi: [10.1134/S1995082914010118](https://doi.org/10.1134/S1995082914010118)
17. Genkal SI, Bondarenko NA, Shchur LA. Diatomovye vodorosli ozer yuga i severa Vostochnoy Sibiri [Diatom algae of lakes in the south and north of Eastern Siberia]. Rybinsk: Rybinskiy dom pečati Publ.; 2011. 107 p. In Russian
18. Barinova SS, Medvedeva LA, Anisimova OV. Bioraznoobrazie vodorosley-indikatorov okruzhayushchey sredy [Biodiversity of algae - indicators of the environment]. Tell-Aviv: PiliesStudio Publ.; 2006. 498 p. In Russian
19. Reynolds CS. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge and New York: Cambridge Univ. Press; 1984. 384 p.
20. Alimov AF. O nekotorykh problemakh sovremennoy gidrobiologii [On some problems of modern hydrobiology]. *Biologiya vnutrennikh vod – Inland Water Biology*. 1996;1:7-13. In Russian
21. Aponasenko AD, Lopatin VN, Filimonov VS, Shchur LA. Some prospects of using contact optical methods for studying water ecosystems. *Izvestia Akademii nauk. Rossijskaa akademiya nauk. Fizika atmosfery i okeana*. 1998;34(5): 721-726
22. Oksiyuk OP, Zhukinskiy VN, Braginskiy LP, Linnik PN, Kuz'menko MI, Klenus VG. Kompleksnaya ekologicheskaya klassifikatsiya kachestva poverkhnostnykh vod sushi [Complex ecological classification of surface water quality]. *Gidrobiologicheskii zhurnal – Hydrobiological Journal*. 1993;29(4):62-77. In Russian
23. *Krasnoyarskoe vodokhranilishche: monitoring, biota, kachestvo vod: monografiya* [Krasnoyarsk water reservoir: monitoring, biota, water quality: A monograph]. Alimov AF,

- Ivanova MB, editors. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ.; 2008. 538 p. In Russian
24. Sushchik NN, Gladyshev MI, Ivanova EA, Kravchuk ES. Seasonal distribution and fatty acid composition of littoral microalgae in the Yenisei River. *J. Appl. Phycol.* 2010;22:11-24. doi: [10.1007/s10811-009-9418-9](https://doi.org/10.1007/s10811-009-9418-9)
 25. Naumenko YuV. Dominanty fitoplanktona reki Obi [Dominants of the Ob river plankton]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal.* 1998;83(10):35-41. In Russian
 26. Bazhenova OP. Fitoplankton Verkhnego i Srednego Irtysha v usloviyakh zaregulirovannogo stoka: monografiya [Phytoplankton of the Upper and Middle Irtysh under conditions of a regulated flow: A monograph]. Omsk: OmGAU Publ.; 2005. 248 p. In Russian
 27. Mineeva NM, Shchur LA. Chlorophyll *a* content in phytoplankton biomass (review). *Al'gologiya.* 2012;22(4):423-437. In Russian
 28. Gaevskiy NA, Semenova LA, Matkovskiy AK. Troficheskiy status vod ekosistemy Obsko-Tazovskoy ust'evoy oblasti po pokazatelyam fitoplanktona [Trophic status of waters of the Ob-Tazov estuarine area according to phytoplankton parameters]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya.* 2009;10:170-179. In Russian
 29. Aponasenko AD, Shchur LA, Lopatin VN. Relationship of the chlorophyll content with the biomass and disperse structure of phytoplankton. *Doklady Biological Sciences.* 2007;412(1):61-63.
 30. Mineeva NM, Shchur LA. Comparative analysis of phytoplankton habitat in large river systems in different climatic zones: Case study of the Volga and Yenisei rivers. *Water Resources.* 2014;41(2):188-195. doi: [10.1134/S0097807814020109](https://doi.org/10.1134/S0097807814020109)
 31. Falkowski PG, Laroche J. Acclimation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.* 1991;27(1):8-14. doi: [10.1111/j.0022-3646.1991.00008.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00008.x)

Received 25 October, 2016; Revised 12 April, 2017;

Accepted 26 April, 2017; Published 15 June, 2017

Author info:

Ponomareva Yulia A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Computation Models in Hydrophysics, Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: ponomarevayulia@mail.ru

Postnikova Polina V, Cand. Sci. (Phys.-math.), Senior Researcher, Department of Computation Models in Hydrophysics, Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: polina@icm.krasn.ru

УДК 581.5:582.632.1

doi: 10.17223/19988591/38/11

О.Л. Цандекова, Е.Ю. Колмогорова

Институт экологии человека ФНЦ УУХ СО РАН, г. Кемерово, Россия

Особенности адаптивных реакций *Betula pendula* Roth, произрастающей в условиях породного отвала Кедровского угольного разреза

Проведен комплекс различных методов диагностики листьев *B. pendula* на территории породного отвала угольного разреза «Кедровский». Выявлены некоторые особенности адаптивных реакций березы повислой, в том числе изменения водного режима деревьев, в сторону повышения водоудерживающей способности (до 56,5%) и снижения суточных потерь (до 19,8%). В листьях *B. pendula* установлено увеличение содержания пролина, сахаров и фенольных соединений, но снижение содержания аскорбиновой кислоты. Наименьший размах варьирования у исследуемых растений выявлен по содержанию фенольных соединений и водоудерживающей способности. Совокупный анализ характеристик водного режима и биохимических показателей у березы свидетельствует о взаимной обусловленности этих параметров. Выявленные перестройки в механизмах водного гомеостаза и функционировании антиоксидантной системы *B. pendula* позволяют рассматривать их как приспособительные и защитные реакции, направленные на ее выживание в условиях породного отвала. Исследуемые показатели можно использовать в биоиндикации и для оценки состояния древесных растений на техногенно нарушенных территориях.

Ключевые слова: береза повислая; водный режим; биохимические показатели; эмбриоземы; Кемеровская область.

Введение

Кемеровская область относится к регионам Российской Федерации, страдающим от высоких техногенных нагрузок на атмосферу, почву, поверхностные и подземные воды. Добыча полезных ископаемых сопровождается серьезными экологическими изменениями природных ландшафтов. Одной из главных задач улучшения экологической ситуации является создание экологически благоприятной среды. Главным «инструментом» восстановления нарушенных земель является растительность, с помощью которой происходит преобразование нарушенных экотопов в биологически продуктивные местообитания. Специфика отвалов состоит в том, что экологические условия на них существенно отличаются от естественных в сторону олиготрофности и ксероморфизма, поэтому число произрастающих на них видов рас-

тений ограничено. К доминирующим видам среди растительных сообществ на отвалах вскрышных пород угольной промышленности Кузбасса относится *B. pendula* благодаря ее малотребовательности к плодородию почвы и высокой семенной продуктивности [1]. Она является светолюбивой древесной породой, достаточно засухоустойчива.

Важнейшим механизмом адаптации древесных растений в экстремальных экологических условиях является совокупность многих перестроек в растительном организме. Физиолого-биохимические исследования позволяют всесторонне анализировать состояние древесных растений и являются важным критерием оценки их устойчивости к неблагоприятным условиям среды [2, 3]. В литературе достаточно много сведений о физиолого-биохимических особенностях берез в условиях техногенного воздействия. Обнаружены определенные закономерности в оценке морфологических [4] и морфометрических показателей, в том числе флуктуирующей асимметрии [5–7]; показаны изменения содержания фотосинтетических пигментов у березы повислой в условиях техногенного загрязнения [8]; выполнены исследования водного обмена березы повислой разных экологических зон [9–12]. Рядом авторов показано, что скорость потери воды изолированными листьями растений коррелирует со степенью загрязнения воздуха и может служить показателем качества среды [13, 14]. Однако до сих пор остается открытым вопрос о возможных механизмах регуляции водного обмена на уровне целого растения. Большинство публикаций посвящено изучению адаптивных реакций у березы повислой в условиях техногенного загрязнения городской среды, однако единичны работы по структурно-функциональным показателям на малоплодородных субстратах, в том числе на отвалах [15], поэтому выявление соответствия условий произрастания древесных растений их биологическим требованиям на рекультивируемых территориях весьма актуально.

Цель исследований – выявить особенности адаптивных реакций *B. pendula*, произрастающей в условиях породного отвала угольного разреза «Кедровский»: изучение показателей водного режима (содержание общей воды (оводненность), водоудерживающей способности, суточных потерь, водного дефицита; содержание аскорбиновой кислоты, фенольных соединений, пролина и сахаров в листьях).

Материалы и методики исследования

Объектом исследований служила береза повислая (*Betula pendula* Roth), произрастающая в различных экологических условиях на территории породного отвала угольного разреза «Кедровский». Кедровский разрез расположен в 25 км севернее г. Кемерово (56°32'52" с. ш., 86°05'54" в. д.). Отвал имеет равнинно-наклонный рельеф с высотой 58 м, его площадь составляет 599,3 га, возраст – 30–35 лет. Породы отвала представлены песчаником

(60%), алевролитами (20%), аргиллитами (15%), суглинками и глинами (5%). Преобладающей фракцией являются крупные агрегаты (от 3 до 10 и более мм), содержание мелких частиц снижено. Насаждение представлено посадками *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, единично встречались *Salix viminalis*, *Populus balsamifera*, *Acer negundo*, *Hippophae rhamnoides*. Возраст деревьев составлял 25–30 лет, II класса бонитета с полнотой 0,3–0,5. Живой напочвенный покров образован разнотравно-злаковым сообществом с общим проективным покрытием, равным 40–60%.

Эксперимент проведен в 2013–2016 гг. на двух площадках наблюдений (ПН): № 1 (опыт) – спланированный породный отвал со сформированным фитоценозом естественного происхождения; № 2 (контроль) – участок, расположенный в 5 км от породного отвала со сходным по составу фитоценозом. Агрохимический анализ эмбриоземов проведен в аккредитованном испытательном центре агрохимической службы ФГУ ЦАС «Кемеровский». По агрохимическим показателям эмбриоземы всех ПН характеризовались высокой обеспеченностью обменным калием (100–240 мг/кг) и низкой обеспеченностью подвижным фосфором (10–50 мг/кг). На эмбриоземах ПН № 1, в сравнении с ПН № 2, выявлена низкая обеспеченность нитратным азотом (3,6–6,0 мг/кг). Анализ содержания подвижных форм тяжелых металлов (*Pb*, *Cd*, *Cu*, *Zn*, *Mn*, *Ni*, *Co*, *Fe*, *Cr*) не показал превышения существующих ПДК.

Сбор материала проводили в вегетационный период (июнь–август). Для исследований образцы листьев собирали с десяти модельных деревьев удовлетворительного жизненного состояния (с десяти ветвей с нижней трети по периметру кроны) на каждом изучаемом участке. Отбирали листья березы с полностью развернувшейся листовой пластинкой, без видимых признаков повреждений в период с 9 до 10 ч с помощью секатора на шесте.

Исследования водного режима проведены по общепринятой методике [16]. Водный дефицит определяли весовым методом, первое взвешивание – сразу после срезки. Срезанные листья после взвешивания ставили во влажную камеру черешками в воду и переносили в лабораторию. Второе взвешивание – через 2 часа. Оводненность листьев высчитывали как отношение разности сырой и абсолютно сухой массы пробы листьев к сырой массе данной пробы листьев в процентах. Листья взвешивали на лабораторных весах Ohaus Scout Pro 200 (США) с точностью до 0,05 г. Образцы листьев до абсолютно сухого состояния доводили в сушильном шкафу при температуре 105°C в закрытых бюксах в течении 4 ч. Суточные потери рассчитывали как разность массы листьев в начале эксперимента и массы пробы через сутки в процентах, водоудерживающую способность – как разность между оводненностью и суточными потерями.

Содержание аскорбиновой кислоты определяли титриметрическим методом с применением 2,6-дихлорфенолиндифенола натрия [17]. Определение фенольных соединений – по методу Левенталя–Нейбауера. Метод основан на легкой окисляемости фенолов калия перманганатом в присутствии инди-

госульфокислоты при комнатной температуре, титрование проводят медленно до появления золотисто-желтого окрашивания [18].

Содержание свободного пролина определяли по методу Bates с соавт. [19] в модификации Воскресенской с соавт. [20] с использованием кислого нингидринового реактива. Для этого навеску листьев (100 мг) мелко нарезали, заливали 10 мл 3%-ного раствора сульфосалициловой кислоты и растирали в течение 5 мин в ступках до получения однородной массы, растертую массу переносили на фильтр. 2 мл фильтрата помещали в пробирку и добавляли 2 мл реагента (1,25 г нингидрина + 30 мл ледяной уксусной кислоты + 20 мл 6 М H_3PO_4). Затем в пробирки добавляли 2 мл ледяной уксусной кислоты. После тщательного перемешивания содержимого пробирки ставили на час в кипящую водяную баню. После этого охлаждали в ледяной бане, добавляли 4 мл толуола, взбалтывали 20–30 с и отстаивали. Интенсивность окраски определяли спектрофотометрически при длине волны 520 нм («LEKI SS 1207», Финляндия). Концентрацию свободного пролина рассчитывали с помощью калибровочной кривой.

Определение сахаров проводили по методике Филипцовой и Смолича [21]. Взвешивали 5 г листьев, растирали их горячей дистиллированной водой (70°C) и оставляли на 10 мин для экстракции. Затем охлаждали, отфильтровывали через воронку Шотта и переносили в мерную колбу. Отбирали 1 мл осветленной отфильтрованной вытяжки, добавляли 15 мл глицерата меди, перемешивали и нагревали на водяной бане при 70°C в течение 6 мин. Определяли оптическую плотность раствора спектрофотометрически при длине волны 582 нм («LEKI SS 1207», Финляндия). Концентрацию сахаров рассчитывали с помощью калибровочной кривой, построенной по глюкозе. Повторность опытов трехкратная из смешанной пробы. Данные представлены в виде средних арифметических значений и их среднеквадратических (стандартных) ошибок, рассчитан коэффициент вариации (v , %). Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены с помощью стандартного пакета программ StatSoft STATISTICA 8.0 for Windows и Microsoft Office Excel 2007.

Результаты исследований и обсуждение

Количественное содержание влаги в ассимиляционном аппарате древесных растений, а также изменение этого показателя в течение вегетационного периода и в зависимости от условий произрастания, времени суток и других факторов позволяют объективно оценить состояние водного баланса растения в целом. Одной из важных характеристик стрессоустойчивости древесных растений являются их водоудерживающая способность и суточные потери. Изменение водоудерживающей способности связано с уровнем оводненности клеток и носит защитный характер против повреждающего действия неблагоприятных факторов внешней среды. Оводненность являет-

ся наиболее стабильным показателем водного режима. Независимо от того, повышается или понижается температура, снижается содержание воды в почве или атмосфере, растение всегда снижает свои функции в результате обезвоживания. Чем выше водоудерживающая способность растения, тем оно устойчивее к неблагоприятным условиям среды [22]. По данным наших исследований, на спланированном отвале (ПН № 1) отмечались статистически значимое ($p < 0,05$) повышение водоудерживающей способности листьев и снижение суточных потерь по сравнению с контролем (рис. 1). Выявлено, что в июне в листьях березы повислой водоудерживающая способность максимально повышалась на 7,2%, в то же время отмечалось снижение суточных потерь воды – на 9,7% в сравнении с контролем. У растительных образцов, произрастающих на отвале, на уровне тенденции отмечены значения степени оводненности (ниже на 3,2–4,2%, чем в контрольной зоне). Стабильность данного показателя и повышение водоудерживающей способности на протяжении всего периода вегетации дают основание говорить о достаточно высокой адаптационной способности водообмена березы повислой в условиях отвала.

Снижение содержания воды на 20–30% приводит к развитию водного дефицита в тканях растений, который служит показателем напряженности водного режима растений или недостаточного для полного насыщения клеток количества воды [23]. Нашим экспериментом установлено, что водный дефицит в листьях березы достаточно высокий (19,3–40,5%), особенно в июле. У образцов на ПН № 2 исследуемый показатель в 1,3–2 раза меньше, чем на ПН № 1. Это свидетельствует о том, что береза повислая в процессе транспирации листьев интенсивнее расходует влагу на первом участке, чем на втором.

Биохимические механизмы защиты предотвращают обезвоживание клетки, обеспечивают детоксикацию продуктов распада, способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы. Высокую водоудерживающую способность цитоплазмы в условиях недостатка влаги поддерживает накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды. Этому помогают также взаимодействие белков с пролином, концентрация которого значительно возрастает в условиях водного стресса, а также увеличение в цитоплазме содержания сахаров [24–26]. Сахара и пролин как осмотически активные соединения активно участвуют в механизмах поддержания водного гомеостаза деревьев. Свободный пролин является стрессовым метаболитом, его содержание сильно возрастает при недостатке воды, что связывают с распадом белков. Накопление углеводов и аминокислоты пролина благоприятствует удержанию воды в клетке и обеспечивает высокую водоудерживающую способность цитоплазмы. Нашими исследованиями выявлено, что содержание сахаров в листьях деревьев варьировало в пределах от 1,73 до 2,32%, пролина – 2,35–5,35 мг%. Максимальные значения сахаров отмечены в августе

(2,32%), минимальные – в июле (1,73%). На спланированном отвале (ПН № 1) в листьях *B. pendula* содержание углеводов превысило контроль в среднем на 9%, аминокислоты – на 41% (рис. 2).

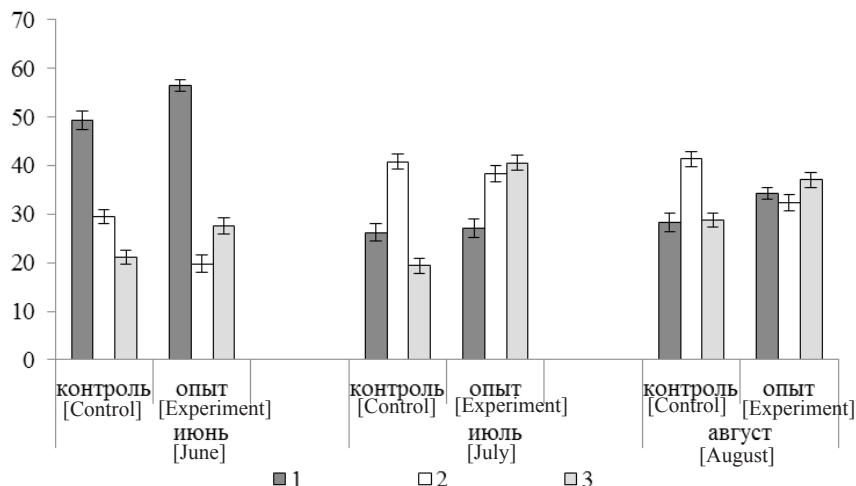


Рис. 1. Водный режим *Betula pendula*, произрастающей в условиях породного отвала (%), по параметрам: 1 – водный дефицит; 2 – водоудерживающая способность; 3 – суточные потери
[Fig. 1. Water regime of *Betula pendula*, growing in the waste dump, (%) according to the following parameters: 1 - Water scarcity; 2 - Water-holding capacity; 3 - Daily loss]

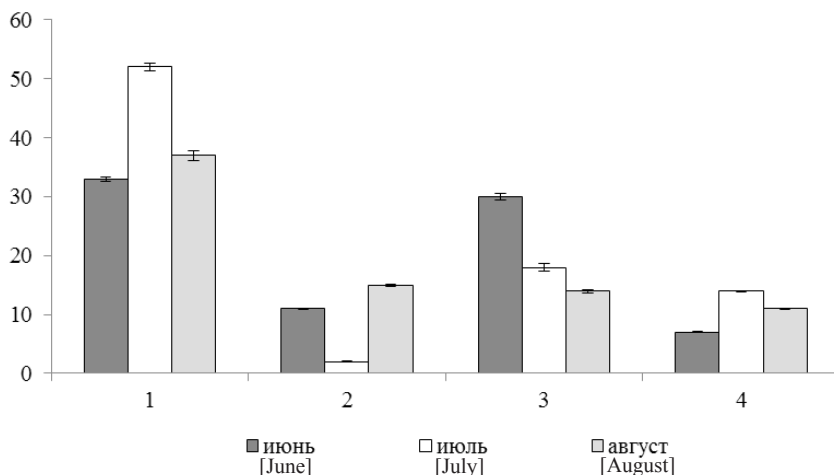


Рис. 2. Динамика исследуемых биохимических показателей в листьях *Betula pendula*, (% от контроля) по параметрам: 1 – содержание пролина; 2 – содержание сахаров; 3 – содержание аскорбиновой кислоты; 4 – содержание фенольных соединений
[Fig. 2. The dynamics of the studied biochemical parameters in the leaves of *Betula pendula* (% of control), according to the following parameters: 1 - Proline content; 2 - Sugar content; 3 - Ascorbic acid; 4 - Content of phenolic compounds]

В экстремальных экологических условиях синтез аскорбиновой кислоты и фенольных соединений служит в качестве неспецифического ответа антиоксидантной системы древесных растений. Многие исследователи отмечают увеличение фенольных соединений при неблагоприятных условиях, но снижение содержания аскорбиновой кислоты [27–29]. Наши исследования подтвердили данную закономерность. Так, в листьях *B. pendula* содержание фенольных соединений повышалось во все сроки наблюдений, в сравнении с контролем. Наибольшие отличия данного показателя отмечены в июле и превысили контроль на 14%. Анализ динамики содержания аскорбиновой кислоты в течение вегетации показал, что на всех площадках наблюдений отмечалось максимальное содержание данного показателя в июле (79,98–97,76 мг/100 г), минимальное – в августе (19,16–22,18 мг/100 г). В июне у исследуемых образцов отмечено максимальное снижение (на 30%) аскорбиновой кислоты относительно контроля.

На основе полученных экспериментальных данных рассчитан коэффициент вариации (рис. 3). Наименьшие значения по данному признаку выявлены у двух показателей – содержания фенольных соединений (17–19%) и водоудерживающей способности (11%).

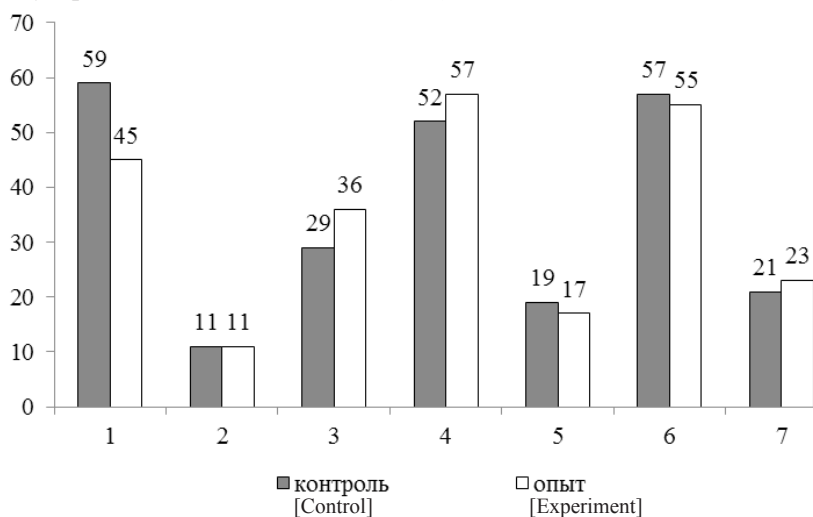


Рис. 3. Коэффициент вариации у *Betula pendula*, произрастающей в условиях породного отвала (%), по параметрам: 1 – водный дефицит; 2 – водоудерживающая способность; 3 – суточные потери; 4 – содержание аскорбиновой кислоты; 5 – содержание фенольных соединений; 6 – содержание пролина; 7 – содержание сахаров

[Fig. 3. The coefficient of variation in *Betula pendula*, growing in the waste dump, (%) according to the following parameters: 1 - Water scarcity; 2 - Water-holding capacity; 3 - Daily loss; 4 - Ascorbic acid; 5 - Content of phenolic compounds; 6 - Content of free proline; 7 - Sugar content]

Размах варьирования других показателей и их коэффициент вариации оказались значительно выше, особенно по содержанию аскорбиновой кис-

лоты (52–57%) и свободного пролина (55–57%). В связи с этим можно предположить, что условия экологической среды оказывают наиболее заметное воздействие, которое необходимо для приспособления *B. pendula* к специфике конкретного местообитания.

Выводы

Совокупный анализ характеристик водного режима и биохимических показателей у *B. pendula* свидетельствует о взаимной обусловленности этих параметров, что в целом обеспечивает ее успешное произрастание в условиях породного отвала Кедровского угольного разреза.

Установлены некоторые особенности адаптивных реакций березы повислой, в том числе изменения водного режима листьев, в сторону повышения водоудерживающей способности (до 56,5%) и снижения суточных потерь (до 19,8%). У растительных образцов, произрастающих на отвале, степень оводненности ниже, чем в контроле, на 3,2–4,2%.

На спланированном отвале в листьях *B. pendula* отмечено увеличение содержания пролина в среднем на 41%, сахаров – на 9% и фенольных соединений – на 14%, а также снижение содержания аскорбиновой кислоты на 30%.

Наименьший размах варьирования у исследуемых растений выявлен по содержанию фенольных соединений и водоудерживающей способности, наибольший – по содержанию аскорбиновой кислоты и пролина.

Выявленные перестройки в механизмах водного гомеостаза и функционировании антиоксидантной системы *B. pendula* позволяют рассматривать их как приспособительные и защитные реакции, направленные на ее выживание на породном отвале. Исследуемые показатели можно использовать в биоиндикации и для оценки состояния древесных растений на техногенно нарушенных территориях.

Литература

1. Куприянов А.Н., Манаков Ю.А., Лазарев К.С. Натурализация древесных растений на отвалах горных пород Кузбасса // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2011. № 9. С. 130–133.
2. Павлов И.Н. Древесные растения в условиях техногенного загрязнения. Улан-Удэ : БНЦ СО РАН, 2006. 359 с.
3. Маракаев О.А., Смирнова Н.С., Загоскина Н.В. Техногенный стресс и его влияние на листовые древесные растения (на примере парков г. Ярославля) // Экология. 2006. № 6. С. 410–415.
4. Мигалина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К. Изменение морфологии листа *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология. 2010. № 4. С. 257–265.
5. Kozlov M.V., Wilsey B.J., Koricheva J., Haukioja E. Fluctuation asymmetry of birch leaves increases under pollution impact // Journal of Applied Ecology. 1996. Vol. 33, № 6. PP. 1489–1495. doi: 10.2307/240478

6. Иванов В.П., Иванов Ю.В., Марченко С.И., Кузнецов Вл.В. Использование индексов флуктуирующей асимметрии листа березы повислой для диагностики состояния фитоценозов в условиях техногенного загрязнения // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 3. С. 368–377.
7. Hagen S.B., Ims R.A., Yoccoz N.G., Sorlibraten O. Fluctuating asymmetry as an indicator of elevation stress and distribution limits in mountain birch (*Betula pubescens*) // Plant Ecology. 2008. Vol. 195, № 2. PP. 157–163. doi:10.1007/s11258-007-9312-y
8. Цандекова О.Л., Неверова О.А. Влияние выбросов автотранспорта на пигментный комплекс листьев древесных растений // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. Т. 12, № 1–3. С. 853–856.
9. Scoffoni C., Vuong C., Diep S., Cochard H., Sack L. Leaf shrinkage with dehydration: coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance // Plant Physiology. 2014. Vol. 164. PP. 1772–1788.
10. Сазонова Т.А., Позднякова С.В., Придача В.Б. Особенности водного режима *Betula pendula* (Betulaceae) с нормальной и аномальной древесиной ствола в онтогенезе // Ботанический журнал. 2012. № 11. С. 1435–1447.
11. Гиниятуллин Р.Х., Кулагин А.Ю. Водный дефицит древесных растений в различных экологических условиях // Известия Саратовского университета. Новая серия. Сер. Химия, биология, экология. 2015. Т. 15, № 3. С. 57–64.
12. Амосова И.Б., Феклистов П.А. Распределение влаги по сечению ствола в древесине березы повислой // Лесной вестник. 2010. № 3 (72). С. 97–100.
13. Беляева Ю.В. Результаты исследования водоудерживающей способности листовых пластинок *Betula pendula* Roth., произрастающей в условиях антропогенного воздействия (на примере г. Тольятти) // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 5 (5). С. 1654–1659.
14. Сунцова Л.Н., Иншаков Е.М., Козик Е.В. Оценка состояния городской среды методом фитоиндикации (на примере г. Красноярск) // Лесной журнал. 2011. № 4. С. 29–32.
15. Чукина Н.В., Филимонова Е.И., Файрузова А.И., Борисова Г.Г. Морфофизиологические особенности листьев *Betula pendula* Roth на золототвалах Среднего Урала // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Биологические науки. 2016. № 6 (159). С. 68–75.
16. Малый практикум по физиологии растений / под ред. А.Т. Мокроносова. М. : МГУ, 1994. 184 с.
17. Неверова О.А. Практикум по биохимии. Кемерово : КемТИПП, 2005. 69 с.
18. Коренская И.М., Ивановская Н.П., Измалкова И.Е. Лекарственные растения и лекарственное растительное сырье, содержащие антраценпроизводные, простые фенолы, лигнаны, дубильные вещества. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2007. С. 50–51.
19. Bates L.E., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39. PP. 205–207.
20. Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А., Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии : учеб. пособие. Йошкар-Ола : Изд-во Марийск. гос. ун-та, 2006. С. 66–67.
21. Филипцова Г.Г., Смолич И.И. Биохимия растений : метод. рекомендации. Минск : БГУ, 2004. С. 6–7.
22. Чудинова Л.А., Орлова Н.В. Физиология устойчивости растений. Пермь : Перм. гос. ун-т, 2006. 124 с.
23. Яковец О.Г. Фитофизиология стресса. Минск : БГУ, 2009. 101 с.
24. Baena G.E., Rolland F., Thevelein J.M., Sheen J. A central integrator of transcription network in plant stress and energy signaling // Nature. 2007. Vol. 448. PP. 938–942.

25. Milyutina I.L., Sudachkova N.E., Romanova L.I. Response of the antioxidant system of light-demanding and shade-bearing pine species to phytocenotic stress // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, № 2. PP. 149–155. doi: 10.1134/S199542551302011X
26. Verbruggen N., Hermans C. Proline accumulation in plants : a review // Amino Acids. 2008. № 35. PP. 753–759. doi: 10.1007/s00726-008-0061-6
27. Колмогорова Е.Ю., Неверова О.А. Влияние некоторых компонентов антиоксидантной системы на устойчивость древесных растений, произрастающих в условиях породного отвала угольного разреза // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2015. № 9 (131). С. 61–65.
28. Гарифзянов А.Р., Иванищев В.В., Музафаров Е.Н. Оценка устойчивости *Betula pendula* Roth при произрастании на техногенно загрязненных территориях // Известия Тульского государственного университета. Естественные науки. 2011. № 2. С. 315–324.
29. Баландайкин М.Э. Коррелирование содержания аскорбиновой кислоты в ассимиляционном аппарате *Betula pendula* Roth. с действием патологического агента // Химия растительного сырья. 2014. № 1. С. 153–157.

Поступила в редакцию 26.01.2017 г.; повторно 17.04.2017 г.;
принята 26.04.2017 г.; опубликована 15.06.2017 г.

Авторский коллектив:

Цандекова Оксана Леонидовна – канд. с.-х. наук, н.с. лаборатории экологического биомониторинга Института экологии человека ФНЦ УУХ СО РАН (Россия, 650065, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10).
E-mail: zandekova@bk.ru

Колмогорова Елена Юрьевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории экологического биомониторинга Института экологии человека ФНЦ УУХ СО РАН (Россия, 650065, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10).
E-mail: kolmogorova_elena@bk.ru

Tsandekova OL, Kolmogorova EYu. Peculiarities of adaptive responses in *Betula pendula* Roth, growing in the waste dump of the Kedrovsky coal mine. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:183-195. doi: 10.17223/19988591/38/11 In Russian, English summary

Oksana L. Tsandekova, Elena Yu. Kolmogorova

Federal Research Center for Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, "Institute of Human Ecology", Kemerovo, Russian Federation

Peculiarities of adaptive responses in *Betula pendula* Roth, growing in the waste dump of the Kedrovsky coal mine

The majority of publications are devoted to the study of adaptive reactions in *Betula pendula* under technogenic pollution of the urban environment, but there are few works on structural and functional parameters on poor substrates, including dumps. The aim of the research was to reveal the peculiarities of *B. pendula* adaptive reactions in the waste dump of the Kedrovsky coal mine.

The object of research was *Betula pendula*, which grows in various ecological conditions on the territory of the waste dump of the Kedrovsky coal mine, which is located 25 km to the north of Kemerovo (56°32'52"N, 86°05'54"E). The age of the trees was 25-30 years; bonitet class II with density 0.3-0.5. We conducted the experiment in 2013-2016 at two observation sites (OS): 1 - control - a site situated 5 km from the waste dump with a phytocenosis similar in composition; 2 - experiment - a planned waste dump with a formed phytocenosis of natural origin. According to agrochemical

properties, embryozems of all OS were characterized by a high content of exchange potassium (100...240 mg/kg) and low content of mobile phosphorus (10...50 mg/kg). In embryozems of OS 1, in comparison with OS 2, we revealed a low content of nitrate nitrogen (3.6...6.0 mg/kg). The analysis of the content of mobile forms of heavy metals (*Pb*, *Cd*, *Cu*, *Zn*, *Mn*, *Ni*, *Co*, *Fe*, *Cr*) did not show an excess of the existing MPC. We collected the material during the growing season (June-August). For the study, we sampled leaves from ten model trees of a satisfactory vital state (from 10 branches of the lower third along the crown perimeter) in each study area. We selected birch leaves with a completely unfolded leaf plate without visible signs of damage from 9 to 10 h by means of a pole pruner. We studied water relationship indicators according to a generally accepted methodology. The daily loss was calculated as the difference in the weight of the leaves at the beginning of the experiment and in the weight of the sample in a day in percent, the water retention capacity as the difference between the water cut and the daily losses. We determined the ascorbic acid content by the titrimetric method using 2,6-dichlorophenolindophenol sodium; phenolic compounds-by the Leventhal-Neubauer method; the content of free proline - by the method of Bates with co-authors in Voskresenskaya's modification using an acidic ninhydrin reagent; sugars - by the methods of Filiptsova and Smolich.

A cumulative analysis of the characteristics of the water regime and biochemical indicators in the birch demonstrates mutual conditioning of these parameters. In the course of the experiment, we revealed some peculiarities of *B. pendula* adaptive reactions, including changes in water relationships of trees, in the direction of increasing water retention capacity (up to 56.5%) and a decrease in daily losses (up to 19.8%) (See Fig. 1). On the planned dump in the test samples, the sugar content exceeded the control by an average of 9%, and the proline amino acid-by 41% (See Fig. 2). In the leaves of *B. pendula*, the content of phenolic compounds increased throughout the whole period of observations. The greatest differences in this indicator were registered in July and exceeded control values by 14%. In June, the studied plants showed a maximum decrease (by 30%) in ascorbic acid, compared to control. The smallest range of variation in the investigated plants was detected by the content of phenolic compounds (17-19%) and water retention capacity (11%) (See Fig. 3). The revealed changes in the mechanisms of water homeostasis and the functioning of the antioxidant system of *B. pendula* allow us to consider them as adaptive and protective reactions aimed at its survival in the waste dump. The investigated indicators can be used in bioindication and for assessing the condition of woody plants in technogenically disturbed territories.

The article contains 3 Figures, 29 References.

Key words: birch; water regime; biochemical indicators; embryozems; Kemerovo region.

References

1. Kupriyanov AN, Manakov YuA, Lazarev KS. Wood plant naturalization on the rock dumps in Kuzbass. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta – The Bulletin of KrasGAU*. 2011;9:130-133. In Russian
2. Pavlov IN. Drevesnye rasteniya v usloviyakh tekhnogennoy zagryazneniya [Woody plants under technogenic pollution]. Ulan-Ude: BSC Center of the SB RAS Publ.; 2006. 359 p. In Russian
3. Marakaev OA, Smirnova NS, Zagorskina NV. Technogenic stress and its effect on deciduous trees (an example from parks in Yaroslavl). *Russ J Ecol*. 2006;37(6):373-377. doi: [10.1134/S1067413606060026](https://doi.org/10.1134/S1067413606060026)

4. Migalina SV, Ivanova LA, Makhnev AK. Changes of leaf morphology in *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. along a zonal-climatic transect in the Urals and Western Siberia. *Russ J Ecol.* 2010;41(4):293-301. doi: [10.1134/s106741361004003x](https://doi.org/10.1134/s106741361004003x)
5. Kozlov MV, Wilsey BJ, Koricheva J, Haukioja E. Fluctuation asymmetry of birch leaves increases under pollution impact. *Journal of Applied Ecology.* 1996;33(6):1489-1495. doi: [10.2307/240478](https://doi.org/10.2307/240478)
6. Ivanov VP, Ivanov YuV, Marchenko SI, Kuznetsov VIV. Application of fluctuating asymmetry indexes of silver birch leaves for diagnostics of plant communities under technogenic pollution. *Russ J Plant Physiol.* 2015;62(3):340-348. doi: [10.1134/S1021443715030085](https://doi.org/10.1134/S1021443715030085)
7. Hagen SB, Ims RA, Yoccoz NG, Sorlibraten O. Fluctuating asymmetry as an indicator of elevation stress and distribution limits in mountain birch (*Betula pubescens*). *Plant Ecology.* 2008;195(2):157-163. doi: [10.1007/s11258-007-9312-y](https://doi.org/10.1007/s11258-007-9312-y)
8. Tsandekova OL, Neverova OA. Influence of motor transport emissions on the wood plants leaves pigmentary complex. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.* 2010;12(1-3):853-856. In Russian
9. Scoffoni C, Vuong C, Diep S, Cochard H, Sack L. Leaf shrinkage with dehydration: coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance. *Plant Physiol.* 2014;164(4):1772-1788. doi: [10.1104/pp.113.221424](https://doi.org/10.1104/pp.113.221424)
10. Sazonova TA, Pozdnyakova SV, Pridacha VB. Water regime features of *Betula pendula* (Betulaceae) with normal and abnormal trunk wood structure in the ontogeny. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal.* 2012;11:1435-1447. In Russian
11. Kulagin AYu, Giniyatullin RKH. Water deficit of wood plants in different environmental conditions. *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Novaya seriya. Seriya khimiya, biologiya, ekologiya – Izvestiya of Saratov University. New Series. Series: Chemistry. Biology. Ecology.* 2015;15(3):57-64. In Russian
12. Amosova IB, Feklistov PA. Distribution of a moisture on section of a trunk in *Betula pendula*. *Lesnoy vestnik – Forestry Bulletin.* 2010;3(72):97-100. In Russian
13. Belyaeva YuV. Results water-holding capacity of the leaf blades *Betula pendula* Roth, growing under anthropogenic impact (illustrated g.o. Tolyatti). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.* 2014;16(5-5):1654-1659. In Russian
14. Suntsova LN, Inshakov EM, Kozik EV. Assessment of urban environment state by phytoindication method (based on example of Krasnoyarsk). *Lesnoy zhurnal – Forestry Journal.* 2011;4:29-32. In Russian
15. Chukina NV, Filimonova EI, Fayruzova AI, Borisova GG. Morphological and physiological features of *Betula pendula* Roth growing on ash dumps of the middle Urals. *Proceedings of Petrozavodsk State University. Biological Sciences.* 2016;6(159):68-75. In Russian
16. Malyy praktikum po fiziologii rasteniy [Small workshop on plant physiology]. Mokronosov AT, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1994. 184 p. In Russian
17. Neverova OA. Praktikum po biokhimii [Workshop on biochemistry]. Kemerovo: Kemerovo Institute of Food Industry Publ.; 2005. 69 p. In Russian
18. Korenskaya IM, Ivanovskaya NP, Izmalkova IE. Lekarstvennye rasteniya i lekarstvennoe rastitel'noe syr'e, soderzhashchie antratsenproizvodnye, prostye fenoly, lignany, dubil'nye veshchestva [Medicinal plants and medicinal plant raw materials containing anthracene derivatives, simple phenols, lignans, and tannins]. Voronezh: Voronezh State University Publ.; 2007. pp. 50-51. In Russian
19. Bates LE, Waldren RP, Teare ID. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil.* 1973;39:205-207. doi: [10.1007/BF00018060](https://doi.org/10.1007/BF00018060)
20. Voskresenskaya OL, Alyabysheva EA, Polovnikova MG. Bol'shoy praktikum po bioekologii: uchebnoe posobie [A large workshop on bioecology: A tutorial]. Yoshkar-Ola: Mari State University Publ.; 2006. pp. 66-67. In Russian

21. Filiptsova GG, Smolich II. Biokhimiya rasteniy: metodicheskie rekomendatsii [Biochemistry of plants: methodical recommendations]. Minsk: Belarusian State University Publ.; 2004. pp. 6-7. In Russian
22. Chudinova LA, Orlova NV. Fiziologiya ustoychivosti rasteniy [Physiology of plant resistance]. Perm: Perm State University Publ.; 2006. 124 p. In Russian
23. Yakovets OG. Fitofiziologiya stressa [Phytophysiology of stress]. Minsk: Belarusian State University Publ.; 2009. 101 p. In Russian
24. Baena GE, Rolland F, Thevelein JM, Sheen JA. Central integrator of transcription network in plant stress and energy signaling. *Nature*. 2007;448:938-942.
25. Milyutina IL, Sudachkova NE, Romanova LI. Response of the antioxidant system of light-demanding and shade-bearing pine species to phytocenotic stress. *Contemp. Probl. Ecol*. 2013;6(2):149-155. doi: [10.1134/S199542551302011X](https://doi.org/10.1134/S199542551302011X)
26. Verbruggen N, Hermans C. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*. 2008;35:753-759. doi: [10.1007/s00726-008-0061-6](https://doi.org/10.1007/s00726-008-0061-6)
27. Kolmogorova EYu, Neverova OA. The effect of some components of the antioxidant system on the resistance of woody plants growing under the conditions of coal pit waste dump. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta – Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2015;9(131):61-65. In Russian
28. Garifzyanov AR, Ivanishchev VV, Muzafarov EN. Otsenka ustoychivosti *Betula pendula* Roth pri proizrastanii na tekhnogenno zagryaznennykh territoriyakh [Evaluation of the stability of *Betula pendula* Roth when growing on technologically contaminated territories]. *Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Natural Sciences*. 2011;2:315-324. In Russian
29. Balandaykin ME. Correlation of the content of ascorbic acid in the assimilation apparatus *Betula pendula* Roth. with agent by pathological. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ya – Chemistry of Plant Raw Material*. 2014;1:153-157. In Russian

Received 26 January 2017; Revised 17 April 2017;

Accepted 26 April 2017; Published 15 June 2017

Author info:

Tsandekova Oksana L, Cand. Sci. (Agric.), Researcher of the Laboratory of Ecological Biomonitoring, Federal Research Center for Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, "Institute of Human Ecology" (Kemerovo), 10 Leningradskiy Ave., Kemerovo 650065, Russian Federation.

E-mail: zandekova@bk.ru

Kolmogorova Elena Yu, Cand. Sci. (Biol.), Researcher of the Laboratory of Ecological Biomonitoring, Federal Research Center for Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, "Institute of Human Ecology" (Kemerovo), 10 Leningradskiy Ave., Kemerovo 650065, Russian Federation.

E-mail: kolmogorova_elena@bk.ru