

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2017

№ 40

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: kulizhskiy@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); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок); **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 ветеринарных 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 15.12.2017 г. Формат 70х108 $\frac{1}{16}$. Усл. печ. л. 19,8. Тираж 250 экз. Заказ № 2898. Цена свободная.

Дата выхода в свет 26.12.2017 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 research papers (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)

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),

Mineeva NM (Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, 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 15.12.2017. Format 70x108^{1/16}. Conventional printed sheets 19,8. Circulation - 250 copies. Orders N 2898.

Free price. Date of publication 26.12.2017.

36 Lenin Ave, 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

Рязанов С.С., Иванов Д.В., Кулагина В.И., Сахабиев И.А.

Содержание и подвижность кадмия, кобальта и цинка
в гумусовых горизонтах почв Республики Татарстан6

Середина В.П., Двуреченский В.Г., Пронина И.А., Акинина А.Н.

Вещественный состав эмбриоземов, формирующихся на отвалах
железородных месторождений юга Западной Сибири.....25

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Козлов А.В., Куликова А.Х., Уромова И.П. Влияние высококремнистых пород
(диатомита, цеолита и бентонитовой глины) на активность олиготрофного
и автохтонного микробного пула дерново-подзолистой почвы.....44

БОТАНИКА

Валуйских О.Е., Дубровский Ю.А., Кулюгина Е.Е., Канев В.А.

Редкие растения окрестностей г. Хальмерсале (Северный Урал):
эколого-фитоценотическая приуроченность, структура популяций, охрана66

Таловская Е.Б. Поливариантность онтогенеза

Thymus mugodzharcicus (Lamiaceae) подушковидной жизненной формы.....88

Чепинога В.В., Солодянкина С.В., Иванова В.П. Особенности распространения
некоторых культивируемых древесных растений в историческом центре
города Иркутска (Восточная Сибирь).....102

ЗООЛОГИЯ

Вартапетов Л.Г., Железнова Т.К. Пространственная организация населения
птиц Притымыя.....116

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Аверьянова И.В., Максимов А.Л. Особенности сердечно-сосудистой системы
и вариабельности кардиоритма у юношей Магаданской области с различными
типами гемодинамики132

Киприянова К.Е., Типисова Е.В., Горенко И.Н. Эндокринные аспекты
репродуктивной функции у мужчин 22–35 лет – постоянных жителей
Крайнего Севера и г. Архангельска.....150

ЭКОЛОГИЯ

Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В. Особенности пространственного
распределения донных сообществ равнинной реки бассейна Средней Волги.....163

Николаева С.А., Белова М.Н. Фитоценотическая оценка местообитаний
в местах схода селей и лавин в верховьях р. Актру.....181

Степанова В.А., Волкова И.И. Генезис некоторых верховых болот лесостепи
Западной Сибири (на примере Николаевского р-на).....202

Чемагин А.А. Особенности летнего распределения рыб в акватории
Горнослинкинской зимовальной русловой ямы реки Иртыш224

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

Ryazanov SS, Ivanov DV, Kulagina VI, Sahabiev IA. Total content and mobility of cadmium, cobalt and zinc in humus horizons of soils in the Republic of Tatarstan.....	6
Seredina VP, Dvurechenskiy VG, Pronina IA, Akinina AN. Material composition of embriozems developing on dumps of iron ore deposits in the south of Western Siberia.....	25

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

Kozlov AV, Kulikova AH, Uromova IP. Effect of high-siliceous rocks (diatomite, zeolite and bentonite clay) on the activity of the oligotrophic and autochthonous microbial pool in sod-podsolic soil	44
---	----

BOTANY

Valuyskikh OE, Dubrovskiy YuA, Kulyugina EE, Kanev VA. Rare plants of Halmersale mountain vicinities (Northern Urals): Eco-phytocoenotic preferences, population structure and protection	66
Talovskaya EB. Polyvariance of <i>Thymus mugodzharcus</i> (Lamiaceae) ontogeny of the cushion-like life form	88
Chepinoga VV, Solodyankina SV, Ivanova VP. Distribution peculiarities of some cultivated woody plant species in the historic center of Irkutsk (East Siberia).....	102

ZOOLOGY

Vartapetov LG, Zheleznova TK. Spatial organization of bird communities of Prytymye.....	116
--	-----

HUMAN & ANIMALS PHYSIOLOGY

Averyanova IV, Maksimov AL. Cardiovascular profiles and heart rate variability observed in young male residents of Magadan region having different hemodynamic types.....	132
Kipriyanova KE, Tipisova EV, Gorenko IN. Endocrine aspects of reproductive function in men (aged 22-35 years) - residents of the Far North and Arkhangelsk.....	150

ECOLOGY

Zinchenko TD, Shitikov VK, Golovatyuk LV. Spatial distribution features of bottom communities of a plain river in the Middle Volga river basin.....	163
Nikolaeva SA, Belova (Dirks) MN. Phytocoenotic assessment of ecotopes on avalanche tracks and debris flow deposits in the Aktru river upper reaches	181
Stepanova VA, Volkova II. Genesis features of the Nikolaevka ryam in the forest-steppe of Western Siberia	202
Chemagin AA. Patterns of summer distribution of fish in the water area of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression of the Irtysh River.....	224

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.4

doi: 10.17223/19988591/40/1

С.С. Рязанов¹, Д.В. Иванов¹, В.И. Кулагина¹, И.А. Сахабиев²

¹ Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, г. Казань, Россия

² Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия

Содержание и подвижность кадмия, кобальта и цинка в гумусовых горизонтах почв Республики Татарстан

Проведено геохимическое обследование загрязнения почв Республики Татарстан кадмием, кобальтом и цинком. На обследуемой территории отобрано 170 образцов гумусовых горизонтов различных типов почв. С помощью метода регрессионных деревьев изучена структура зависимости содержания и подвижности тяжелых металлов от почвенных компонентов и свойств (органическое вещество, физическая глина, Fe, Mn, pH). Установлен региональный фоновый уровень металлов в гумусовых горизонтах почв: Cd ($0,44 \pm 0,24$ мг/кг), Co ($10,4 \pm 3,6$ мг/кг) и Zn ($43,3 \pm 12,8$ мг/кг). Показано, что геохимические зоны повышенного содержания Cd, Co и Zn в почвах приурочены к восточной части Предкамья и северо-западу Предволжья. Для Cd и Zn отсутствуют значимые свидетельства антропогенного привноса, связанного непосредственно с сельскохозяйственной деятельностью. Обнаружено статистически значимое ($p \leq 0,05$) различие коэффициентов подвижности Co и Zn между естественным и сельскохозяйственным типом землепользования большинства типов почв. Наибольший уровень загрязнения кадмием и цинком наблюдается в урбаноземах на территории городов Альметьевск, Набережные Челны и Казань. В отношении содержания кобальта городские почвы характеризуются как незагрязненные. В результате проведенного исследования установлено, что цинк в гумусовых горизонтах проявляет сидерофильные свойства с вариациями между типами землепользования. Поведение и общее содержание кадмия в почвах сильно варьирует между типами почв: в естественных почвах проявляются сидерофильные и органофильные свойства кадмия, в сельскохозяйственных почвах также наблюдается его сродство с марганцем. Показано, что кобальт имеет общую для всех типов почв структуру геохимических связей и проявляет преимущественно сидерофильные и манганотрофильные свойства.

Ключевые слова: тяжелые металлы; почвы; оценка загрязнения; геоэкология.

Введение

Изучение качества почвы не только позволяет оценить последствия человеческой деятельности, но является необходимым этапом для устойчивого

развития и сохранения истощаемых почвенных ресурсов [1]. Проблема загрязнения почв тяжелыми металлами накладывает ограничения на решение целого ряда практических задач: развитие органического земледелия и агротуризма, ведение сельскохозяйственной деятельности и т.п. [2].

В современных условиях существует два источника тяжелых металлов в почвах: естественный привнос в результате выветривания почвообразующих пород и антропогенные источники, такие как транспорт, предприятия промышленности, сельскохозяйственное использование земель [3, 4]. Последние десятилетия наблюдается снижение антропогенных выбросов тяжелых металлов в окружающую среду. Так, выбросы кадмия для стран Европы в период с 1990 по 2003 г. снизились почти в два раза – с 485 до 257 т; свинца – с 35 до 8,6 кт, ртути – с 413 до 195 т [5]. Несмотря на это, опасность загрязнения почв металлами по-прежнему остро стоит в индустриально развитых странах, что связано с их аккумуляцией в верхнем почвенном горизонте [6].

Попадая в почву, тяжелые металлы закрепляются в верхнем почвенном слое гумусовыми веществами, глинистыми минералами, карбонатами и минералами с переменным зарядом (оксиды Fe, Mn, Al и др.) [7]. Сочетание данных компонентов в почвенном теле определяет удерживающую способность почвы и, как следствие, биодоступность металлов [8]. Дополнительным эффектом накладывается антропогенный фактор почвообразования: сельскохозяйственная деятельность вследствие изменения почвенных свойств влияет на аккумуляцию и мобильность тяжелых металлов и вместе с тем является дополнительным их источником [9].

Цель работы – дать оценку территории Республики Татарстан в отношении фонового содержания и уровня загрязнения почв кадмием, кобальтом и цинком с учетом почвенно-геохимических взаимодействий в условиях различных типов землепользования.

Материалы и методики исследования

Область исследования. Исследование проведено в пределах Республики Татарстан, расположенной на территории Среднего Поволжья (55°20'36,1"N; 50°47'31,7"E), на площади 67 847 кв. км. Климат региона умеренно континентальный с небольшими различиями в пределах отдельных физико-географических районов. Средняя годовая температура воздуха составляет 2,0–3,1°C, годовая сумма осадков – 460–540 мм. Рельеф – возвышенная ступенчатая равнина, расчлененная густой сетью речных долин [10]. Почвенный покров согласно классификации 1977 г. представлен следующими основными типами: подзолистые (17%), серые лесные (32,4%), черноземы (39,7%), дерново-карбонатные (3,1%). В пределах республики выделяют несколько основных типов землепользования: земли сельскохозяйственного назначения (67%), земли населенных пунктов (5,2%), земли водного фонда (6,5%), земли особо охраняемых территорий (0,5%) и земли лесного фонда (18,0%) [11].

Промышленный профиль республики определяют нефтегазохимический комплекс, машиностроительные предприятия, предприятия радио- и электроприборостроения. Главные промышленные центры республики – города Казань, Набережные Челны, Нижнекамск, Зеленодольск, Елабуга [12].

Почвенные данные. Всего на территории республики за период 2013–2014 гг. обследовано 1170 точек (рис. 1). Отбор проб проведен на расстоянии не менее 200 м от ближайшей дороги. Глубина отбора почвенных образцов составляла 0–20 см. В почвенных образцах по стандартным методикам определяли следующие показатели: содержание гумуса по Тюрину, гранулометрический состав, pH водной вытяжки. Валовое содержание Cd, Co, Zn, а также Fe и Mn определялось после экстракции 5-молярной азотной кислотой [13]. Извлечение подвижных форм Cd, Co, Zn выполнено ацетатно-аммонийным буферным раствором с pH 4,8 [14]. Конечное определение металлов в растворе проведено атомно-абсорбционным методом на приборе AAnalyst-400 Perkin Elmer (США).

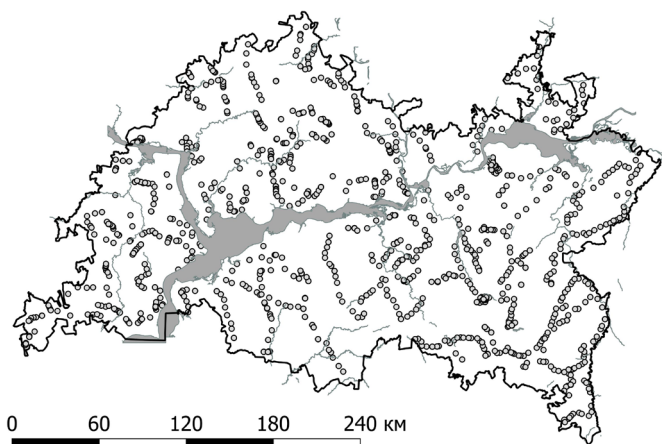


Рис. 1. Расположение точек отбора образцов на территории Республики Татарстан
[Fig. 1. Location of sampling sites in the territory of the Republic of Tatarstan]

Тип землепользования устанавливали согласно месту отбора почвенных образцов: (1) с/х – почвы сельскохозяйственного использования, (2) естественный – почвы, не используемые в сельскохозяйственной деятельности (целинные и лесные почвы), (3) урбанизированный – образцы отобраны на территории городов. Распределение образцов по почвенным типам и условиям землепользования представлено в табл. 1. Подзолистые (Р), аллювиальные дерновые насыщенные (Adn) и аллювиальные луговые насыщенные (Aln) почвы представлены в основном естественным типом землепользования (см. табл. 1). Большинство образцов черноземов (Ch), серых лесных (L) и дерново-карбонатных почв (Dk) представлено пахотными горизонтами земель сельскохозяйственного назначения. Городские почвы объединены в тип урбаноземов (U).

Таблица 1 [Table 1]

Количество образцов по типам землепользования
[Number of samples according to land use type]

Тип почвы [Soil type]	Тип землепользования [Land use type]		
	естественный [natural]	с/х [agricultural]	урбанизированный [urban]
P	38	8	0
L	155	367	0
Ch	31	217	0
Dk	55	110	0
Adn	61	4	0
Aln	29	7	0
U	0	0	74

Примечание. P – Подзолистая; L – Серая лесная; Ch – Чернозем; Dk – Дерново-карбонатная; Adn – Аллювиальная дерновая насыщенная; Aln – Аллювиальная луговая насыщенная; U – Урбанозем.

[Note. P - Podzol; L - Gray forest; Ch - Chernozem; Dk - Soddy-carbonate; Adn - Saturated alluvial soddy; Aln - Saturated alluvial meadow; U - Urbanozem].

Оценка регионального геохимического фона и расчет индексов загрязнения. Оценка фоновый уровня – необходимый этап в изучении загрязнения природных сред, включая почвы, тяжелыми металлами. Несмотря на важность, эта задача может вызывать определенные трудности, связанные с выбором значения, которое можно считать фоном. К тому же геохимический фоновый уровень является скорее диапазоном значений, а не неким абсолютным числом [15]. В нашей работе использован статистический (непрямой) метод медианного абсолютного отклонения (median absolute deviation, MAD), устойчивый к нарушениям нормальности распределения значений [3]. В этом случае диапазон фоновых значений оценивается как $Me \pm 2MAD$ ($MAD = Me(|X_i - Me(X)|)$).

Для оценки степени загрязнения в работе использован однофакторный индекс загрязнения [1]. Также часто используется название «коэффициент концентрации». Индекс загрязнения вычисляется как отношение содержания элемента в почвенном образце (C_p , мг/кг) к фоновому уровню (S_p , мг/кг), за который в данном случае принимался верхний порог фонового диапазона $Me + 2MAD$:

$$P_i = C_i / S_i. \quad (1)$$

Деревья регрессии. Количественная оценка влияния почвенных компонентов и факторов почвообразования на содержание и подвижность тяжелых металлов необходима для задач мониторинга и экологического моделирования. В то же время подобный анализ значительно ограничен сложностью взаимодействий в почвенной системе [16]. Деревья регрессии хорошо подходят для моделирования сложных, в том числе нелинейных, взаимодействий между исследуемым параметром и независимыми переменными [17]. Результатом при-

менения метода деревьев регрессии являются легко интерпретируемые модели, представляющие собой набор правил вида «если... то...». Недостатком метода деревьев регрессии является то, что они обладают высоким параметром дисперсии, а это означает, что существует множество реализаций дерева регрессии, дающих одинаковый результат, а добавление или удаление дополнительных данных способно коренным образом изменить структуру дерева [17].

Использованное ПО. Статистический анализ данных проводился с помощью пакета R Core Team [18]. Вариограммный анализ и пространственная интерполяция выполнены при помощи пакета gstat [19], метод деревьев регрессии – при помощи пакета tree [20]. Финальное оформление карт реализовано в геоинформационной системе QGIS [21].

Результаты исследования и обсуждение

Cd, Co и Zn в почвах. Описательная статистика рассматриваемых показателей представлена в табл. 2. Поскольку в схеме отбора почвенных образцов наблюдается выраженная кластеризованность (особенно плотно точки сгруппированы на территории городов, см. рис. 1), то для получения несмещенных оценок среднего и дисперсии использован метод полигональной декластеризации значений [22]. Все показатели гумусовых горизонтов имеют отличное от нормального распределение, поэтому для дальнейшего анализа использовались непараметрические критерии. Высокие значения коэффициентов вариации почвенных параметров связаны с неоднородностью почвенно-биоклиматических условий территории.

Среднее содержание Co в почвах Татарстана превышает общемировые оценки для почв: 8 мг/кг – по А.П. Виноградову, 10 мг/кг – по данным С. Rieman и P. de Caritat [23–24]. Содержание Cd также несколько превышает кларки для почв мира – 0,3 мг/кг [24], а среднее содержание Zn в гумусовых горизонтах почв РТ ниже мировых оценок – 50 мг/кг по Виноградову и 70 мг/кг по данным Rieman и Caritat [23–24]. Стоит отметить, что используемая в работе экстракция металлов из почв 5н HNO₃ не всегда позволяет оценивать полученные валовые значения как абсолютные. Чаще говорят об общих формах металлов, доля которых в зависимости от геохимических свойств элементов и характера органо-минеральной матрицы почв может составлять 50–75% и менее от их фактических концентраций, получаемых при экстракции сильными кислотами. Однако применение данной вытяжки характерно для природоохранных служб РФ при оценке уровня общего загрязнения почв и донных отложений металлами, что делает полученные нами значения актуальными с практической точки зрения.

Для оценки пространственного распределения концентраций рассматриваемых металлов в верхнем почвенном горизонте проведена интерполяция значений методом ординарного кригинга с корректировкой сглаживающего эффекта [25]. Параметры моделей вариограмм представлены в табл. 3.

Таблица 2 [Table 2]
Описательная статистика почвенных свойств
[Descriptive statistics of soil parameters]

Показатель [Parameters]	Min	Max	Me	Mean	SD	SV	Shapiro test
Со вал. (мг/кг) [Co tot. (mg/kg)]	0,3	96,3	10,6	11,8	5,8	49,6	W = 0,77, p < 0,05
Со подв. (мг/кг) [Co mob. (mg/kg)]	0,00	0,79	0,10	0,12	0,08	72,6	W = 0,86, p < 0,05
Со подв./Со вал. [Co mob./Co tot.]	0,000	0,213	0,009	0,013	0,02	117,3	W = 0,60, p < 0,05
Cd вал. (мг/кг) [Cd tot. (mg/kg)]	0,04	1,98	0,36	0,40	0,21	51,4	W = 0,91, p < 0,05
Cd подв. (мг/кг) [Cd mob. (mg/kg)]	0,00	0,45	0,07	0,08	0,05	68,4	W = 0,81, p < 0,05
Cd подв./Cd вал. [Cd mob./Cd tot.]	0,00	0,97	0,19	0,08	0,15	68,7	W = 0,88, p < 0,05
Zn вал. (мг/кг) [Zn tot. (mg/kg)]	6,1	244,2	43,9	43,7	10,9	25,0	W = 0,76, p < 0,05
Zn подв. (мг/кг) [Zn mob. (mg/kg)]	0,01	169,69	0,66	1,51	4,73	313,8	W = 0,18, p < 0,05
Zn подв./Zn вал. [Zn mob. /Zn tot.]	0,00	0,87	0,02	0,03	0,06	200,3	W = 0,37, p < 0,05
Гумус [Humus], %	0,2	16,2	5,5	5,4	2,75	50,1	W = 0,98, p < 0,05
Физ. глина (%) [Physical clay (%)]	3,4	73,6	41,3	41,2	13,32	30,8	W = 0,98, p < 0,05
pH водн. [pH H ₂ O]	4,8	8,8	7,0	7,0	0,75	10,2	W = 0,98, p < 0,05
Fe вал. (мг/кг) [Fe tot. (mg/kg)]	775	89830	17980	20312	9120	44,9	W = 0,83, p < 0,05
Mn вал. (мг/кг) [Mn tot. (mg/kg)]	49,8	3344,4	601,2	678,5	348	51,3	W = 0,81, p < 0,05

Примечание. Min – минимальное значение выборки; Max – максимальное значение; Me – медиана выборки; Mean – выборочное среднее; SD – стандартное отклонение; CV – коэффициент вариации.
[Note. Min - Minimal sample value; Max - Maximal sample value; Me - Sample median; Mean - Sample mean; SD - Standard Deviation; CV - Coefficient of variation].

Таблица 3 [Table 3]
Параметры вариограмм для пространственной интерполяции
[Variogram parameters for spatial interpolation]

Элемент [Element]	Модель [Model]	Ошибка подгонки [Fitting error]	Размах (км) [Range (km)]	Nugget	Sill	Nugget/Sill	Анизотропия [Anisotropy]	
							гл. напр. [main dir.]	коэф. [coef.]
Cd	Sph	2,29 E-07	110,0	0,62	1,02	0,61	NE-SW	0,6
Co	Sph	3,37 E-07	186,6	0,33	1,17	0,29	NE-SW	0,6
Zn	Sph	3,22 E-08	204,9	0,79	1,07	0,74	NE-SW	0,6

Пространственная структура валового содержания данных тяжелых металлов описывается анизотропными сферическими вариограммами,

размах автокорреляции в побочном направлении NW–SE меньше почти в два раза и составляет 66, 112 и 123 км для Cd, Co и Zn соответственно (см. табл. 3). Соотношение nugget/sill всех элементов меньше 75%, что говорит о средней силе пространственной структуры. Одной из причин, по видимому, является малая плотность точек отбора образцов [26]. Итоговые карты пространственной вариабельности содержания Cd, Co и Zn представлены на рис. 2.

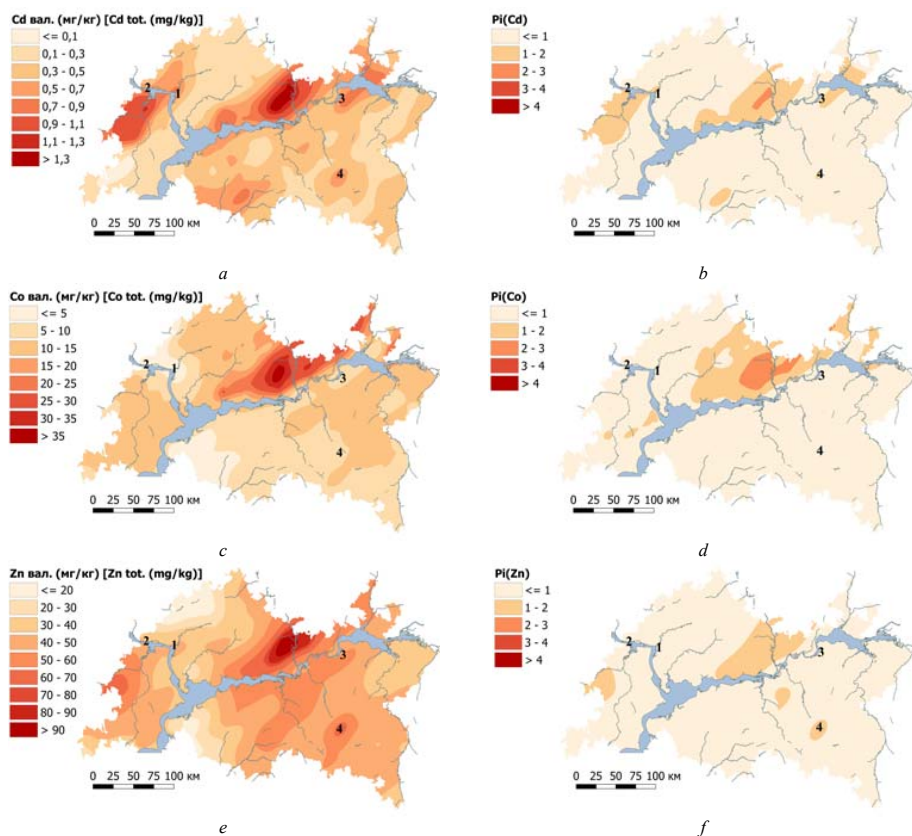


Рис. 2. Пространственное распределение валового содержания и индекса загрязнения металлов в почвах РТ. Цифрами на карте обозначено расположение городов: 1 – Казань; 2 – Зеленодольск; 3 – Набережные Челны; 4 – Альметьевск

[Fig. 2. Spatial variability of total metal content and pollution index in soils of the Republic of Tatarstan. The location of cities is indicated by numbers: 1 - Kazan (55°47'18"N; 49°8'53"E); 2 - Zelenodolsk (55°50'8"N; 48°32'35"E); 3 - Naberezhnye Chelny (55°44'25"N; 52°24'22"E); 4 - Almet'yevsk (54°54'27"N; 52°20'29"E)]

На исследуемой территории наблюдается две зоны повышенного содержания тяжелых металлов в почвах – восточная часть Предкамья и северо-запад Предволжья (см. рис. 2, а, с, е). В случае кадмия и цинка области повышенных значений также приурочены к крупным промышленным городам республики: Казань – в северо-западной части, Набережные Челны – в северо-восточной части и Альметьевск – в юго-восточной части (см. рис. 2, а, е).

Почвенный тип, согласно генетической почвенной классификации, определяет почвы, развивающиеся в однотипно-сопряженных биологических, климатических и гидрологических условиях, на определенной группе почвообразующих пород [27]. Будучи интегральным показателем условий окружающей среды, тип почвы также определяет общее содержание и подвижность тяжелых металлов в почвах. Непараметрический дисперсионный анализ по Краскелу–Уоллису показал наличие значимых различий между типами почв как по валовому содержанию, так и по коэффициенту подвижности всех рассматриваемых металлов (табл. 4). Валовое содержание Cd в гумусовых горизонтах возрастает в ряду почв $Adn =_{(p=1,0)} Ch <<_{(p<0,01)} Dk =_{(p=0,1)} Aln =_{(p=0,1)} L =_{(p=0,1)} P <_{(p=0,03)} U$, где в скобках указана значимость различий между соседними почвенными типами согласно попарному сравнению по тесту Данна. Наибольшее значение коэффициента подвижности кадмия (более 20%) наблюдается в подзолистых и аллювиальных дерновых насыщенных почвах, для которых соотношение Cd подв./Cd вал. значительно превышает значения остальных типов ($p = 1,0$).

Ряд типов почв, ранжированный по содержанию Zn, имеет вид: $P =_{(p=1,0)} Adn <<_{(p<0,01)} Ch =_{(p=1,0)} L <<_{(p<0,01)} Dk =_{(p=1,0)} Aln =_{(p=1,0)} U$. Наименьшей подвижностью цинка в гумусовых горизонтах обладают черноземы и дерново-карбонатные почвы, наибольшая наблюдается в подзолистых и городских почвах: $Ch <<_{(p<0,01)} Dk <<_{(p<0,01)} L =_{(p=0,06)} Aln =_{(p=0,88)} Adn <_{(p=0,03)} P =_{(p=0,88)} U$.

Валовое содержание кобальта имеет минимум в урбаноземах, что подтверждает отсутствие загрязнения данным элементом на территории промышленных центров республики (см. рис. 2, с). Содержание Co возрастает в ряду: $U <<_{(p<0,01)} P =_{(p=1,0)} Adn =_{(p=0,74)} Aln =_{(p=1,0)} Ch <<_{(p<0,01)} Dk =_{(p=1,0)} L$. Коэффициент подвижности кобальта не имеет значимых различий между зональными почвами и отличается лишь для городских и аллювиальных дерновых почв: $Dk =_{(p=0,51)} Ch =_{(p=1,0)} P =_{(p=1,0)} L =_{(p=1,0)} Aln <<_{(p<0,01)} U =_{(p=0,22)} Adn$.

Согласно критерию Уилкоксона влияние сельскохозяйственной деятельности на валовое содержание кадмия в почвах проявляется лишь для серых лесных ($W = 37116, p < 0,01$) и дерново-карбонатных почв ($W = 3591,5, p = 0,02$): образцы, отобранные из пахотных горизонтов сельскохозяйственных угодий, обладают более низкой концентрацией кадмия, чем образцы гумусовых горизонтов естественных почв (рис. 3, а). Коэффициент подвижности Cd при этом имеет значимые различия между типами землепользования только в случае аллювиальных луговых почв ($W = 164, p = 0,01$) (см. рис. 3, б).

Содержание кобальта, наоборот, выше при сельскохозяйственном использовании подзолистых ($W = 228$, $p = 0,03$) и серых лесных ($W = 32674$, $p = 0,01$) почв, что может быть свидетельством антропогенного привноса данного металла с основными и микроудобрениями (рис. 3, с). Коэффициент подвижности кобальта значимо ниже в сельскохозяйственных используемых землях применительно к подзолистым ($W = 228$, $p = 0,03$), серым лесным ($W = 32674$, $p = 0,01$), аллювиальным дерновым насыщенным ($W = 206$, $p = 0,02$) и аллювиальным луговым насыщенным ($W = 141$, $p = 0,02$) почвам (рис. 3, d).

Таблица 4 [Table 4]

Содержание и подвижность Cd, Co и Zn по типам почв
[Total content and mobility of Cd, Co and Zn according to soil types]

Тип почвы [Soil type]	Min	Me	Max	Min	Me	Max
	Cd вал. [Cd tot.]			Cd подв./Cd вал. [Cd mob./Cd tot.]		
P	0,15	0,41	0,94	0,000	0,231	0,667
L	0,04	0,38	1,30	0,000	0,175	0,963
Ch	0,04	0,30	1,98	0,020	0,185	0,889
Dk	0,08	0,34	1,08	0,000	0,188	0,974
Adn	0,05	0,27	1,41	0,000	0,266	0,800
Aln	0,10	0,36	1,35	0,022	0,190	0,476
U	0,13	0,55	1,20	0,023	0,188	0,956
	Co вал. [Co tot.]			Co подв./Co вал. [Co mob./Co tot.]		
P	1,35	9,24	26,42	0,000	0,009	0,103
L	2,43	11,45	37,47	0,000	0,009	0,103
Ch	3,38	10,31	22,39	0,001	0,009	0,074
Dk	5,14	11,28	41,85	0,000	0,007	0,036
Adn	1,91	9,57	27,70	0,001	0,014	0,127
Aln	3,31	10,13	23,90	0,001	0,008	0,075
U	0,30	7,21	11,75	0,001	0,022	0,213
	Zn вал. [Zn tot.]			Zn подв./Zn вал. [Zn mob./Zn tot.]		
P	7,36	36,62	82,66	0,011	0,066	0,382
L	13,87	43,66	85,29	0,002	0,021	0,173
Ch	19,09	43,29	62,22	0,000	0,007	0,089
Dk	20,02	46,74	73,03	0,000	0,011	0,073
Adn	6,11	37,54	62,49	0,008	0,031	0,216
Aln	17,90	47,42	80,02	0,008	0,028	0,115
U	12,10	48,03	244,19	0,003	0,080	0,870

Статистически значимые различия по содержанию цинка при сравнении типов землепользования наблюдаются для черноземов ($W = 2\ 362$, $p = 0,01$) и серых лесных ($W = 33\ 990$, $p < 0,01$) почв (рис. 3, e). Сельскохозяйственная деятельность снижает подвижность цинка почти во всех типах почв: серых лесных ($W = 42\ 849$, $p < 0,01$), черноземах ($W = 4\ 053$, $p = 0,03$), дерново-карбонатных ($W = 3\ 959$, $p = 0,01$) и аллювиальных дерновых насыщенных ($W = 197$, $p = 0,04$) (см. рис. 3, f).

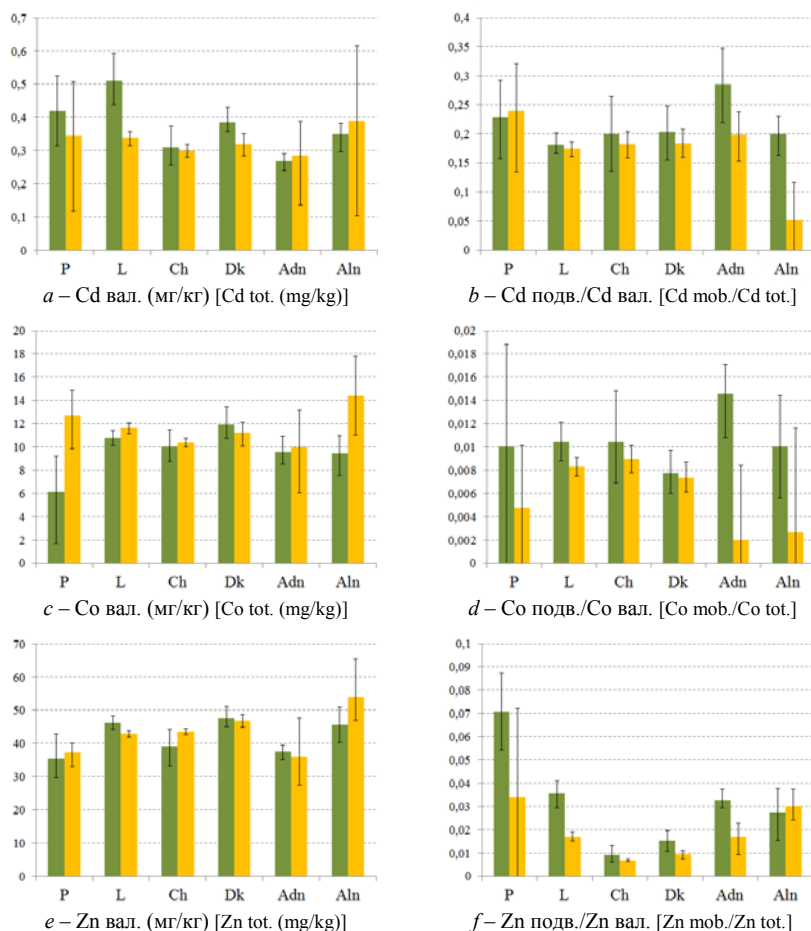


Рис. 3. Валовое содержание и подвижность (медианные значения) Cd, Co и Zn в почвах при различных типах землепользования: зеленым цветом обозначен естественный ТЗ, оранжевым – с/х ТЗ; «усами» на графиках обозначены

95%-ные доверительные интервалы

[Fig. 3. Total content and mobility of Cd, Co and Zn (medians) in soils under different land use types: Green indicates natural land use, Orange - Agricultural land use; the whiskers on the graphs indicate 95% confidence intervals]

Региональный геохимический фон и оценка загрязнения почв. Для расчета региональных фоновых уровней тяжелых металлов использованы образцы зональных типов почв (подзолистые, серые лесные, черноземы), не затронутых сельскохозяйственной деятельностью. Незональные типы почв (дерново-карбонатные, аллювиальные) исключены для устранения влияния аномальных зон, связанных с выходом карбонатных пород и привнесом с аллювиальными отложениями.

Региональные фоновые уровни тяжелых металлов в почвах, рассчитанные по образцам гумусовых горизонтов, составляют: Cd ($0,44 \pm 0,24$ мг/кг), Co ($10,4 \pm 3,6$ мг/кг) и Zn ($43,3 \pm 12,8$ мг/кг.) Полученные значения $Me \pm 2MAD$ соответствуют региональным нормативам качества почв, утвержденным в Республике Татарстан [28].

На основе верхнего порога фоновых значений рассчитаны коэффициенты концентрации металлов в почвах, численные значения которых характеризуют тот или иной уровень загрязнения (см. рис. 2, *b, d, f*). Пространственный анализ полученных данных указывает на дифференциацию территории республики по уровню относительного накопления в почвах рассматриваемых металлов: 86% общей площади республики имеет индекс загрязнения кадмия $P_i \leq 1$ и характеризуется как чистая, 13% площади с индексом $1 < P_i \leq 2$ характеризуется как потенциально загрязненная кадмием (см. рис. 2, *b*); 12 и 9% территории характеризуется как потенциально загрязненная кобальтом и цинком соответственно относительно регионального фона (см. рис. 2, *d, f*). Площадь территорий с индексом $P_i > 2$ занимает менее 1% для всех исследуемых металлов. Распределение P_i над фоном по типам землепользования (в процентах от количества полевых точек) представлено в табл. 5.

Таблица 5 [Table 5]

Распределение значений P_i по типам землепользования, %
[P_i values distribution according to land use types, %]

Тип землепользования [Land use type]	$0 < P_i \leq 1$	$1 < P_i \leq 2$	$2 < P_i \leq 3$	$3 < P_i \leq 4$	$4 < P_i \leq 5$
Cd					
Все типы [All types]	86	13,8	0,2	0	0
Естествен. [natural]	81,4	18,4	0,3	0	0
С/х [agricultural]	90,1	9,8	0,1	0	0
Урбан. [urban]	72,6	27,4	0	0	0
Co					
Все типы [All types]	81,8	17,1	1,1	0	0
естествен. [natural]	84,1	15,6	0,3	0	0
с/х [agricultural]	78,5	19,8	1,7	0	0
урбан. [urban]	100	0	0	0	0
Zn					
Все типы [All types]	90,2	9,5	0,2	0,1	0,1
естествен. [natural]	85,5	14,5	0	0	0
с/х [agricultural]	95,7	4,3	0	0	0
урбан. [urban]	64,3	31	2,4	1,2	1,2

Схожие пропорции распределения значений индекса загрязнения между естественным и сельскохозяйственным типом землепользования подтверждает отсутствие значимого антропогенного привноса рассматриваемых металлов, непосредственно связанного с сельскохозяйственной деятельностью. Наибольшее загрязнение кадмием наблюдается в пробах урбаноземов, отобранных на территории городов Набережные Челны и Казань, где P_i достигает 1,8 и 1,5 соответственно. Высокий индекс загрязнения цинком на-

блюдается для почв городов Альметьевск (P_i достигает 4,4), Набережные Челны (P_i достигает 3,2) и Казань (P_i достигает 2,0). В отношении загрязнения кобальтом городские почвы региона характеризуются как чистые ($P_i \leq 1$).

Структура геохимических связей. Взаимодействие тяжелых металлов с почвенными компонентами имеет сложную структуру, которая к тому же осложняется воздействием внешних факторов почвообразования, например типом землепользования. С помощью метода деревьев регрессии оценена структура почвенно-геохимических связей, определяющих содержание и подвижность тяжелых металлов в гумусовом горизонте почв рассматриваемой территории.

Поведение и общее содержание кадмия в почвах сильно варьирует между типами почв (рис. 4, *a, b*). В аллювиальных дерновых насыщенных почвах и черноземах проявляются манганофильные свойства кадмия (см. рис. 4, *a*). В естественных аллювиальных луговых насыщенных, дерново-карбонатных и подзолистых почвах кадмий ведет себя как сидерофил. В серых лесных почвах и урбаноземах содержание кадмия возрастает с повышением содержания органического вещества и актуальной кислотности. В сельскохозяйственных почвах кадмий проявляет сочетание органофильных, сидерофильных и манганофильных свойств (см. рис. 4, *a*). Диаграмма зависимости Cd подв./Cd вал. от почвенных свойств несколько неоднозначна (см. рис. 4, *b*) и показывает рост подвижности кадмия с увеличением содержания железа. В то же время наблюдается обратная зависимость от содержания соединений марганца. Подобные результаты могут быть следствием низких концентраций кадмия, особенно его обменных и карбонатных форм. Вместе с тем есть свидетельства более тесной ассоциации кадмия с Mn, чем с Fe [29, 30]. Структура геохимических связей кобальта в почвах РТ имеет общий вид для всех рассматриваемых типов почв (рис. 4, *c*). В геохимической классификации Co относят к группе сидерофилов [29]. Зависимость кобальта от присутствия соединений железа сохраняется и в гумусовых горизонтах почв РТ. В слабогумусированных почвах содержание кобальта возрастает с повышением содержания марганца. Соединения последнего являются важным фактором, определяющим соотношение Co подв./Co вал. в гумусовых горизонтах (рис. 4, *d*). Также подвижность кобальта ограничивается содержанием соединений железа и физической глины.

В гумусовых горизонтах почв РТ цинк проявляет сидерофильные свойства: его содержание возрастает с увеличением содержания соединений железа. При этом тип землепользования определяет сродство цинка к различным фазам-носителям. В легких по гранулометрическому составу естественных и сельскохозяйственных почвах проявляется также аддитивная зависимость от содержания марганца. В то же время в образцах городских почв, помимо прямой зависимости от содержания физической глины, цинк проявляет органофильные свойства (рис. 4, *e*). В песчаных почвах цинк высокоподвижен (рис. 4, *f*), а в почвах с более тяжелым ГМС его подвижность ограничивается содержанием соединений марганца.

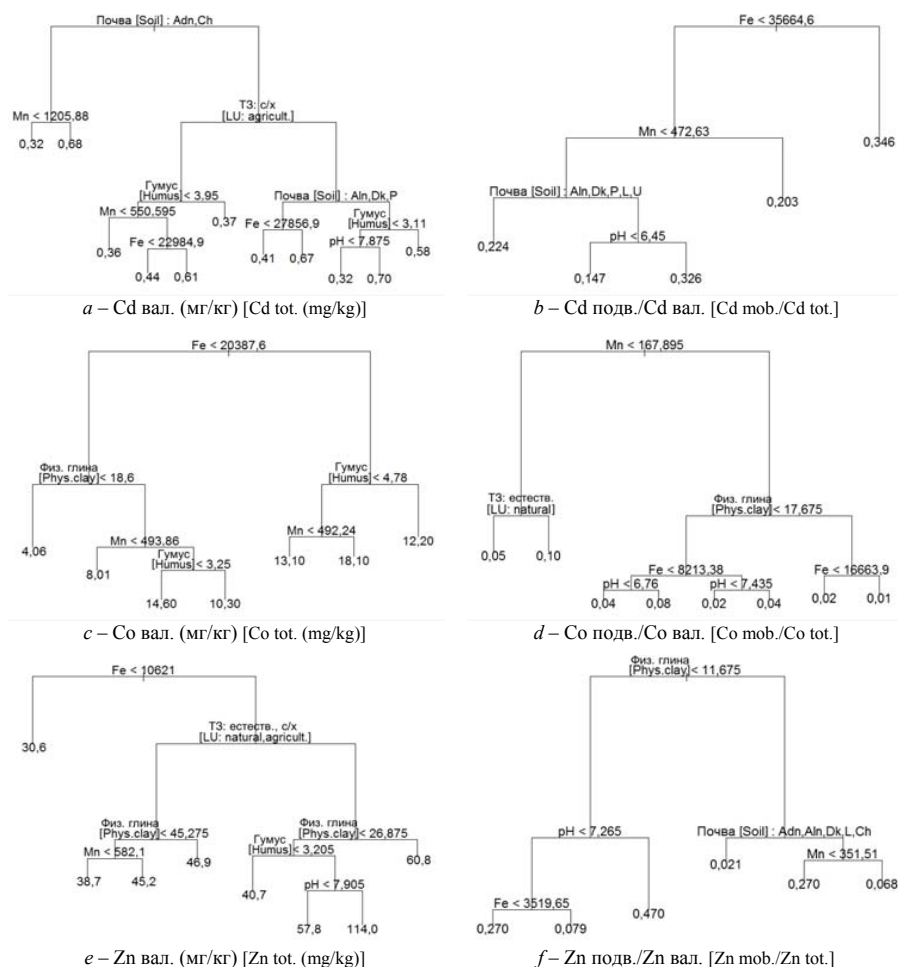


Рис. 4. Структура почвенно-геохимических взаимодействий тяжелых металлов
[Fig. 4. The structure of soil-geochemical interactions of heavy metals]

Заключение

Пространственное распределение содержания тяжелых металлов в гумусовых горизонтах почв Республики Татарстан имеет неоднородный характер: на территории региона выделяется геохимическая зона повышенного содержания Cd, Co и Zn, приуроченная к восточной части Предкамья и северо-западу Предволжья.

Для Cd и Zn отсутствуют значимые свидетельства антропогенного приноса, связанного непосредственно с сельскохозяйственной деятельностью. Цинк в почвах естественного и сельскохозяйственных типов землепользования зависит от содержания физической глины и соединений Fe и Mn, что

совместно с низкими значениями P_i для данных типов землепользования говорит о его преимущественно литогенном происхождении. При отсутствии значимого экзогенного привноса Cd в результате сельскохозяйственной деятельности наблюдаются различия в почвенно-геохимической структуре естественных и сельскохозяйственных почв.

Пахотные горизонты серых лесных и подзолистых почв характеризуются более высокими концентрациями Co, чем образцы гумусовых горизонтов естественных почв, что может быть свидетельством экзогенного привноса данного металла и требует дополнительного подтверждения на малых масштабах. Структура геохимических связей Co с почвенными компонентами имеет общий вид для всех типов почв.

Литература

1. Li W., Zhang X., Wu B., Sun S., Chen Y., Pan W., Zhao D., Cheng S. A Comparative Analysis of Environmental Quality Assessment Methods for Heavy Metal-Contaminated Soils // *Pedosphere*. 2008. № 18 (3). PP. 344–352.
2. Romic M., Hengl T., Romic D., Husnjak S. Representing soil pollution by heavy metals using continuous limitation scores // *Computers & Geosciences*. 2007. № 3. PP. 1316–1326.
3. Esmaeili A., Moore F., Keshavarzi B., Jaafarzadeh N., Kermani M. A geochemical survey of heavy metals in agricultural and background soils of the Isfahan industrial zone, Iran // *Catena*. 2014. № 12. PP. 88–98.
4. Albanese S., De Vivo B., Lima A., Cicchella D., Civitillo D., Cosenza A. Geochemical baseline and risk assessment of the Bagnoli brownfield site coastal sea sediments (Naples, Italy) // *J. Geochem. Explor.* 2010. № 105. PP. 19–33.
5. WHO Regional Office for Europe 2007. Health risks of heavy metals from long-range transboundary air pollution. Scherfigsvej 8, DK-2100 Copenhagen Ø, Denmark, Germany. 2007. 144 p. URL: http://www.euro.who.int/__data/assets/pdf_file/0007/78649/E91044.pdf (accessed: 01.07.2017).
6. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М. : Мир, 1989. 440 с.
7. Violante A., Cozzolino V., Peremolov L., Caporale A.G., Pigna M. Mobility and bioavailability of heavy metals and metalloids in soil environments // *J. Soil. Sci. Plant Nutr.* 2010. № 10 (3). PP. 268–292.
8. Vega F.A., Andrade M.L., Covelo E.F. Influence of soil properties on the sorption and retention of cadmium, copper and lead, separately and together, by 20 soil horizons: Comparison of linear regression and tree regression analyses // *Journal of Hazardous Materials*. 2010. № 174. PP. 522–533.
9. Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в агроландшафте. СПб. : Изд-во ПИЯФ РАН, 2008. 216 с.
10. Атлас Республики Татарстан / под ред. Г.В. Поздняка. СПб. : Иван Федоров, 2005. 216 с.
11. Александрова А.Б., Бережная Н.А., Григорьян Б.Р., Иванов Д.В., Кулагина В.И. Красная книга почв Республики Татарстан / под ред. Д.В. Иванова. Казань : Фолиант, 2012. 192 с.
12. Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан в 2015 году / Министерство экологии и природных ресурсов Республики Татарстан ; под ред. Ф.С. Абдулганиева. Казань, 2015. 505 с.

13. РД 52.18.191-89: Методика выполнения измерений массовой доли кислоторастворимых форм металлов (меди, свинца, цинка, никеля, кадмия) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом. Утв. Государственным комитетом СССР по гидрометеорологии. М., 1990.
14. РД 52.18.289-90: Методика выполнения измерений массовой доли подвижных форм металлов (меди, свинца, цинка, никеля, кадмия, кобальта, хрома, марганца) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом. Утв. Государственным комитетом СССР по гидрометеорологии. М., 1991.
15. Hawkes H., Webb J. Geochemistry in mineral exploration. New York : Harper & Row, 1962. 415 p.
16. Kheir R., Shomar B., Greve M., Greve M. On the quantitative relationships between environmental parameters and heavy metals pollution in Mediterranean soils using GIS regression-trees: the case study of Lebanon // J. Geochem. Explor. 2014. № 147. PP. 250–259.
17. James G., Witten D., Hastie T., Tibshirani R. An introduction to Statistical Learning with Applications in R. New York : Springer-Verlag, 2013. 440 p.
18. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016. URL: <http://www.R-project.org/> (accessed: 05.07.2017).
19. Pebesma E.J. Multivariable geostatistics in S: the gstat package // Computers & Geosciences. 2004. № 30. PP. 683–691.
20. Ripley B. tree: Classification and Regression Trees. R package version 1.0-37. 2016. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=tree> (дата обращения: 05.07.2017).
21. QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation, 2016. URL: <http://qgis.osgeo.org> (accessed: 05.07.2017).
22. Isaaks E., Srivastava R. Applied Geostatistics. New York : Oxford University Press, 1989. 561 p.
23. Добровольский В.В. Основы биогеохимии. М. : ACADEMIA, 2003. 397 с.
24. Reimann C., De Caritat P. Chemical elements in the environment. Berlin : Springer-Verlag, 1998. 398 p.
25. Rezaee H., Asghari O., Yamamoto J.K. On the reduction of the ordinary kriging smoothing effect // Journal of Mining & Environment. 2011. № 2 (2). PP. 102–117.
26. Cambardella C., Moorman T., Novak J., Parkin T., Karlen D., Turco R., Konopka A. Field-Scale Variability of Soil Properties in Central Iowa Soils // Soil Sci. Soc. Am. J. 1994. № 58. PP. 1501–1511.
27. Кауричев И.С., Панов Н.П., Розов Н.Н., Стратонович М.В., Фокин А.Д. Почвоведение. М. : Агропромиздат, 1989. 719 с.
28. Иванов Д.В. Разработка региональных нормативов качества почв по содержанию тяжелых металлов // Геохимия ландшафтов : материалы всерос. науч. конф (Москва, 18–20 октября 2016 г.) / под ред. Н.С. Касимова. М. : Географический факультет МГУ, 2016. С. 232–235.
29. Водяницкий Ю.Н. Тяжелые металлы и металлоиды в почвах. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева РАСХН, 2008. 86 с.
30. Орешкин В.Н., Ульяночкина Т.И., Кузьменкова В.С., Балабко П.Н. Кадмий, свинец и другие металлы в железо-марганцевых конкрециях некоторых пойменных почв // «Fe-конкреции в почвах: состав, генезис, строение : материалы конф. / под ред. Л.О. Карпачевского. Тбилиси : АН ГССР, 1990. С. 33.

*Поступила в редакцию 13.07.2017 г.; повторно 07.08.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Рязанов Станислав Сергеевич – н.с. лаборатории экологии почв Института проблем экологии и недропользования АН РТ (Россия, 420087, г. Казань, ул. Даурская, 28).

E-mail: erydit@yandex.ru

Иванов Дмитрий Владимирович – канд. биол. наук, заместитель директора по научной работе, заведующий лабораторией биогеохимии Института проблем экологии и недропользования АН РТ (Россия, 420087, г. Казань, ул. Даурская, 28).

E-mail: water-rf@mail.ru

Кулагина Валентина Ивановна – канд. биол. наук, заведующий лабораторией экологии почв Института проблем экологии и недропользования АН РТ (Россия, 420087, г. Казань, ул. Даурская, 28).

E-mail: viksoil@mail.ru

Сахабиев Ильназ Алимович – ассистент кафедры почвоведения Института экологии и природопользования Казанского (Приволжского) федерального университета (Россия, 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18).

E-mail: ilnassoil@yandex.ru

For citation: Ryazanov SS, Ivanov DV, Kulagina VI, Sahabiev IA. Total content and mobility of cadmium, cobalt, and zinc in humus horizons of soils in the Republic of Tatarstan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:6-24. doi: 10.17223/19988591/40/1/ In Russian, English Summary

Stanislav S. Ryazanov¹, Dmitriy V. Ivanov¹, Valentina I. Kulagina¹, Ilnaz A. Sahabiev²

¹ *Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use, Tatarstan Academy of Sciences, Kazan, Russian Federation*

² *Kazan Federal University, Kazan, Russian Federation*

Total content and mobility of cadmium, cobalt and zinc in humus horizons of soils in the Republic of Tatarstan

Despite the fact that in recent decades there has been a decrease in anthropogenic emissions of heavy metals into the environment, the danger of technogenic pollution of soils is still acute in industrially developed countries. The combination of soil properties and components, such as pH, content of organic matter and clay minerals, carbonates and minerals with variable charge, determines the ability of soils to accumulate and retain heavy metals. The aim of this research was to assess the territory of the Republic of Tatarstan in relation to soil contamination with cadmium, cobalt and zinc, taking into account soil-geochemical interactions under different land use types.

In the territory of the Republic of Tatarstan, located in the western part of the Russian Federation (55°20'36,1"N; 50°47'31,7"E), we collected 1170 topsoil samples. Sampling was conducted at a distance of at least 200 m from the nearest road from a depth of 0-20 cm. Samples are represented by zonal and nonzonal soil types of natural and agricultural types of land use (See Tables). Urban soils are united in the type of urbanozems. We determined the following parameters in soil samples: humus content, particle size distribution, and pH. Determination of the total content of Cd, Co, Zn, Mn and Fe was carried out after extraction using 5M HNO₃. The mobile forms of Cd, Co and Zn were extracted using acetate-ammonium buffer solution with pH 4.8. The final detection of heavy metals content was carried out by the atomic absorption method. Statistical data analysis was carried out using R Core Team package. Variogram analysis and spatial interpolation were performed using "gstat" package, and the method of regression trees using "tree" package. Maps were developed in QGIS geoinformation system.

We estimated the regional background level from samples of the zonal soils of natural land use and amounted to 0.44±0.24 mg/kg for Cd, 10.4±3.6 mg/kg for Co

and 43.3 ± 12.0 mg/kg for Zn. Two geochemical zones of high heavy metal content are observed in the Republic of Tatarstan: the eastern part of Predkam'e and the northwest of Predvolzh'e (See Figures). The distribution of the pollution index (actual content / background level) according to land use types makes it possible to conclude that there is no significant anthropogenic contribution of the Cd, Co and Zn related to agricultural activity. Nevertheless, significant pollution with cadmium and zinc is observed for samples collected in the cities of Kazan, Naberezhnye Chelny and Almetyevsk. With respect to cobalt pollution, urban soils are characterized as uncontaminated. We assessed the structure of soil-geochemical interactions of metals in topsoil using the method of regression trees (See Figures). Cadmium shows a complex structure of geochemical interactions with a strong impact of soil type and land use type. In saturated alluvial meadow, soddy-carbonate and podzol soils siderophilic properties of Cd are pronounced. In the gray forest soil and urban soils Cd content increases with the humus content and pH increasing. The interaction structure of Co is the same for all soil types. In topsoil siderophilic and manganophilic properties of Co are manifested. The affinity of zinc to different carrier phases is strongly determined by the land use type: in natural and agricultural soil with low clay content the relation to Fe and Mn content is manifested; in the samples of urban soils the relation to content of physical clay and organic matter is observed.

This article contains 4 Figures, 5 Tables and 31 References.

Key words: heavy metals; soils; contamination assessment; geocology.

References

1. Li W, Zhang X, Wu B, Sun S, Chen Y, Pan W, Zhao D, Cheng S. A Comparative analysis of environmental quality assessment methods for heavy metal-contaminated soils. *Pedosphere*. 2008;18(3):344-352. doi: [10.1016/S1002-0160\(08\)60024-7](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(08)60024-7)
2. Romic M, Hengl T, Romic D, Husnjak S. Representing soil pollution by heavy metals using continuous limitation scores. *Computers & Geosciences*. 2007;3:1316-1326. doi: [10.1016/j.cageo.2007.05.002](https://doi.org/10.1016/j.cageo.2007.05.002)
3. Esmaeili A, Moore F, Keshavarzi B, Jaafarzadeh N, Kermani M. A geochemical survey of heavy metals in agricultural and background soils of the Isfahan industrial zone, Iran. *Catena*. 2014;12:88-98. doi: [10.1016/j.catena.2014.05.003](https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.05.003)
4. Albanese S, De Vivo B, Lima A, Cicchella D, Civitillo D, Cosenza A. Geochemical baselines and risk assessment of the Bagnoli brownfield site coastal sea sediments (Naples, Italy). *J Geochem Explor*. 2010;105:19-33. doi: [10.1016/j.gexplo.2010.01.007](https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2010.01.007)
5. WHO Regional Office for Europe 2007. Health risks of heavy metals from long-range transboundary air pollution. Scherfigsvej 8, DK-2100 Copenhagen Ø, Denmark, Germany. 2007. 144 p. [Electronic resource]. Available at: http://www.euro.who.int/__data/assets/pdf_file/0007/78649/E91044.pdf (accessed 01.07.2017).
6. Kabata-Pendias A, Pendias H. Mikroelementy v pochvakh i rasteniyakh [Microelements in soils and plants]. Moscow: Mir Publ.; 1989. 440 p. In Russian
7. Violante A, Cozzolino V, Peremolov L, Caporale AG, Pigna M. Mobility and bioavailability of heavy metals and metalloids in soil environments. *J Soil Sci Plant Nutr*. 2010;10(3):268-292. doi: [10.4067/s0718-95162010000100005](https://doi.org/10.4067/s0718-95162010000100005)
8. Vega FA, Andrade ML, Covelo EF. Influence of soil properties on the sorption and retention of cadmium, copper and lead, separately and together, by 20 soil horizons: Comparison of linear regression and tree regression analyses. *J Hazardous Materials*. 2010;174:522-533. doi: [10.1016/j.jhazmat.2009.09.083](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2009.09.083)

9. Alekseev YV. Tyazhelye metally v agrolandshafte [Heavy metals in agrolandscape]. St. Petersburg: PIYaF RAN Publ.; 2008. 216 p. In Russian
10. *Atlas Respubliki Tatarstan* [Atlas of the Republic of Tatarstan]. Pozdnyak GV, editor. St. Petersburg: "Ivan Fedorov" Publ.; 2005. 216 p. In Russian
11. Aleksandrova AB, Berezhnaya NA, Grigoryan BR, Ivanov DV, Kulagina VI. Krasnaya kniga pochv Respubliki Tatarstan [The Red Data Book of soils of the Republic of Tatarstan]. Ivanov DV, editor. Kazan: "Foliant" Publ.; 2012. 192 p. In Russian
12. *Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii prirodnnykh resursov i ob okhrane okruzhayushchey sredy Respubliki Tatarstan v 2015 godu* [State report on the state of natural resources and environmental protection in the Republic of Tatarstan in 2015]. Abdulganiev FS, editor. Kazan: Ministry of Ecology and Natural Resources of the Republic of Tatarstan; 2015. 505 p. In Russian
13. RD 52.18.191-89. Metodika vypolneniya izmereniy massovoy doli kislotorastvorimyykh form metallov (medi, svintsya, tsinka, nikelya, kadmiya) v probakh pochvy atomno-absorbtsionnym analizom [Guidance Document 52.18.191-89. Methods of measuring the mass fraction of acid-soluble metal forms (copper, lead, zinc, nickel, cadmium) in soil samples by atomic absorption analysis]. Moscow: The USSR State Committee for Hydrometeorology. In Russian
14. RD 52.18.289-90. Metodika vypolneniya izmereniy massovoy doli podvizhnykh form metallov (medi, svintsya, tsinka, nikelya, kadmiya, kobal'ta, khroma, margantsa) v probakh pochvy atomno-absorbtsionnym analizom [Guidance Document 52.18.289-90. Methods of measuring the mass fraction of mobile metal forms (copper, lead, zinc, nickel, cadmium, cobalt, chromium, manganese) in soil samples by atomic absorption analysis]. Moscow: The USSR State Committee for Hydrometeorology. In Russian
15. Hawkes H, Webb J. Geochemistry in mineral exploration. New York: Harper & Row Publ.; 1962. 415 p.
16. Kheir RB, Shomar B, Greve MB, Greve MH. On the quantitative relationships between environmental parameters and heavy metals pollution in Mediterranean soils using GIS regression-trees: The case study of Lebanon. *J Geochem Explor.* 2014;147:250-259. doi: [10.1016/j.gexplo.2014.05.015](https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2014.05.015)
17. James G, Witten D, Hastie T, Tibshirani R. An introduction to statistical learning with applications in R. New York: Springer-Verlag Publ.; 2013. 440 p. doi: [10.1007/978-1-4614-7138-7](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7138-7)
18. 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 06.07.2017)
19. Pebesma EJ. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences.* 2004;30:683-691. doi: [10.1016/j.cageo.2004.03.012](https://doi.org/10.1016/j.cageo.2004.03.012)
20. Ripley B. (2016) tree: Classification and Regression Trees. R package version 1.0-37 [Electronic resource]. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=tree> (accessed 05.07.2017)
21. QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation; 2016 [Electronic resource]. Available at: <http://qgis.osgeo.org> (accessed 06.07.2017)
22. Isaaks E, Srivastava R. Applied Geostatistics. New York: Oxford University Press; 1989. 561 p.
23. Dobrovol'skiy VV. Osnovy biogeokhimii [Fundamentals of biogeochemistry]. Moscow: ACADEMIA Publ.; 2003. 397 p. In Russian
24. Reimann C, de Caritat P. Chemical elements in the Environment. Berlin: Springer-Verlag Publ.; 1998. 398 p. doi: [10.1007/978-3-642-72016-1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-72016-1)
25. Rezaee H, Asghari O, Yamamoto JK. On the reduction of the ordinary kriging smoothing effect. *J Mining & Environment.* 2011;2(2):102-117. doi: [10.22044/jme.2011.538](https://doi.org/10.22044/jme.2011.538)

26. Cambardella CA, Moorman TB, Parkin TB, Karlen DL, Novak JM, Turco RF, Konopka AE. Field-scale variability of soil properties in Central Iowa soils. *Soil Sci Soc Am J*. 1994;58:1501-1511. doi: [10.2136/sssaj1994.03615995005800050033x](https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800050033x)
27. Kaurichev IS, Panov NP, Rozov NN, Stratonovich MV, Fokin AD. Pochvovedenie [Soil science]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1989. 719 p. In Russian
28. Ivanov DV. Razrabotka regional'nykh normativov kachestva pochv po sodержaniyu tyazhelykh metallov [Development of regional soil quality standards for heavy metals]. In: *Geokhimiya landshaftov*. Mater. vsross. nauch. konf. [Geochemistry of landscapes. Proc. of the All-Russian Sci. Conf. (Moscow, Russia, 18-20 October, 2016)]. Kasimov NS, editor. Moscow: Faculty of Geography, Moscow State University Publ.; 2016. pp. 232-235. In Russian
29. Vodyanitskiy YuN. Tyazhelye metally i metalloidy v pochvakh [Heavy metals and metalloids in soils]. Moscow: Dokuchaev Soil Science Institute of the Russian Academ of Agricultural Sciences Publ.; 2008. 86 p. In Russian
30. Oreshkin VN, Ul'yanochkina TI, Kuz'menkova VS, Balabko PN. Kadmiy, svinets i drugie metaly v zhelezo-margantsevykh konkretsiyakh nekotorykh poymennykh pochv [Cadmium, lead and other metals in ferromanganese concretions of some floodplain soils]. In: *Fe-konkrety v pochvakh: sostav, genezis, stroenie*. Mater. konf. [Fe-concretions in soils: Composition, genesis, structure. Proc. of the Conf.]. Karpachevskiy LO, editor. Tbilisi: Academy of Sciences of GSSR Publ.; 1990. pp. 33.

*Received 07 July 2017; Revised 07 August 2017;
Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017*

Author info:

Ryazanov Stanislav S, Researcher, Laboratory of Soil Ecology, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use, Tatarstan Academy of Sciences, 28 Daur'skaya Str., Kazan 420087, Russian Federation.

E-mail: erydit@yandex.ru

Ivanov Dmitriy V, Cand. Sci. (Biol.), Deputy Director for Research, Head of the Laboratory of Biogeochemistry, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use, Tatarstan Academy of Sciences, 28 Daur'skaya Str., Kazan 420087, Russian Federation.

E-mail: water-rf@mail.ru

Kulagina Valentina I, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Head of the Laboratory of Soil Ecology, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use, Tatarstan Academy of Sciences, 28 Daur'skaya Str., Kazan 420087, Russian Federation.

E-mail: viksoil@mail.ru

Sahabiev Ilnaz A, Assistant, Faculty of Soil Science, Institute of Environmental Sciences, Kazan Federal University, 18 Kremlevskaya Str., Kazan 420008, Russian Federation.

E-mail: ilnasoil@yandex.ru

УДК 631.4

doi: 10.17223/19988591/40/2

В.П. Середина¹, В.Г. Двуреченский², И.А. Пронина³, А.Н. Акинина¹

¹ Национальный исследовательский

Томский государственный университет, г. Томск, Россия

² Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

³ Институт геологии и минералогии имени В.С. Соболева
СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Вещественный состав эмбриоземов, формирующихся на отвалах железорудных месторождений юга Западной Сибири

Рассмотрены закономерности формирования техногенных почв на территории Одра-Башского железорудного месторождения, выявлены особенности морфологического строения, гранулометрического и петрографического составов, дана их минералогическая характеристика. В петрографическом отношении отвалы породы, на которых формируются эмбриоземы, представлены в основном клиноцитом и актинолитом метасоматитом. Установлено, что главным первичным минералом эмбриоземов является кварц; второстепенные минералы представлены типичными породообразующими минералами Алтае-Саянской горной страны – гроссуляром (группа граната), козультитом (группа амфиболов); редкими минералами являются цеолит, гематит, слюды. Выявлено, что в эволюционном ряду техногенных почв содержание смектитовых минералов увеличивается от инициальных эмбриоземов к дерновым, что указывает на увеличение интенсивности структурообразовательных процессов в этом направлении. Установлено, что различия в вещественном составе почв естественных ландшафтов и почв, формирующихся на соответствующих геохимических позициях техногенных ландшафтов, расположенных в этой же зоне, обусловлены рядом факторов, среди которых ведущую роль играют особенности состава материнских пород, разновозрастность, обуславливающая разную степень развития профилей эмбриоземов, хаотичное распределение минералов, вызванное техногенным воздействием.

Ключевые слова: техногенные ландшафты; эмбриоземы, петрографический состав; минералогическая характеристика.

Введение

Основными источниками негативных изменений экологической обстановки в регионах юга Сибири выступают техногенные ландшафты, площадь которых составляет несколько сотен тысяч гектаров. В результате добычи железных руд и угля подземным и открытым способами на поверхность по-

чвы выносятся глубинные неплодородные породы (отвальны́е породы), в результате чего на значительных территориях происходит неупорядоченная трансформация почвенных горизонтов, наступает деградация, а иногда и полное уничтожение экосистем. Процесс формирования таких ландшафтов сопровождается извлечением и перегруппировкой ряда химических элементов и их соединений [1]. Это обуславливает ряд негативных экологических последствий для биогеоценозов данных территорий, что отражается и на состоянии почв. Вопросы классификационной принадлежности и диагностики почвообразовательных процессов почв, формирующихся на отвальны́х породах, остаются до сих пор дискуссионными как в отечественной, так и в зарубежной литературе [2–6]. Однако, несмотря на дискуссионность этой проблемы, как российскими [7–9], так и зарубежными учеными [10–13] признается тот факт, что с момента появления на отвальны́х породах растительности, последовательно проходящей стадии сукцессии, начинается почвообразовательный процесс.

В настоящее время в пределах Западной Сибири довольно хорошо исследованы почвы техногенных ландшафтов лесостепной и степной зон [14–17]. Техногенные почвы ландшафтов горно-таежного пояса, куда входит и Одра-Башское железорудное месторождение, на сегодняшний день изучены недостаточно. На фоне заметного числа публикаций, в которых освещаются морфологические особенности, состав гумуса, физико-химические параметры, практически отсутствуют работы, в которых были бы представлены результаты исследований петрографического и минералогического составов таких почв. Вместе с тем эти показатели относятся к наиболее устойчивым признакам почв, определяя особенности почвообразовательных процессов, особенно в «молодых» почвах.

Цель данной работы – изучить вещественный состав техногенных почв железорудных месторождений юга Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

В геолого-географическом отношении Одра-Башское месторождение входит в состав Темир-Тельбесской группы железорудных месторождений Горно-Шорского горнорудного района. Тельбесский железорудный район расположен в бассейне рек Мундыбаш и Тельбес (53°12'23"N, 87°17'53"E). Объектами исследования послужили техногенные почвы: эмбриозем инициальный (разрез 1), эмбриозем органо-аккумулятивный (разрез 2), эмбриозем дерновый (разрез 3), формирующиеся на транспортных отвалах Одра-Башского месторождения. В соответствии с профилно-генетической классификацией почв техногенных ландшафтов [2] эмбриоземы относятся к стволу постлитогенных почв, классу биогенно-неразвитых, подтипу типичных, роду обычных. Согласно классификации и диагностики почв России [6, 18] инициальным эмбриоземам соответствует подгруппа литостратов из груп-

пы натурфабрикатов техногенных поверхностных образований. Органо-аккумулятивным эмбриоземам соответствует тип псаммоземов, относящихся к отделу слаборазвитых почв из ствола первичного почвообразования. Дерновым типам эмбриоземов наиболее близки псаммоземы и пелоземы гумусовые, относящиеся к отделу слаборазвитых почв, также входящих в ствол первичного почвообразования. В соответствии с системой классификации WRB [19] данные почвы можно отнести к реферативной почвенной группе (RSG) регосолей и сполитковых антросолей. В работах американских почвоведов [4] часто используется термин «Minesoils» для названия большой группы молодых почв, развивающихся на субстратах, представленных смесью горных пород и грунтов, образующихся при добыче полезных ископаемых. Майнсоли в зависимости от наличия почвенных горизонтов разделяются на энтисоли (Entisoils) и инсептисоли (Inceptisoils). Термин «энтисоли» вполне можно использовать для обозначения молодых почв, формирующихся на самых начальных стадиях восстановления экосистем на отвалах, без признаков или с очень слабыми признаками развития почвенных горизонтов. В процессе развития почв на отвальных породах в них появляются отдельные диагностические горизонты, такие почвы ближе к инсептисолиям. В качестве фоновой почвы взята зональная бурая горно-таежная почва (разрез 4). Морфологическое описание профилей почв проведено в соответствии с рекомендациями Б.Г. Розанова [20]. В исследованных типах эмбриоземов отобраны образцы почв по генетическим горизонтам с последующей пробоподготовкой, осуществляемой согласно принятым в почвоведении методам [21]. Гранулометрический состав почв выполнен в соответствии с методикой Н.А. Качинского [22].

В полевых условиях произведено сухое фракционирование почв на ситах, выделены следующие фракции в миллиметрах: > 10 ; $10-7$; $7-5$; $5-3$; $3-2$; $2-1$; < 1 . Петрографический анализ каменистой части эмбриоземов проведен методом поляризационной микроскопии специально изготовленных шлифов из фрагментов плотной породы [23]. Исследования минералогического состава проводились с помощью методов рентгеновского фазового анализа на рентгеновском дифрактометре X[»]Pert PRO (PANalytical) в центре коллективного пользования «Аналитический центр геохимии природных систем» Томского государственного университета. Условия съемки: трубка с медным анодом (CuK α), напряжение на трубке 40 кВ, ток 30 мА, шаг 0,02°, диапазон углов $2\theta - 4 \dots 60^\circ$, вращение 30 об./мин, выдержка 0,1 с в точке, рабочий радиус 141 мм. Расшифровка дифрактограмм проводилась с помощью программного обеспечения PDF-4 и HighScore. Съемка проведена троекратно: для ориентированных препаратов из отмученной илистой фракции, осажденной на стеклянную пластину, в интервале углов отражения от 4 до $60^\circ 2\theta$; в воздушно-сухом состоянии после прокаливании; после насыщения глицерином в интервалах углов $4-32^\circ 2\theta$. Диагностика и определение минералов при анализе рентгенограмм, полученных в ходе работы

на рентген-дифрактометре X^oPert PRO, проведены по базальным отражениям (для ориентированных препаратов) и их межплоскостным расстояниям. Для определения минералов группы монтмориллонита используется насыщение глицерином. Монтмориллонит определяется по базальному отражению [001] – 14,2 Å, которое смещается в сторону малых углов 2θ до 17,8 Å (рис. 1).

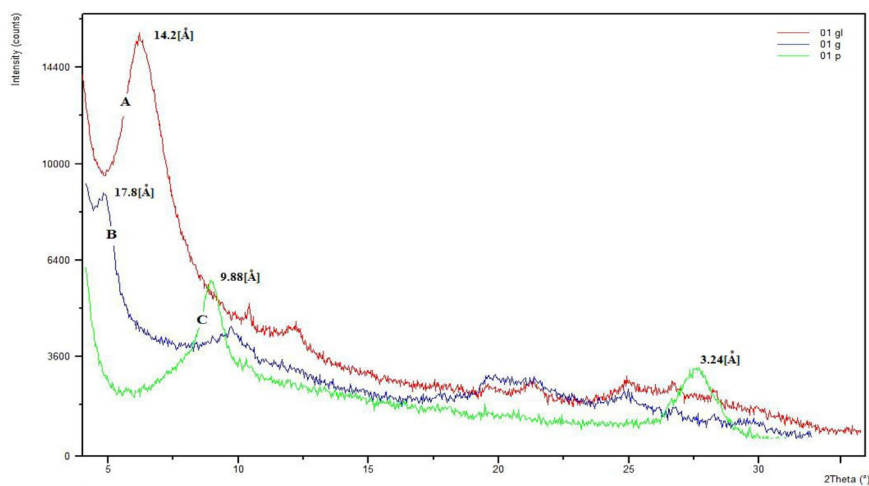


Рис. 1. Дифрактограммы илистой фракции инициального эмбриозема (разрез 1, горизонт C_1): *A* – в воздушно-сухом состоянии;

B – после насыщения глицерином; *C* – после прокаливании

[**Fig. 1.** Diffractograms of the initial embriozem clay fraction (profile 1, horizon C_1):

A - In the air-dry state; *B* - After saturation with glycerin; *C* - After calcination]

Определение полуколичественного содержания кристаллических фаз (минералов), входящих в состав исследуемого образца, проведено путем сравнительной оценки интенсивности дифракционных максимумов на порошковой рентгеновской дифрактограмме. Метод позволяет улавливать содержание минерала в исследуемом полиминеральном веществе от 100 до 3%.

Результаты исследования и обсуждение

В пределах Одра-Башского железорудного массива наиболее распространенными типами эмбриоземов являются инициальные, органо-аккумулятивные и дерновые. Морфологическое описание профилей эмбриоземов, сформированных на изученной территории Одра-Башского железорудного месторождения, указывает на то, что дифференциация «молодых» почв по морфологическим признакам происходит через образование системы специфических горизонтов, резко отличающихся от горизонтов зональной горной бурой таежной почвы. В соответствии с субстантивно-генетической классификацией почв техногенных ландшафтов, разработанной И.М. Гаджиевым

и В.М. Курачевым [2], каждый почвенный тип определяется по наличию соответствующего типодиагностического горизонта. Инициальные эмбриоземы не имеют каких-либо морфологически выраженных генетических горизонтов и характеризуют первые стадии преобразования почвообразующего субстрата. Профиль данного типа почв, как правило, не дифференцирован в связи со сравнительно небольшим возрастом, что обуславливает их широкое распространение на молодых и средневозрастных отвалах. В эмбриоземах инициальных из-за отсутствия устойчиво функционирующих биогеоценозов интенсивность педогенного преобразования глинистого материала отвалов крайне слабая, в связи с чем для этих почв характерен неразвитый почвенный профиль с отсутствием биогенного горизонта. Подобная закономерность свойственна почвам Центральной Сибири [24] и Приморья [25]. Следующая стадия эволюции почв техногенных ландшафтов – органо-аккумулятивные эмбриоземы, имеющие ярко выраженный генетический горизонт биогенной аккумуляции, формирующийся в результате накопления органических остатков на поверхности почвы (в нашем конкретном случае это опад хвойных и лиственных пород естественного лесовозобновления). Дерновые эмбриоземы, в отличие от двух предыдущих типов, не имеют широкого распространения на территории Одра-Башского железорудного массива и формируются только на средневозрастных отвалах. Они сохранились на тех территориях, где по различным причинам затруднено развитие древесной растительности. Наибольшее распространение данный тип почв имеет на отвалах, расположенных в лесостепной зоне.

В морфологическом отношении профили эмбриоземов различаются по набору и выраженности органогенных горизонтов, что отражает ведущую роль биологических процессов в формировании профиля почв. Биологические процессы специфичны и отличаются от таковых в фоновых бурых горно-таежных почвах. В климаксных почвах основные звенья трансформации органической части почв (синтез, аккумуляция, минерализация, гумификация) сбалансированы, в то время как в эмбриоземах процессы синтеза и аккумуляции органического вещества, как указано ранее [26–28], преобладают над минерализацией и гумификацией. В этой связи подстилка эмбриоземов сохраняется дольше, чем в горной бурой таежной почве, а мелкозем в дерновом горизонте слабо прокрашен гумусом. По этой же причине в эмбриоземах слабее выражены структурообразовательные процессы, т.е. образование почвенных агрегатов, а высокая каменистость профилей эмбриоземов по сравнению с фоновыми почвами (табл. 1) обуславливает промывной тип водного режима и их низкую водоудерживающую способность.

Во всех типах эмбриоземов в составе крупнозема в верхних горизонтах, наиболее активных в почвообразовании, доминирует фракция > 10 мм. По содержанию этой фракции все исследованные эмбриоземы можно расположить в следующий ряд: эмбриозем инициальный > эмбриозем органо-аккумулятивный > эмбриозем дерновый. Полученная закономерность объясняется осла-

блением в данном эволюционном ряду физического выветривания, физической дезинтеграции субстрата и усилением роли и интенсивности проявления биохимических процессов, что детально отражено в работе [9].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Соотношение крупнозема и мелкозема в исследованных почвах
[Proportion of coarse and fine earth in the studied soils], %

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	Фракции, мм [Fractions, mm]						
	Крупнозем [Coarse earth]						Мелкозем [Fine earth]
	> 10	10–7	7–5	5–3	3–2	2–1	< 1
Разрез [Profile] 1							
C ₁ 0–18	30,3	22,8	10,1	14,5	4,6	18,7	15,4
C ₂ 18–28	41,1	15,0	8,7	11,1	4,4	10,5	8,2
Разрез [Profile] 2							
A ₀ A ₁ 1–3	26,0	11,0	17,1	19,5	3,8	5,1	8,7
AB 3–9	39,5	8,3	8,3	14,0	12,4	4,0	12,0
B 20–30	46,0	12,1	8,4	10,2	3,1	9,0	11,1
BC 50–60	25,2	15,5	14,1	20,9	6,3	13,4	5,0
Разрез [Profile] 3							
A _d 1–3	7,4	14,1	14,3	19,1	2,9	15,7	26,6
AB 10–20	44,9	12,4	10,9	11,3	3,1	8,3	9,3
B 25–35	38,0	14,2	9,9	12,3	3,7	10,1	11,0
BC 40–50	42,6	12,3	7,8	11,7	3,7	10,5	11,4
Разрез [Profile] 4							
AO 0–5	2,7	6,2	5,2	21,8	6,8	29,6	27,6
AY 5–15	9,2	7,1	9,7	22,0	8,1	22,4	21,6
BM 20–30	17,9	7,6	7,2	15,1	6,9	20,6	24,5
BMC 70–80	23,3	11,8	12,6	17,6	5,0	14,6	14,8

Специфической особенностью инициального и органо-аккумулятивно-го эмбриоземов, существенно отличающей их от фоновых почв, является в 2–3 раза меньшее содержание мелкозема, что является косвенным показателем относительно низкого плодородия данных типов. На дерновой стадии развития эмбриоземов содержание мелкозема значительно возрастает в связи с постепенным развитием биоаккумулятивного процесса, следствием чего является формирование дернового горизонта. Гранулометрический состав мелкозема (табл. 2) свидетельствует о том, что преобладающими в эмбриоземах инициальном и органо-аккумулятивном являются песчаные фракции, в эмбриоземе дерновом и зональной бурой горной таежной почве – фракция тонкой пыли.

Содержание песчаной фракции, как правило, увеличивается вниз по профилю эмбриоземов. По гранулометрическому составу мелкозема эмбриозем инициальный относится к легкосуглинистой, эмбриозем органо-аккумулятивный – к среднесуглинистой, а эмбриозем дерновый и бурая горная таежная почва – к тяжелосуглинистой разновидности.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Гранулометрический состав почв
[Soil texture]

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	Фракции, %; размер частиц, мм [Fractions, %; particle diameter, mm]						
	1–0,25	0,25–0,05	0,05–0,01	0,01–0,005	0,005–0,001	<0,001	<0,01
Разрез [Profile] 1							
C ₁ 0–18	39,12	23,87	1,00	9,43	11,18	3,29	23,90
C ₂ 18–28	43,11	17,38	10,43	7,90	18,30	3,88	30,08
Разрез [Profile] 2							
A ₀ A ₁ 1–3	Не опред. [undefined]	Не опред. [undefined]	Не опред. [undefined]	Не опред. [undefined]	Не опред. [undefined]	Не опред. [undefined]	Не опред. [undefined]
AB 3–9	10,27	36,31	20,12	11,35	8,16	13,79	33,30
B 20–30	24,83	28,12	16,31	9,45	18,11	3,18	35,69
BC 50–60	36,18	26,93	12,29	8,16	3,11	13,33	24,60
Разрез [Profile] 3							
A _d 1–3	4,12	8,23	1,04	20,35	43,11	23,15	86,61
AB 10–20	13,45	15,85	3,55	15,52	30,80	20,83	67,15
B 25–35	26,15	20,12	8,42	12,07	22,12	11,12	45,31
BC 40–50	30,24	25,12	16,83	3,84	12,43	11,54	27,81
Разрез [Profile] 4							
AO 0–5	6,18	12,29	3,48	21,18	39,12	17,75	58,05
AY 5–15	5,03	12,55	10,12	22,03	40,20	11,50	53,73
BM 20–30	35,16	8,83	15,35	9,28	3,26	28,12	21,37
BMC 70–80	47,14	13,25	10,81	3,45	16,98	8,37	28,80

Вещественный состав, физико-химические свойства и плодородие в значительной степени обусловлены характером материнских пород, дающих начало минеральной основе почв. Набор почвенно-экологических функций техногенного ландшафта и уровень его развития в большой степени определяются свойствами литогенной основы, причем основными факторами, регламентирующими эти параметры, являются петрографический, минералогический и химический составы пород, выступающих в качестве почвенно-экологического ресурса. При оценке специфики формирования почв на отвалах железорудного месторождения по сравнению с ненарушенными зональными почвами важно отметить, что изначально все почвообразующие субстраты техногенных почв представлены смесью вскрышных (покровные глины, некарбонатные суглинки) и вмещающих (песчаники, аргиллиты, алевролиты) пород с различным химическим, гранулометрическим и минералогическим составом.

Петрографический анализ каменистой части горной бурой таежной почвы (шлиф 3) показал, что она представляет собой ожелезненный алевроаргиллит с примесью песчаного материала (рис. 2). Обломки песчаной размерности (0,05–0,25 мм) представлены силицитами, кварцем, мусковитом. Кроме того, в шлифах 1 и 2 обнаружены обломки биотита, эпидота, плагиоклаза метавулканитов и кварцитов.

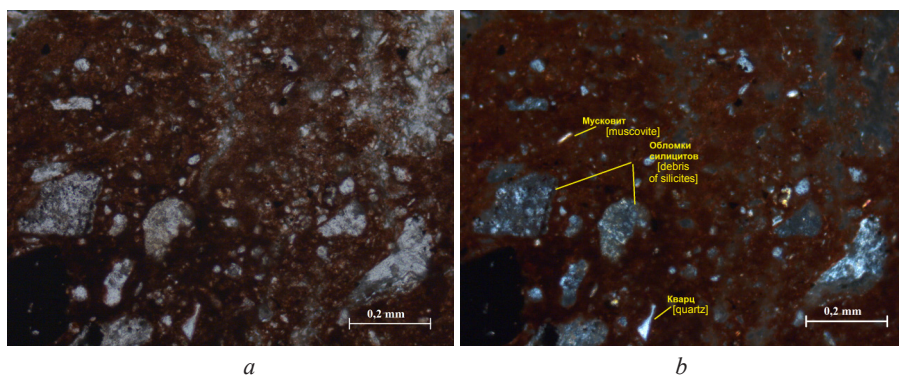


Рис. 2. Микрофотографии каменной части бурой таежной почвы (шлиф 3):

a – без анализатора, *b* – с анализатором. Фото И.А. Прониной

[Fig 2. Microphotographs of the rocky part of mountainous brown taiga soil (slide 3):

a - Without analyzer, *b* - With analyzer. Photo by IA Pronina]

Каменная часть эмбриозема инициального представлена обломками клиноцоизит-актинолитового метасоматита (рис. 3). Включенные обломки представлены кварцем, мусковитом, биотитом алевролитовых размерностей (0,01–0,05 мм). Важным диагностическим показателем, характеризующим свойства данной почвы, является наличие железосодержащих минералов – гематита и пирита, обуславливающих высокое содержание валового железа – 11,03%. По микротрещинам отмечаются соединения трехвалентного железа охристого цвета. Присутствуют обломки пород силицитов, встречаются участки сцементированной глинистым материалом породы без включений железа.

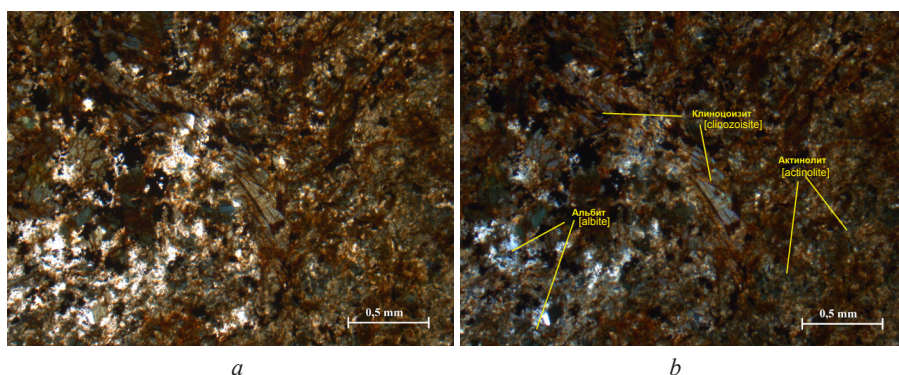


Рис. 3. Микрофотографии каменной части эмбриозема инициального

(шлиф 4): *a* – без анализатора, *b* – с анализатором. Фото И.А. Прониной

[Fig 3. Microphotographs of the rocky part of the initial embriozem (slide 4):

a - without analyzer, *b* - with analyzer. Photo by IA Pronina]

Согласно опубликованным данным [29], руды месторождения Одра-Баш сосредоточены в пироксен-гранатовых скарнах и амфиболизированных вулканитах, сами руды амфибол-магнетитового и амфибол-гранат-магнетитового типа. Следовательно, наличие в почвах разреза 1 (табл. 3) минералов группы амфиболов, гранатов и магнетита свидетельствует о том, что состав минеральной части определяется составом горных пород месторождения.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Минералогический состав почв Одра-Башского железорудного месторождения
[Mineralogical composition of soils of the Odrabash iron ore deposit]

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	Первичные минералы [Primary minerals]	Глинистые минералы [Clay minerals]
Разрез [Profile] 1		
C ₁ 0–18	Кварц, группа граната (гроссуляры), группа амфиболов, цеолит, гематит (следы) [Quartz, garnet group (grossular), amphibole group, zeolite, ferric oxide (traces)]	Монтмориллонит, группа слюд и гидрослюд [Montmorillonite, mica and hydromica group]
C ₂ 18–28	Кварц, гематит, магнетит, цеолит, группа граната, группа амфиболов [Quartz, ferric oxide, magnetite, zeolite, garnet group, amphibole group]	Монтмориллонит, каолинит [Montmorillonite, kaolinite]
Разрез [Profile] 2		
A ₀ A ₁ 1–3	Группа амфиболов, кварц, доломит, цеолит, гематит [Amphibole group, quartz, dolomite, zeolite, ferric oxide]	Монтмориллонит, каолинит [Montmorillonite, kaolinite]
AB 3–8	Магнетит, кварц, калиевые полевые шпаты, доломит [Magnetite, quartz, potassium feldspars, dolomite]	Монтмориллонит, каолинит [Montmorillonite, kaolinite]
B 20–30	Магнетит, группа амфиболов, кварц, гематит, гранат [Magnetite, amphibole group, quartz, ferric oxide, garnet]	Монтмориллонит, каолинит [Montmorillonite, kaolinite]
BC 50–60	Магнетит, группа амфиболов, кварц, гематит, гранат [Magnetite, amphibole group, quartz, ferric oxide, garnet]	Монтмориллонит, каолинит [Montmorillonite, kaolinite]
Разрез [Profile] 3		
A _d 1–3	Магнетит, группа амфиболов, кварц, гематит [Magnetite, amphibole group, quartz, ferric oxide]	Плохо окристаллизованный материал [Poorly crystallized material]
AB 10–20	Магнетит, группа амфиболов, кварц, гранат, цеолит, гематит [Magnetite, amphibole group, quartz, garnet, zeolite, ferric oxide]	Монтмориллонит, каолинит [Montmorillonite, kaolinite]
B 25–35	Магнетит, цеолит, группа амфиболов, кварц, гранат, гематит [Magnetite, zeolite, amphibole group, quartz, garnet, ferric oxide]	Монтмориллонит, цеолит [Montmorillonite, zeolite]

О к о н ч а н и е т а б л. 3 [Table 3 (end)]

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	Первичные минералы [Primary minerals]	Глинистые минералы [Clay minerals]
BC 40–50	Гранат, кварц, группа амфиболов, магнетит [Garnet, quartz, amphibole group, magnetite]	Монтмориillonит, каолинит [Montmorillonite, kaolinite]
Разрез [Profile] 4		
АО 0–5	Хлорит, слюда, кварц, плагиоклаз, гематит [Chlorite, mica, quartz, plagioclase, ferric oxide]	Каолинит [Kaolinite]
АУ 5–15	Кварц, хлорит, слюда, плагиоклаз, гематит [Quartz, clorite, mica, plagioclase, ferric oxide]	Каолинит [Kaolinite]
ВМ 20–30	Кварц, хлорит (Mg), слюда, калиевые полевые шпаты, плагиоклаз, гематит [Quartz, clorite (Mg), mica, potassium feldspars, plagioclase, ferric oxide]	Каолинит, слюды [Kaolinite, micas]
ВМС 70–80	Кварц, гематит, хлорит [Quartz, ferric oxide, chlorite]	Каолинит (следы) [Kaolinite (traces)]

Превращение минеральных соединений происходит в ходе эволюции почв, обуславливая саморегулируемость, устойчивость почв к различного рода воздействиям, создавая предпосылки для различной интенсивности и направленности почвообразовательных процессов. Минералы горных пород в процессе гипергенеза становятся источниками элементов, необходимых для питания растений. Первичные минералы фоновой почвы представлены кварцем, плагиоклазом, минералами группы слюд, хлоритами. Характерной особенностью бурой горно-таежной почвы, формирующейся в районе железорудного месторождения, является присутствие по всему профилю минерала гематита, который в мелкодисперсном состоянии придает почвенным агрегатам красноватый оттенок. Минералы группы слюд имеют, как правило, негипергенное происхождение, являются компонентами многих магматических и метаморфических пород [30] и оказывают значительное влияние на плодородие почв, являясь основным источником калийного питания растений [31]. Присутствие невыветрелых хлоритов, как правило, не приводит к изменению свойств почв, однако они довольно легко поддаются разрушению и могут быть источником Mg и других элементов, необходимых для питания растений. Преобладающим глинистым минералом в горной бурой таежной почве является каолинит.

По результатам рентгеновского фазового анализа все диагностированные в почве минералы разделены на 3 группы: главные минералы (с содержанием в исследованном образце более 20%), второстепенные минералы (содержание 5–20%), редкие минералы (менее 5%). В соответствии с этим главным минералом фоновой почвы является кварц; второстепенные минералы – гематит, хлорит, каолинит, плагиоклазы; редкие – минералы группы слюд и калиевые полевые шпаты (табл. 4).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Содержание минералов в почвах Одра-Башского железорудного месторождения
[Mineral content in soils of the Odrabash iron ore deposit], %

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	Главные минералы [Main minerals] (> 20%)	Второстепенные минералы [Minor minerals] (5–20%)	Редкие минералы [Rare minerals] (< 5%)
Разрез [Profile] 1			
C ₁ 0–18	Кварц [Quartz]	Группа граната (гроссуляра), группа амфиболов (козулит) [Garnet group (grossular), amphibole group (kozulit)]	Цеолит, слюды, гематит (следы) [Zeolite, micas, ferric oxide (traces)]
C ₂ 18–28	Кварц [Quartz]	Цеолит, группа граната, группа амфиболов [Zeolite, garnet group, amphibole group]	Гематит, каолинит [Ferric oxide, kaolinite]
Разрез [Profile] 2			
A ₀ A ₁ 1–3	Кварц [Quartz]	Плохо окристаллизованный материал, доломит [Poorly crystallized material, dolomite]	Цеолит, гематит, слюды [Zeolite, ferric oxide, micas]
AB 3–8	Кварц [Quartz]	Монтмориллонит [Montmorillonite]	Калиевые полевые шпаты, доломит [Potassium feldspars, dolomite]
B 20–30	Кварц, амфиболы [Quartz, amphiboles]	Монтмориллонит, гранат [Montmorillonite, garnet]	Гематит [Ferric oxide]
BC 50–60	Кварц [Quartz]	Монтмориллонит, гранат [Montmorillonite, garnet]	Гематит, амфиболы [Ferric oxide, amphiboles]
Разрез [Profile] 3			
A _d 1–3	Кварц, монтмориллонит [Quartz, montmorillonite]	Амфиболы [Amphiboles]	Гематит [Ferric oxide]
AB 10–20	Кварц, монтмориллонит [Quartz, montmorillonite]	Гранат, амфиболы [Garnet, amphiboles]	Гематит, цеолит [Ferric oxide, zeolite]
B 25–35	Кварц, монтмориллонит [Quartz, montmorillonite]	Гранат [Garnet]	Гематит, амфиболы [Ferric oxide, amphiboles]
BC 40–50	Кварц, амфиболы [Quartz, amphiboles]	Гранат [Garnet]	Гематит, амфиболы [Ferric oxide, amphiboles]
Разрез [Profile] 4			
AO 0–5	Кварц [Quartz]	Плагиоклаз [Plagioclase]	Слюда, хлориты, каолинит, калиевые полевые шпаты [Mica, chlorite, kaolinite, potassium feldspars]
AY 5–15	Кварц [Quartz]	Плагиоклаз, хлориты, каолинит [Plagioclase, chlorites, kaolinite]	Гематит, слюда [Ferric oxide, mica]

О к о н ч а н и е т а б л . 4 [Table 4 (end)]

Горизонт, глубина, см [Horizon, depth, cm]	Главные минералы [Main minerals] (> 20%)	Второстепенные минералы [Minor minerals] (5–20%)	Редкие минералы [Rare minerals] (< 5%)
ВМ 20–30	Кварц [Quartz]	Плагиоклаз, хлориты, каолинит [Plagioclase, chlorites, kaolinite]	Слюда, калиевые полевые шпаты, гематит [Mica, potassium feldspars, ferric oxide]
ВМС 70–80	Кварц [Quartz]	Хлорит, гематит [Chlorite, ferric oxide]	Слюда, калиевые полевые шпаты, гематит [Mica, potassium feldspars, ferric oxide]

Исследованные типы эмбриоземов имеют сходство в качественном и количественном содержании минералов. В состав первичных минералов входят кварц, минералы группы граната, амфиболов, магнетит, доломит; в некоторых горизонтах отмечаются калиевые полевые шпаты и цеолит. Основными железосодержащими минералами являются пирит и гематит. В минеральном скелете эмбриоземов главным минералом является кварц. Второстепенными минералами являются типичные породообразующие минералы Алтае-Саянской горной страны: гроссуляры (группа граната), козулит (группа амфиболов). Редкие минералы техногенных почв – цеолит, гематит, а также слюды (преимущественно мусковит). Допуская малое содержание в исходной породе слюды, можно предполагать недавно начавшиеся процессы выветривания вскрышных и вмещающих пород, оказавшихся на дневной поверхности в результате техногенеза. Вполне вероятно, что пионерная растительность, развивающаяся на эмбриоземах, особенно инициальном, испытывает в настоящее время недостаток некоторых питательных элементов, особенно калия, одним из основных источников которого являются слюды.

Появление в эмбриоземе дерновом монтмориллонита в числе главных минералов является очень важным фактором увеличения емкости катионного обмена данных почв и усиления способности к структурообразованию. Поскольку монтмориллонит выделен как главный минерал (содержание более 20%), можно предполагать, что повышенное содержание монтмориллонита на данной стадии развития эмбриоземов может вызвать нежелательные последствия. Это связано с тем, что почвы с преобладанием смектитовых минералов в составе тонкодисперсных фракций, особенно при низком количестве агрегирующих компонентов и малом содержании Сорг, в условиях избыточного увлажнения могут значительно набухать, ухудшая водно-физические свойства, что следует учитывать при разработке и реализации плана рекультивации техногенно нарушенных почв.

Заключение

Различия в петрографическом составе, качественном и количественном содержании минералов в фоновой почве и эмбриоземах обусловлены рядом факторов. Ведущую роль среди них играют особенности состава материнских пород, разновозрастность, обуславливающая разную степень развития профилей эмбриоземов, хаотичное распределение минералов в эмбриоземах, вызванное техногенным воздействием. Минералогический состав фоновых бурых горно-таежных почв указывает на то, что основные минералы, присутствующие в них, унаследованы от подстилающей породы. Важным диагностическим показателем петрографического состава, характеризующим свойства фоновых почв, является наличие железосодержащих минералов – гематита и пирита. По вещественному составу эмбриоземы, формирующиеся на отвалах железорудных месторождений, обладают иными, нежели фоновые почвы, свойствами и характеристиками. Они, как правило, имеют более высокую каменистость, что определяет неблагоприятный водный режим и низкий актуальный потенциал плодородия, связанный с незначительным содержанием в них элементов минерального питания. Поскольку бурые горно-таежные почвы и эмбриоземы сформированы на разных породах, то и минеральный состав их существенно отличается. В минеральном составе эмбриоземов присутствуют минералы группы гранатов, амфиболов, цеолитов, в то время как в бурой горно-таежной почве главными минералами являются кварц и плагиоклазы. Полученные результаты вещественного состава, наряду с другими параметрами, дают возможность проведения географо-генетического анализа связей особенностей развития того или иного типа эмбриоземов с определяющими факторами и условиями почвообразования, а также оценки почвенно-экологического состояния техногенных ландшафтов.

Литература

1. Андроханов В.А., Курачев В.М. Почвенно-экологическое состояние техногенных ландшафтов: динамика и оценка / отв. ред. А.И. Сысо. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2010. 224 с.
2. Гаджиев И.М., Курачев В.М. Генетические и экологические аспекты исследования и классификации почв техногенных ландшафтов // Экология и рекультивация техногенных ландшафтов. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1992. 305 с.
3. Sobek A.A., Skousen J.G., Fisher S.E. Chemical and physical properties of overburdens and minesols // Reclamation of drastically disturbed lands. Madison : WI, 2000. PP. 77–104.
4. Buol S. W., Hole F., McCracken R. Soil Genesis and Classification. 5th ed. Ames, IA : Iowa State Press, 2003. 221 p.
5. Daniels W.L., Haering K., Galbraith J., Thomas J. Mine soil morphology and properties in pre- and post-SM- CRA coal mined landscapes in southwest Virginia // Materials of National Meeting of the American Society of Mining and Reclamation. Lexington : ASMR, 2004. PP. 421–449.

6. Классификация и диагностика почв России / авт. и сост. : Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
7. Трофимов С.С., Наплекова Н.Н., Кандрашин Е.Р., Фаткулин Ф.А., Стебаева С.К. Гумусообразование в техногенных экосистемах. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1986. 166 с.
8. Махонина Г.И. Экологические аспекты почвообразования в техногенных экосистемах Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2003. 356 с.
9. Андроханов В.А., Куляпина Е.Д., Курачев В.М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. 151 с.
10. Thomas K.A., Sencindiver J.C., Skousen J.G., Gorman J.M. Soil horizon development on a mountaintop surface mine in southern West Virginia // *Green Lands*. 2000. Vol. 30 (3). PP. 41–52.
11. Klaas G.J.N., van Lagen B., Buurman P. Composition of plant tissues and soil organic matter in the first stages of a vegetation succession // *Geoderma*. 2001. Vol. 100. PP. 1–24.
12. Bens O., Huttel R.F. Soil Consumption through opencast lignite mining and ecological development potentials of anthropogenically disturbed Sites – case study Lusatia Coalfields, Germany // *Die Erde*. Berlin. 2005. Jahr 136, Heft 1. PP. 79–96.
13. Sourkova M., Frouz J., Santruckova H. Accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus during soil formation on alder spoil heaps after brown-coal mining, near Sokolov (Czech Republic) // *Geoderma*. 2005. Vol. 124. PP. 203–214.
14. Шугалей Л.С., Чупрова В.В. Почвообразование в техногенных ландшафтах лесостепи Назаровской котловины Средней Сибири // *Почвоведение*. 2012. № 3. С. 246–256.
15. Семина И.С., Беланов И.П., Шипилова А.М., Андроханов В.А. Природно-техногенные комплексы Кузбасса: свойства и режимы функционирования. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2013. 450 с.
16. Двуреченский В.Г., Середина В.П. Характеристика почвенного покрова техногенных ландшафтов Красногорского каменноугольного разреза // *Вестник Томского государственного университета*. 2014. № 387. С. 257–265.
17. Соколов Д.А., Андроханов В.А., Кулижский С.П., Доможакова Е.А., Лойко С.В. Морфологическая диагностика процессов почвообразования на отвалах каменноугольных разрезов Западной Сибири // *Почвоведение*. 2015. № 1. С. 106–117.
18. Полевой определитель почв России. М. : Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
19. 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. URL: <http://www.fao.org/3/a-i3794e.pdf>
20. Розанов Б.Г. Морфология почв. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. 320 с.
21. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1970. 489 с.
22. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М. : Высшая школа, 1973. 399 с.
23. Парфенова Е.И., Ярилова Е.А. Минералогические исследования в почвоведении. М. : Изд-во АН СССР, 1962. 198 с.
24. Трефилова О.В., Гродницкая И.Д., Ефимов Д.Ю. Динамика эколого-функциональных параметров реплантоземов на отвалах угольных разрезов Центральной Сибири // *Почвоведение*. 2014. № 1. С. 109–119.
25. Костенков Н.М., Комачкова И.В., Пуртова Л.Н. Почвы техногенных ландшафтов Приморья (Лучегорский и Павловский угольные разрезы) // *Почвоведение*. 2013. № 11. С. 1283–1293.
26. Середина В.П., Алексеева Т.П., Сысоева Л.Н., Трунова Н.М., Бурмистрова Т.И. Исследование процессов формирования органического вещества в нарушенных при угледобыче почвах // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2012. № 1 (17). С. 18–31.

27. Dvurechenskiy V.G., Seredina V.P. Comparative characteristics of the fractional and group composition of humus in embryozems of technogenic landscapes of the mountain-forest zone of the Kuznetsk Basin // *Contemporary Problems of Ecology*. 2015. Vol. 8, № 6. PP. 789–797.
28. Алексеева Т.П., Бурмистрова Т.И., Сысоева Л.Н., Трунова Н.Н., Середина В.П. Рекультивация угольных отвалов с использованием торфяных препаратов // *Экология и промышленность России*. 2016. Т. 20, № 11. С. 39–43.
29. Кондаков А.Н., Возная А.А. Минеральные ресурсы Кемеровской области. Кн. 1: Металлические полезные ископаемые. Кемерово : КузГТУ, 2013. 290 с.
30. Bowen H.J.M. Environmental chemistry of the elements. London ; New York : Academic Press, 1979. 333 p.
31. Середина В.П. Калий и почвообразование : учеб. пособие. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2012. 354 с.

*Поступила в редакцию 18.04.2017 г.; повторно 14.06.2017 г.; 12.08.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Середина Валентина Петровна – д-р биол. наук, профессор, профессор кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: seredina_v@mail.ru

Двуреченский Вадим Геннадьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории рекультивации почв Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).

E-mail: dvu-vadim@mail.ru

Пронина Ирина Анатольевна – аспирант лаборатории геологии кайнозоя, палеоклиматологии и минералогических индикаторов климата Института геологии и минералогии имени В.С. Соболева СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Академика Коптюга, 3).

E-mail: ira-pro-29@mail.ru

Акинина Анастасия Нургалеевна – аспирант кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: an.akinina@mail.ru

For citation: Seredina VP, Dvurechenskiy VG, Pronina IA, Akinina AN. Material composition of embryozems developing on dumps of iron ore deposits in the south of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:25-43. doi: 10.17223/19988591/40/2 In Russian, English Summary

**Valentina P. Seredina¹, Vadim G. Dvurechenskiy²,
Irina A. Pronina³, Anastasiya N. Akinina¹**

¹ Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

³ VS Sobolev Institute of Geology and Mineralogy, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

Material composition of embryozems developing on dumps of iron ore deposits in the south of Western Siberia

Nowadays the problem of industrial impact on natural landscapes is one of the most critical. It is urgent for regions of the south of Western Siberia where large-scale

industrial and resource centers are concentrated. The aim of this research was to study material composition of man-made soils developing on dumps of iron ore deposits in the south of Western Siberia. The research objects were man-made soils (embriozems) of the Odrabash deposit transport dumps (53°12'23" N, 87°17'53" E) included in the Temir-Telbesskiy group of iron ore deposits. We carried out petrological analysis of the rocky part of embriozems by the method of polarization microscopy of sections specially made from fragments of rock formation. We studied the mineralogical content of the samples with the help of X-ray phase analysis using the X-ray diffractometer X»Pert PRO (PANalytical). The diffractograms were decoded with the help of PDF-4 and HighScore software. The diagnostics and identification of minerals in the analysis of X-ray patterns were carried out according to basal reflections (for targeted formulations) and their interplanar distances.

We revealed that, in contrast to forest-steppe and steppe zones, there is prevalence of three embriozem types (initial, organo-accumulative, sod) which differ in degree of severity and maturity of organogenic horizons in soils of man-made landscapes of the Odrabash iron ore solid mass of the taiga mining belt. In comparison with background brown taiga mining soils, a specific particularity of embriozems is a higher rockiness (See Table 1) which determines adverse water regime and low actual fertility potential. In the petrographic respect, dump rocks where embriozems are formed are represented mainly by clinozoisite and actinolite metasomatite (See Figure 3). The Odrabash iron ore deposit has contact metasomatic origin in the class of the magnetite-magnesian-skarns. The studied embriozem types are similar in qualitative and quantitative content to minerals. In embriozem rock matrix, crystalline silica is the main primary mineral (See Table 4), which is explained by the silicate nature of the majority of rock-forming minerals in the studied territory of the iron ore deposit; minor minerals are represented by typical rock-forming minerals of the Altai-Sayan mountainous country: grossular (andradite group), kozoilit (amphibole group); rare minerals are zeolite, ferric oxide and micas (mostly potash mica). Such a small content of finely-divided mica in matrix soil is an indicator of relatively recent processes of mineral weathering of overburden and enclosing rocks that appeared on a daylight surface as a result of technogenesis. The main iron-containing minerals are brassil and ferric oxide. We found out that mineral content of montmorillonitic group increases from initial embriozems to sod ones in the evolutionary range of man-made soils, which indicates intensification of structure-forming processes in this direction.

We established that material composition differences between natural landscape soils and those formed at corresponding geochemical positions of anthropogenic landscapes of the same area are determined by several factors. Among such factors the leading role belongs to particularities of maternal matrix composition, age resulting in different degrees of embriozem profile development, and chaotic mineral distribution in embriozems caused by anthropogenic impact. The obtained results of material composition along with other parameters make it possible to carry out geographical and genetic analysis of relationships between development particularities of a particular embriozem type and determining factors and conditions of soil formation, as well as to assess soil-ecological state of anthropogenic landscapes.

The article contains 3 Figures, 4 Tables and 31 References.

Key words: technogenic landscapes; embriozems; petrographic composition; mineralogical characteristics.

References

1. Androkhanov VA, Kurachev VM. Pochvenno-ekologicheskoe sostoyanie tekhnogennykh landshaftov: dinamika i otsenka [Soil- ecological state of technogenic landscapes: Dynamics and evaluation]. Syso AI, editor. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2010. 224 p. In Russian
2. Gadzhiev IM, Kurachev VM. Geneticheskie i ekologicheskie aspekty issledovaniya i klassifikatsii pochv tekhnogennykh landshaftov [Genetic and ecological aspects of research and classification of soils of technogenic landscapes]. In: *Ekologiya i rekul'tivatsiya tekhnogennykh landshaftov* [Ecology and recultivation of man-made landscapes]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1992. 305 p. In Russian
3. Sobek AA, Skousen JG, Fisher SE. Chemical and physical properties of overburdens and minesoils. In: *Reclamation of drastically disturbed lands*. 2nd ed. Madison, Wisconsin: Soil Science Society of America; 2000. pp. 77-104.
4. Buol SW, Southard RJ, Graham RC, McDaniel PA. Soil Genesis and Classification. 5th edition. Ames, Iowa: Iowa State Press; 2003. 494 p.
5. Daniels WL, Haering K, Galbraith J, Thomas J. Mine soil morphology and properties in pre- and post-SM- CRA coal mined landscapes in southwest Virginia. *Proceedings America Society of Mining and Reclamation*. 2004;421-449. doi: [10.21000/JASMR04010421](https://doi.org/10.21000/JASMR04010421)
6. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI, editors. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
7. Trofimov SS, Naplekova NN, Kandrashin ER, Fatkulin FA, Stebaeva SK. Gumusoobrazovanie v tekhnogennykh ekosistemakh [Humus formation in technogenic ecosystems]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 1986. 166 p. In Russian
8. Makhonina GI. Ekologicheskie aspekty pochvoobrazovaniya v tekhnogennykh ekosistemakh Urala [Ecological aspects of soil formation in technogenic ecosystems of the Urals]. Yekaterinburg: Ural State University Publ.; 2003. 356 p. In Russian
9. Androkhanov VA, Kulyapina ED, Kurachev VM. Pochvy tekhnogennykh landshaftov: genezis i evolyutsiya [Soils of technogenic landscapes: Genesis and evolution]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2004. 151 p. In Russian
10. Thomas KA, Sencindiver JC, Skousen JG, Gorman JM. Soil horizon development on a mountaintop surface mine in southern West Virginia. *Green Lands*. 2000;30(3):41-52.
11. Klaas GJN, van Lagen B, Buurman P. Composition of plant tissues and soil organic matter in the first stages of a vegetation succession. *Geoderma*. 2001;100:1-24. doi: [10.1016/S0016-7061\(00\)00078-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(00)00078-1)
12. Bens O, Huttel RF. Soil Consumption through opencast lignite mining and ecological development potentials of anthropogenically disturbed Sites – case study Lusatia Coalfields, Germany. *Die Erde*. 2005;136(1):79-96
13. Sourkova M, Frouz J, Santruckova H. Accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus during soil formation on alder spoil heaps after brown-coal mining, near Sokolov (Czech Republic). *Geoderma*. 2005;124:203-214 doi: [10.1016/j.geoderma.2004.05.001](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.05.001)
14. Shugalei LS, Chuprova VV. Soil formation in the technogenic forest-steppe landscapes of the Nazarovskaya Depression in western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(3):246-256. doi: [10.1134/S1064229312030106](https://doi.org/10.1134/S1064229312030106)
15. Semina IS, Belanov IP, Shipilova AM, Androkhanov VA. Prirodno-tekhnogennyye komplekсы Kuzbassa: svoystva i rezhimy funktsionirovaniya [Natural and technogenic complexes of Kuzbass: Properties and operating modes]. Novosibirsk: SO RAN Publ.; 2013. 450 p. In Russian

16. Dvurechenskiy VG, Seredina VP. Characteristics of the soil cover of technogenic landscapes of the red mountain. *Tomsk State University Journal*. 2014;387:257-265. In Russian, English Summary. doi: [10.17223/15617793/387/38](https://doi.org/10.17223/15617793/387/38)
17. Sokolov DA, Androkhanov VA, Kulizhskii SP, Domozhakova EA, Loiko SV. Morphogenetic diagnostics of soil formation on tailing dumps of coal quarries in Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(1):95-105. doi: [10.1134/S1064229315010159](https://doi.org/10.1134/S1064229315010159)
18. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field guide to soils of Russia]. Khitrov NB, editor. Moscow: Soil Institute of VV Dokuchaeva Publ.; 2008. 182 p. [Electronic resource]. Available at: http://esoil.ru/images/stories/pdf/Field_guide.pdf (accessed 10.06.2017). In Russian
19. 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. [Electronic resource]. Available at: <http://www.fao.org/3/a-i3794e.pdf>
20. Rozanov BG. Morfologiya pochv [Morphology of soils]. Moscow: Moscow University Publ.; 1983. 320 p. In Russian
21. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Manual on soil chemical analysis]. Moscow: Moscow University Publ.; 1970. 488 p. In Russian
22. Vadyunina AF, Korchagina ZA. Metody issledovaniya fizicheskikh svoystv pochv i gruntov [Methods for studying physical properties of soils and ground]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1973. 400 p. In Russian
23. Parfenova EI, Yarilova EA. Mineralogicheskie issledovaniya v pochvovedenii [Mineralogical research in soil science]. Moscow: USSR AS Publ.; 1962. 198 p. In Russian
24. Trefilova OV, Grodnitskaya ID, Efimov DY. Dynamics of the ecological-functional parameters of replantozems on dumps of open-pit coal mines in Central Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(12):1253-1262. doi: [10.1134/S106422931401013X](https://doi.org/10.1134/S106422931401013X)
25. Kostenkov NM, Komachkova IV, Purtova LN. Soils of technogenic landscapes in the Far East: The Luchegorsk and Pavlovsk coal strip mines. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(11):1049-1058. doi: [10.1134/S1064229313110057](https://doi.org/10.1134/S1064229313110057)
26. Seredina VP, Alekseeva TP, Sysoeva LN, Trunova NM, Burmistrova TI. Organic matter formation processes research in lands damaged after mining operation. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;1(17):18-31. In Russian, English Summary. doi: [10.17223/19988591/17/2](https://doi.org/10.17223/19988591/17/2)
27. Dvurechenskiy VG, Seredina VP. Comparative characterization of the fractional and group composition of humus in embryozems of technogenic landscapes in the mountain-forest zone of the Kuznetsk Basin. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(6):789-797. doi: [10.1134/S1995425515060049](https://doi.org/10.1134/S1995425515060049)
28. Alekseeva TP, Burmistrova TI, Sysoeva LN, Trunova NM, Seredina VP. Process of soil remediation at coal dump using peat preparations. *Ecology and Industry of Russia*. 2016;20(11):39-43. In Russian. doi: [10.18412/1816-0395-2016-11-39-43](https://doi.org/10.18412/1816-0395-2016-11-39-43)
29. Kondakov AN, Voznaya AA. Mineral'nye resursy Kemerovskoy oblasti [Mineral resources of Kemerovo Region. Book 1. Metallic minerals]. Kemerovo: KuzMTU Publ.; 2013. 290 p. In Russian
30. Bowen HJM. Environmental chemistry of the elements. London; New York: Academic Press; 1979. 333 p.
31. Seredina VP. Kaliy i pochvoobrazovanie: Uchebnoe posobie [Potassium and soil formation: Textbook]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2012. 354 p. In Russian

Received 18 April 2017; Revised 14 June 2017; 12 August 2017;

Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Seredina Valentina P, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Soil Science and Soil Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: seredina_v@mail.ru

Dvurechenskiy Vadim G, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrent'eva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: dvu-vadim@mail.ru

Pronina Irina A, Postgraduate Student, Laboratory of Cenozoic Geology, Paleoclimatology and Mineralogical Climate Indicators, VS Sobolev Institute of Geology and Mineralogy, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 3 Akademika Kopt'yuga Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: ira-pro-29@mail.ru

Akinina Anastasiya N, Postgraduate Student, Department of Soil Science and Soil Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: an.akinina@mail.ru

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 579.266:631.465:631.823

doi: 10.17223/19988591/40/3

А.В. Козлов¹, А.Х. Куликова², И.П. Уромова¹

¹Нижегородский государственный педагогический университет
имени Козьмы Минина, г. Нижний Новгород, Россия

²Ульяновский государственный аграрный университет
имени П.А. Столыпина, г. Ульяновск, Россия

Влияние высококремнистых пород (диатомита, цеолита и бентонитовой глины) на активность олиготрофного и автохтонного микробного пула дерново-подзолистой почвы

Описаны закономерности изменения численности олиготрофных и автохтонных бактерий в дерново-подзолистой легкосуглинистой почве, вариабельности ее оксидоредуктазного ферментного комплекса, а также содержания в почве специфического органического вещества (гумуса), происходящие под пролонгированным действием природных кремнийсодержащих материалов – диатомита, цеолита и бентонитовой глины. Установлено стабилизирующее действие пород на численность олиготрофов и ингибирующее действие на представителей автохтонной экологической ниши, а также положительное влияние на активность полифенолоксидаз в почве. Показано, что данные лабораторных экспериментов по бактериальной деградации вещества изучаемых пород подтверждают закономерности, выявленные в полевых исследованиях. За счет снижения активности пероксидаз и стабилизации активности полифенолоксидаз в почве, а также в условиях некоторого перераспределения родового (видового) разнообразия олиготрофной и автохтонной частей почвенного микробиома выявленные взаимосвязи и полученные данные по сохраняемости специфического органического вещества (гумуса) почвы свидетельствуют о том, что диатомит, цеолит и бентонитовая глина являются стабилизаторами микробного статуса почвенно-биотического комплекса в части процессов трансформации гумусовых веществ в почве.

Ключевые слова: полифенолоксидазная и пероксидазная активность; специфическое органическое вещество; природные кремнийсодержащие материалы; стабилизация микробиологии трансформации гумуса.

Введение

Одним из актуальных направлений современных исследований в области почвоведения, в том числе и в его прикладных аспектах, является изучение состояния почвенно-биотического комплекса (ПБК) в условиях его взаимодей-

ствия с альтернативными источниками элементов питания для сельскохозяйственных культур и почвоулучшителями при внесении таковых в пахотный горизонт в высоких (мелиоративных) дозах. Нужно отметить, что многие из них обладают достаточно пролонгированным действием в почве, что вызывает еще больший интерес к изучению изменений в ПБК.

Современные авторы описывают положительные результаты влияния таких веществ, как природные породы различного генезиса, объединенные содержанием в своем составе значительного количества подвижного кремния, на урожайность культурных растений и оптимизацию свойств почв в различных почвенно-климатических зонах [1–6]. Однако в исследованиях недостаточно сведений, которые бы характеризовали процессы, протекающие в коллоидной системе почв, и в особенности с микробиотой, под действием данных материалов [7, 8].

Бактериальная система почвы включает различные экологические функциональные группы, взаимосвязь между которыми осуществляется на основе специфики потребления ресурсов питания и биохимических механизмов регуляции процессов разложения микроконкреций минералов, а также сложных высокомолекулярных органических веществ до простых компонентов, основанных на определенных гомеостатических механизмах, которые и обеспечивают устойчивость ее работы. При этом функционирование всей почвенной микробиоты складывается из последовательности потребления пищевого субстрата, от которой в итоге будут зависеть направленность и биохимическая активность трансформации органосодержащих компонентов и, как следствие, их качественный результат. При этом микробиотическая трансформация неорганической части почвы всегда сопутствует минерализации ее органических веществ [9].

Каждая микробная ассоциация, видовые популяции которой отвечают за определенный процесс, обладает специфическими физиологическими характеристиками, которые и обеспечивают ей то или иное положение в едином биотическом микросообществе почвы. При этом все ассоциаты микробного пула последовательно функционируют согласно универсальной концепции множественности экологических стратегий природных популяций жизни, соответствующих различным типам естественного отбора [10, 11].

Главными ассоциациями «медленной» части бактериального цикла трансформации вещества в почве являются представители олиготрофной и автохтонной групп микроорганизмов – К- и R-стратеги. В превращении органического вещества почвы и растительных остатков их активное развитие наблюдается после типичных зимогенных гидролитиков (L-стратегия развития) и, по сути, представляет собой основной этап утилизации почвенных органических матриц на конечной стадии их превращения в компоненты гумуса и его производных [12, 13].

В связи с тем, что современные исследования практически не касаются изучения изменений в ПБК почвы, протекающих при ее взаимодействии

с кремнийсодержащими материалами, и в особенности в ее олиготрофной и гумустрансформирующей микробных ассоциациях, целью настоящей статьи явились отслеживание таких изменений в условиях дерново-подзолистой легкосуглинистой почвы нечерноземной зоны и выявление направления развития бактериальных ассоциаций К- и R-стратегов в почве с последующим анализом микробного статуса ПБК в контакте с диатомовой, цеолитовой породами и бентонитовой глиной.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в микрополевым опыте на базе картофелеводческого предприятия ООО «Элитхоз» Борского района Нижегородской области в 2015–2016 гг. и в моделируемых лабораторных экспериментах на базе научно-образовательного центра «Биотехнология» и лабораторного комплекса «Эколого-аналитическая лаборатория мониторинга и защиты окружающей среды» при Нижегородском государственном педагогическом университете имени Козьмы Минина (г. Нижний Новгород).

Микрополевой опыт включал контрольный вариант и 9 вариантов с внесением в пахотный слой разных доз диатомита Инзенского (Ульяновская область), цеолита Хотынецкого (Орловская область) и бентонитовой глины Зырянского (Курганская область) месторождений: контроль – вариант без внесения высококремнистых пород (Control), диатомит из расчета 3 тонны на 1 гектар (Diatomite-1), диатомит – 6 т/га (Diatomite-2), диатомит – 12 т/га (Diatomite-3), цеолит – 3 т/га (Zeolite-1), цеолит – 6 т/га (Zeolite-2), цеолит – 12 т/га (Zeolite-3), бентонитовая глина – 3 т/га (Bentonite-1), бентонитовая глина – 6 т/га (Bentonite-2), бентонитовая глина – 12 т/га (Bentonite-3). Обобщенный химический состав изучаемых материалов [14] приведен в табл. 1.

Почва опытного поля – дерново-подзолистая среднедерновая неглубокоподзоленная неоглеенная легкосуглинистая (по [15, 16] – тип дерново-элювозем типичный АУ-ЕЛ-D (C)), которая характеризуется со следующими агрохимическими показателями: обменная кислотность 4,8 ед. pH_{KCl} (среднекислая), содержание гумуса 1,21% (низкое), подвижных соединений фосфора и калия (по Кирсанову) 86 и 110 мг/кг почвы соответственно (средняя обеспеченность), актуального и потенциального кремния (по Матыченкову) 16 и 213 мг/кг (средний уровень дефицита в балансе). В августе 2014 г. участки разбивали на делянки и в гумусо-аккумулятивный горизонт почвы вносили исследуемые породы в соответствии со схемой исследования.

В 2015 г. на делянках опытного поля выращивали озимую пшеницу сорта *Московская 39*. Сорт районирован по Волго-Вятскому региону, среднеспелый, характеризуется устойчивостью к пыльной и твердой головне и септориозу, однако восприимчив к бурой ржавчине и мучнистой росе. Мука из семян данного сорта характеризуется высокими хлебопекарными качествами, а сам сорт считается ценным [17].

Таблица 1 [Table 1]

**Обобщенный химический состав природных
кремнийсодержащих материалов**
[Generalized chemical composition of natural siliceous materials]

Порода [Rock]	Ионообмен- ная емкость, мг-экв./100 г [Ion-exchange capacity, mg-equiv./100 g]	Элемент в оксидной форме (% на абсолютно сухое вещество) [Element in oxide form (% for absolute dry matter)]				
		SiO ₂	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO	MgO
Диатомит [Diatomite] – валовая форма, % [- total form, %]	80	83,1	0,05	1,25	0,52	0,48
– подвижная форма, мг/кг [- mobile form, mg/kg]		12 200	37	350	10	39
Цеолит [Zeolite] – валовая форма, % [- total form, %]	48	56,6	0,23	1,82	13,30	1,90
– подвижная форма, мг/кг [- mobile form, mg/kg]		7 950	260	250	4 800	1 600
Бентонит [Bentonite] – валовая форма, % [- total form, %]	150	52,3	0,12	0,92	5,50	3,20
– подвижная форма, мг/кг [- mobile form, mg/kg]		10 500	165	87	46	14

В 2016 г. на этих же делянках выращивали ячмень сорта *Велес*. Сорт также районирован по Волго-Вятскому региону, характеризуется средней спелостью, слабой поражаемостью пыльной головней, темно-бурой пятнистостью – на уровне стандарта. Сорт пивоваренный, ценный [17].

Опыты проведены со строгим соблюдением методических требований [18]. Учетная площадь делянки 1 м², расположение делянок рендомизированное, повторность – четырехкратная.

Погодные условия в 2015 г. характеризовались несущественным количеством осадков, а сам год в целом более жаркий по сравнению со средними климатическими нормами региона. Метеоусловия 2016 г., наоборот, не отличались дефицитом осадков, а температура воздуха колебалась в пределах нормы с небольшим ее превышением в августе.

Почвенные образцы отбирали непосредственно после уборки культур и анализировали в течение первой недели после отбора. В них определяли численность олиготрофных и автохтонных микроорганизмов, активность оксидоредуктазных ферментов – пероксидазы и полифенолоксидазы, а также содержание органического углерода (гумуса). При этом численность микроорганизмов определяли с помощью посева на плотные питательные

среды (метод Коха) с разделением почвы по Пастеру [19]. Для учета общего количества олиготрофных микроорганизмов использовали «голодный» агар (ГА), численности и родового разнообразия автохтонных бактерий – нитритный агар Теппер (НАТ). Пероксидазную и полифенолоксидазную ферментативную активность почвы определяли пирокатехиновыми титриметрическими методами по К.А. Козлову [20]. Микробиологические анализы проводили со свежими образцами почвы, просеянными через сито с диаметром ячеек 5 мм. Содержание органического углерода (гумуса) определяли в воздушно-сухой почве, просеянной через сито с диаметром ячеек в 0,25 мм, по методу окисления органических веществ серно-хромовой смесью (метод И.В. Тюрина в модификации Б.А. Никитина [21]) со спектрофотометрическим окончанием на спектрофотометре ПЭ-5400 ВИ (ООО «Экротех», Россия).

Взаимодействие природных кремнийсодержащих пород с бактериальными культурами аналогичных групп микроорганизмов изучали в серии моделируемых лабораторных экспериментов.

Накопительную культуру комплекса олиготрофных бактерий получали путем засева жидкого варианта стерильного «голодного» агара (разбавление исходной среды в 20 раз), а культуру автохтонных бактерий – жидкого варианта стерильного нитритного агара Теппер навеской подготовленной почвы и культивированием бактериальных биомасс в термостате в течение 7 суток при температуре +25...27°C [22].

Затем производили засев испытуемых пород полученными бактериальными комплексами. Опыты ставили в стерильных конических колбах на 100 мл, в которые асептически помещали по 40 мл селективной жидкой питательной среды и 1,000±0,001 г высушенной кремнийсодержащей породы, после чего полученную систему асептически засевали 10 мл суспензии 7-суточной накопительной культуры выращенных бактериальных комплексов.

Засеянные колбы помещали в термостат ТСО-1/80 СПУ (ОАО «Смоленское СКТБ СПУ», Россия) и культивировали при +25...27°C в течение 30 суток; 2 раза в сутки содержимое колб встряхивали в течение 1 часа на шейкере ПЭ-6300 (ООО «Экротех», Россия). Через определенные интервалы времени (в 1-й, 3-й, 5-й, 7-й, 10-й, 12-й, 15-й, 20-й, 25-й и 30-й дни культивирования) определяли микробиологические и биохимические показатели содержимого колб. В системе «порода–культура» определяли полифенолоксидазную и пероксидазную ферментативную активность, а также встречаемость некоторых родов и видов бактерий; повторность опытов четырехкратная.

Определение биохимической активности бактериальной суспензии нитритного агара Теппер проводили по прописям определения ферментативной активности почвы с переложением методик на чистую биомассу бактерий (культуральную жидкость) без гомогенизирования бактериальных клеток аналогичными пирокатехиновыми титриметрическими методами по К.А. Козлову [20].

Родовое и видовое разнообразие бактериальных комплексов в почве полевого и системе «порода–культура» лабораторного опытов определяли по встречаемости роста клеток на НАТ и их идентификации по культуральным, физиологическим и биохимическим признакам [23–26], в том числе при помощи световой и люминесцентной микроскопии на микроскопе «БиоТех-330-LED2-Tr» (ООО «Стат», Россия) с акридиновым оранжевым [19]. Структуру родового (видового) разнообразия микроорганизмов оценивали по традиционной схеме доли присутствия доминантов (более 30% одного рода от общего числа выросших клеток), субдоминантов (20–30%), группы среднего обилия (5–20%) и минорных компонентов микробиоценоза (менее 5%) [25]. Коэффициент биохимической трансформации гумусовых компонентов в почве по Муромцеву K_M рассчитывали как численное отношение полифенолоксидазной активности почвы к ее пероксидазной активности.

Математическая обработка полученных данных проведена по В.Ю. Урбаху [27] и Б.А. Доспехову [18] и методами вариационной статистики в виде расчетов среднего арифметического, стандартного отклонения, коэффициента вариации и критерия Фишера с использованием программного обеспечения Microsoft Office Excel 2007.

Результаты исследования и обсуждение

К-отбор (экологическая стратегия насыщения) в целом характеризует почвенную систему микроорганизмов с признаками равновесия различных популяций и максимально возможной их плотностью. Микроорганизмы К-стратегии развития обладают высокой конкурентоспособностью, поддерживают свою численность за счет максимального использования ресурсов, поэтому эволюционно они приспособились к жизни в условиях низких концентраций питательных веществ вслед за активной деятельностью гидролитиков и копиотрофов. Микроорганизмы К-отбора в почве представлены олиготрофными группировками, которые характеризуются длительной жизнью и активностью в почве, поскольку являются основными утилизаторами органического вещества на конечной стадии его превращения. Олиготрофную микрофлору количественно учитывают на средах с низкой концентрацией азота и углерода, тем самым оценивают результат микробного оборота жизненно важных элементов питания для растений и устойчивость почвенно-биотического комплекса как основы среды обитания фито-, зоо- и микробиоценозов.

Р-отбор (экологическая стратегия эксплуатации) приводит к массовому развитию популяций микрофлоры в почве, но при появлении благоприятных условий для ее существования. В почвах такие популяции следуют за активным ростом гидролитиков и олиготрофов, поставляющих им продукты питания от разложения сложных органических соединений, поскольку сами популяции Р-отбора практически не обладают гидролитической фермент-

ной системой. Они слабо адаптированы к условиям обостренной конкуренции и резко снижают свою численность при действии неблагоприятных условий. К такой микрофлоре относятся копиотрофные микроорганизмы, не продуцирующие ферменты гидролиза, а также автохтонная часть микробного пула почвы, образующая окислительно-восстановительный комплекс энзимов, способный к трансформации гумуса.

Оценка состояния каждой из этих групп в ПБК, основанная на измерении численности и ферментативной активности, показывает не только степень развития микробиологических процессов, агрономически важным следствием которых является пополнение почвенной среды доступными формами биогенных элементов, но и направленность преобразования органической части почвенного профиля, что значимо при оценке экологической устойчивости всего почвенно-биотического комплекса. Данные табл. 2 отражают степень влияния различных доз кремнийсодержащих материалов на численность бактериальных К- и R-стратегов в почве полевого опыта.

Таблица 2 [Table 2]

**Влияние кремнийсодержащих материалов на численность
микроорганизмов дерново-подзолистей легкосуглинистой почвы**
[Effect of siliceous materials on the number of microorganisms in sod-podsolic light loamy soil]

Вариант [Variant]	Численность олиготрофных микроорганизмов, $\times 10^5$ КОЕ/г почвы [Oligothrophic microorganisms, $\times 10^5$ colony-forming unit/g of soil]				Численность автохтонных микроорганизмов, $\times 10^5$ КОЕ/г почвы [Autochthonous microorganisms, $\times 10^5$ colony-forming unit/g of soil]			
	2015 г.		2016 г.		2015 г.		2016 г.	
	m $\pm$ SD	V, %	m $\pm$ SD	V, %	m $\pm$ SD	V, %	m $\pm$ SD	V, %
Control	0,26 $\pm$ 0,02	12,2	0,41 $\pm$ 0,02	5,4	0,96 $\pm$ 0,03	6,5	1,29 $\pm$ 0,03	5,1
Diatomite-1	0,29 $\pm$ 0,02	12,3	0,38 $\pm$ 0,01	6,5	0,95 $\pm$ 0,03	7,2	1,03 $\pm$ 0,06	11,6
Diatomite-2	0,29 $\pm$ 0,01	5,9	0,34 $\pm$ 0,01	8,0	0,92 $\pm$ 0,02	3,7	0,96 $\pm$ 0,04	9,0
Diatomite-3	0,31 $\pm$ 0,01	3,1	0,33 $\pm$ 0,02	8,0	0,90 $\pm$ 0,03	5,9	0,94 $\pm$ 0,01	2,5
Zeolite-1	0,27 $\pm$ 0,02	12,1	0,40 $\pm$ 0,01	4,2	0,94 $\pm$ 0,02	5,3	1,14 $\pm$ 0,03	4,6
Zeolite-2	0,28 $\pm$ 0,01	8,7	0,39 $\pm$ 0,01	2,5	0,94 $\pm$ 0,03	5,3	1,01 $\pm$ 0,02	4,1
Zeolite-3	0,30 $\pm$ 0,01	3,2	0,37 $\pm$ 0,01	5,8	0,93 $\pm$ 0,01	2,8	0,97 $\pm$ 0,02	5,1
Bentonite-1	0,32 $\pm$ 0,01	7,0	0,37 $\pm$ 0,01	6,0	0,90 $\pm$ 0,03	7,1	0,90 $\pm$ 0,02	5,1
Bentonite-2	0,33 $\pm$ 0,02	6,8	0,32 $\pm$ 0,02	6,0	0,88 $\pm$ 0,01	2,5	0,83 $\pm$ 0,03	7,4
Bentonite-3	0,35 $\pm$ 0,01	3,7	0,30 $\pm$ 0,01	3,2	0,87 $\pm$ 0,02	4,1	0,78 $\pm$ 0,03	7,5
F _f (F _t = 2,27)	4,99	—	14,94	—	2,08	—	18,67	—

Примечание. Здесь и далее: m $\pm$ SD – средняя арифметическая $\pm$ стандартное отклонение; V – коэффициент вариации (%); F_f – расчетный критерий Фишера в сравнении вариантов при статистическом уровне значимости p < 0,05; F_t = 2,27 – теоретический критерий Фишера при n₁ = 9 и p < 0,05.

[Note. Here and hereinafter: m $\pm$ SD - Arithmetic mean $\pm$ Standard Deviation; V - Variation factor (%); F_f - Settlement Fisher's ratio test in comparison of variants at statistical significance value of p < 0.05; F_t = 2.27 - Theoretical Fisher's ratio test at n₁ = 9 and p < 0.05].

Необходимо отметить, что первый год взаимодействия вещества внесенных пород с почвой оказался неоднозначным как по степени, так и по на-

правленности изменений. В частности, численность олиготрофных бактерий в почве (*Oligothrophic microorganisms*) увеличивалась только к третьей дозе всех пород (до 19% на варианте с диатомитом, до 15% – с цеолитом и до 35% – с бентонитовой глиной) в первый год исследования, однако на второй год она снижалась, и практически в равносильной мере первого года – до 20%, 10% и до 27% по аналогичным вариантам третьей дозы каждой из пород.

Количество автохтонных бактерий в почве (*Autochthonic microorganisms*) имело тенденцию уменьшения в оба года исследования, которое только усилилось ко второму году: примерно в одинаковой степени (на 27 и 25%) на вариантах с максимальной дозой диатомовой и цеолитовой пород, а также на 40% – на аналогичном варианте с бентонитом. В среднем за годы исследований с увеличением дозы материала мера снижения количества автохтонных микроорганизмов в почве выстроилась в ряд «цеолит–диатомит–бентонит» и соответственно составила 16, 19 и 27%.

За два года исследований под действием кремнийсодержащих пород установлены стабилизация олиготрофной микробной ниши в почве и снижение активности микроорганизмов, участвующих в минерализации гумусовых компонентов почвы. Нужно отметить, что неодинаковая степень уменьшения численности рассматриваемых групп бактерий в почве по годам исследования, по-видимому, обусловлена как различными погодными условиями вегетационных периодов двух лет, так и пролонгированностью взаимодействия внесенных материалов с почвой [28].

Развитие бактерий К- и R-отбора в почве сопровождается выделением ими в почвенную систему оксидоредуктазных ферментов – полифенолоксидаз и пероксидаз.

Пероксидаза (донор: H_2O_2 – оксидоредуктаза, НКФ 1.11.1.7) – двухкомпонентный фермент, катализирующий реакции окисления фенольных производных различного происхождения с помощью перекиси водорода или иных органических перекисей до хинонов и их производных. В почвах пероксидаза принимает участие в трансформации ароматических веществ и гумусовых матриц.

Полифенолоксидаза (донор: кислородоредуктаза, НКФ 1.10.3.1) – медьсодержащий фермент, который катализирует реакции окисления полифенолов за счет кислорода воздуха. В почвах полифенолоксидаза участвует в превращении органических соединений ароматического ряда в хиноны, которые при дальнейшей конденсации с аминокислотами и пептидами образуют первичные молекулы гуминовых кислот.

Влияние кремнийсодержащих материалов на рассматриваемый ферментный комплекс почвы в более активной степени сказалось на ее полифенолоксидазной активности (табл. 3).

Полученные результаты свидетельствовали о влиянии варианта с третьей дозой диатомита, а также вариантов со всеми рассматриваемыми дозами бентонитовой глины на усиление активности полифенолоксидаз дерново-

подзолистой почвы (Polyphenoloxidase activity) уже в первый год исследований – повышение активности на 6% от диатомовой, а также от 6 до 11% от бентонитовой пород. На второй год хоть и минимальным из всех материалов, но статистически достоверным оказалось и положительное действие цеолита – от 9 до 15% в зависимости от дозы материала. Влияние диатомита и бентонита на второй год действия только усилилось: увеличение активности полифенолоксидазных ферментов в почве варьировало от 12 до 18% на вариантах с различными дозами диатомовой породы и от 15 до 24% – с различными дозами бентонитовой глины.

Таблица 3 [Table 3]

**Влияние кремнийсодержащих материалов на ферментативную
активность дерново-подзолистой легкосуглинистой почвы**
[Effect of siliceous materials on enzymatic activity of sod-podsolic light loamy soil]

Вариант [Variant]	Активность полифенолоксидазы [Polyphenoloxidase activity, ml 0.01 N of I ₂ solution/g of soil]				Активность пероксидазы [Peroxidase activity, ml 0.01 N of I ₂ solution/g of soil]			
	2015 г.		2016 г.		2015 г.		2016 г.	
	m ± SD	V, %	m ± SD	V, %	m ± SD	V, %	m ± SD	V, %
Control	4,14±0,04	1,9	5,23±0,04	1,4	5,71±0,10	3,6	6,12±0,06	2,0
Diatomite-1	4,29±0,04	2,1	5,86±0,05	1,8	5,66±0,17	5,9	6,18±0,05	1,7
Diatomite-2	4,36±0,05	2,2	6,11±0,06	2,1	5,60±0,13	4,8	6,01±0,06	2,1
Diatomite-3	4,39±0,15	6,7	6,19±0,08	2,5	5,59±0,12	4,3	5,88±0,07	2,2
Zeolite-1	4,17±0,11	5,5	5,69±0,11	3,9	5,68±0,14	4,9	6,10±0,10	3,3
Zeolite-2	4,20±0,07	3,5	5,92±0,14	4,6	5,62±0,15	5,5	6,04±0,10	3,2
Zeolite-3	4,23±0,06	3,0	6,02±0,15	5,0	5,60±0,15	5,4	6,01±0,08	2,7
Bentonite-1	4,40±0,04	1,9	5,99±0,06	2,1	5,74±0,13	4,4	6,14±0,05	1,7
Bentonite-2	4,56±0,05	2,2	6,36±0,15	4,7	5,63±0,14	4,9	5,91±0,07	2,2
Bentonite-3	4,61±0,08	3,4	6,48±0,09	2,8	5,60±0,13	4,8	5,80±0,07	2,4
F _f (F _t = 2,27)	4,28	–	11,12	–	0,13	–	3,02	–

Активность ферментов пероксидаз в почве (Peroxidase activity) имела тенденцию ингибирования в первый год и статистически снижалась от третьей дозы диатомита и бентонита (в среднем по максимальной дозе пород на 4%) на второй год. В целом за два года пероксидазная активность почвы была на одном уровне со значением контрольных вариантов. Необходимо отметить, что стабилизация почвенных пероксидаз и относительная активизация полифенолоксидаз под действием кремнийсодержащих материалов могут способствовать оптимизации состояния гумусовых веществ самой почвы [6, 29].

Для того чтобы оценить потенциальное влияние рассматриваемых пород на численность олиготрофных и автохтонных бактерий, а также на их ферментативную активность без участия собственно почвенного вещества, и в первую очередь его органической части, нами поставлена серия лабораторных экспериментов по изучению микробиологического отклика рас-

смаатриваемых бактерий и состояния системы их метаболизма от вещества кремнийсодержащих материалов.

На рис. 1 представлена динамика численности живых клеток олиготрофов и автохтонов в системе «порода–культура» в условиях 30-дневной экспозиции выдержки их взаимодействия.

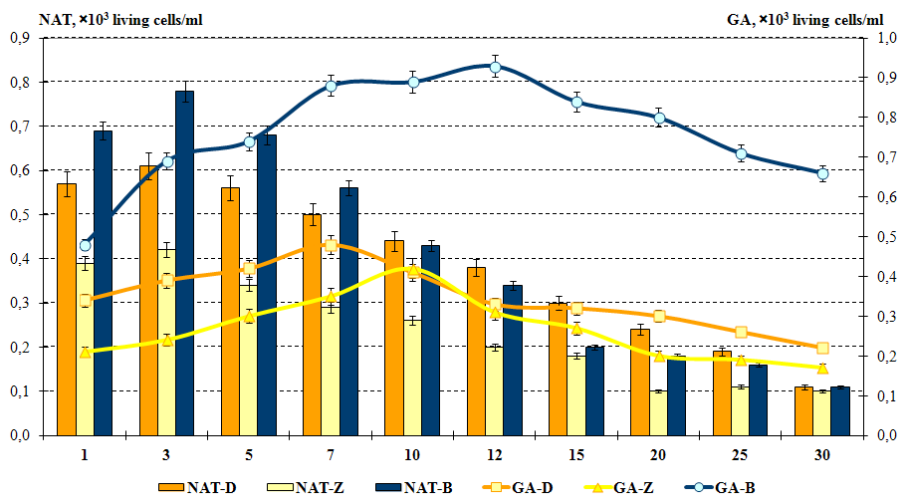


Рис. 1. Динамика численности живых клеток автохтонных (НАТ) и олиготрофных (ГА) бактерий при биохимической деградации кремнийсодержащих пород в условиях лабораторного эксперимента.

По горизонтали: день учета численности клеток; по вертикали: NAT, $\times 10^3$ living cells/ml и GA, $\times 10^3$ living cells/ml – численность живых клеток в мл суспензии; NAT-D, NAT-Z, NAT-B и GA-D, GA-Z, GA-B – численность живых клеток на нитритном агаре Тетпер и «голодном» агаре при взаимодействии с диатомитом, цеолитом и бентонитом соответственно

[Fig. 1. Population dynamics of autochthonous (NAT) and oligotrophic (GA) bacteria live cells during biochemical degradation of siliceous rocks in a laboratory experiment.

On the X-axis: 1...30 - Day of counting the number of cells; NAT-D, NAT-Z, NAT-B and GA-D, GA-Z, GA-B - Number of live cells on nitrite agar Tepper and on "starvation" agar during interaction with diatomite, zeolite and bentonite, respectively; on the Y-axis 1 and 2: NAT, $\times 10^3$ live cells/ml and GA, $\times 10^3$ live cells/ml - Number of live cells in ml of suspension]

В результате проведенных исследований выявили снижение численности автохтонных микроорганизмов относительно исходного титра в системах со всеми рассматриваемыми материалами. Максимальное количество бактерий присутствовало на 3-й день при культивировании бактериальной массы с диатомитом и бентонитом ($0,61$ и $0,78 \times 10^5$ живых клеток/мл соответственно), после чего наблюдали спад жизнеспособности биомассы. Аналогичная, но малочисленная закономерность отслеживалась и в отношении цеолитовой породы.

В системах «порода–культура» при культивировании олиготрофов до 7–12-го дня экспозиции наблюдали увеличение количества живых клеток (до $0,48$, $0,42$ и $0,93 \times 10^5$ живых клеток/мл соответственно в системе с диатомитом, цеолитом и бентонитовой глиной), после чего шло незначительное снижение показателей. Нужно отметить, что если в случае с автохтонными бактериями, культивируемыми на нитритном агаре Теппер, жизнеспособность биомассы угнеталась (количество клеток к концу экспозиции взаимодействия оказалось много ниже исходного титра), то в опытах с олиготрофами их численность на завершении выравнивалась с исходными значениями.

Оксидоредуктазная активность культуральной жидкости эксперимента с автохтонными бактериями имела аналогичные между породами закономерности, но различные направления изменений в зависимости от определяемого фермента (рис. 2).

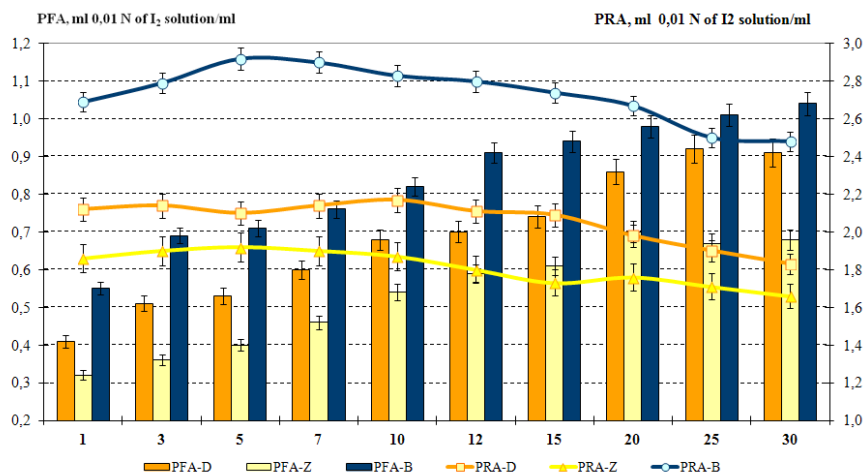


Рис. 2. Динамика полифенолоксидазной (ПФА) и пероксидазной (ПРА) активности бактериальной суспензии автохтонных микроорганизмов при биохимической деградации кремнийсодержащих пород в условиях лабораторного эксперимента. По горизонтали: день учета активности ферментов; по вертикали: ПФА, ml 0,01 N of I₂ solution/ml и ПРА, ml 0,01 N of I₂ solution/ml – количество ml 0,01 Н раствора I₂ на мл суспензии; ПФА-D, ПФА-Z, ПФА-B и ПРА-D, ПРА-Z, ПРА-B – полифенолоксидазная и пероксидазная активность бактериальной суспензии при взаимодействии с диатомитом, цеолитом и бентонитом соответственно [Fig. 2. Polyphenoloxidase (PFA) and peroxidase (PRA) activity dynamics of bacterial suspension of autochthonous microorganisms during biochemical degradation of siliceous rocks in a laboratory experiment. On the X-axis: 1...30 - Day of recording enzyme activity; PFA-D, PFA-Z, PFA-B and PRA-D, PRA-Z, PRA-B - Polyphenoloxidase and peroxidase activity of bacterial suspension during interaction with diatomite, zeolite and bentonite, respectively; on the Y-axis 1 and 2: PFA, ml 0,01 N of I₂ solution/ml and PRA, ml 0.01 N of I₂ solution/ml - ml 0.01 N of I₂ solution/ ml of suspension]

Так, полифенолоксидазная активность стабильно повышалась до 30-го дня опытов: до 0,92, 0,70 и 1,04 мл 0,01 Н раствора I_2 /мл на варианте с диатомовой, цеолитовой и бентонитовой породами соответственно. Активность пероксидазы, наоборот, держалась на уровне более 2,0 мл 0,01 Н раствора I_2 /мл при деградации диатомита до 20-го дня, на уровне 1,9–1,8 мл 0,01 Н раствора I_2 /мл при деградации цеолита до 12-го дня и на уровне около 3,0 мл 0,01 Н раствора I_2 /мл при деградации бентонитовой глины до 12-го дня эксперимента, после чего шел плавный спад активности данного фермента в системах.

Нужно отметить, что бактериальная деградация кремнийсодержащих материалов, происходящая в постановочных экспериментах, способствовала стабилизации условий жизнеобеспечения для К-стратегов, выделенных из дерново-подзолистой почвы, – олиготрофов, и ингибировала жизнедеятельность R-стратегов – автохтонных бактерий. Ферментный комплекс систем «порода–культура» активизировался в отношении полифенолоксидаз, и в особенности от взаимодействия культур с диатомитом и бентонитовой глиной. Аналогичные закономерности ранее отслежены в полевом опыте.

Из [30–34] известно, что изменение встречаемости бактериальных представителей некоторых родов (видов) микроорганизмов в почве может свидетельствовать об изменении направленности трансформации специфического органического вещества почвы и предгумусовых соединений. Более того, встречаемость некоторых родов специфических олиготрофов, а также видов актиномицетов рода *Nocardia* может служить существенным идентификационным признаком таких закономерностей [23, 35–37]. В почве полевого опыта и культуральной жидкости лабораторных экспериментов нами выявлено определенное распределение встречаемости некоторых олиготрофных и автохтонных бактерий в зависимости от вариантов исследования, которое показано в табл. 4.

Проведенные исследования в целом по двум годам показали некоторое уменьшение встречаемости в почве клеток таких бактерий, как *Micromonospora* и *Arthrobacter*, на варианте с диатомитом, *Bactoderma* и *Micromonospora* – на варианте с цеолитом, а также *Arthrobacter* и *Micromonospora* – на варианте с бентонитовой глиной. Количество псевдомонад в почве вело себя неоднозначно как в зависимости от породы, так и в зависимости от ее дозы, встречаемость нокардий – также в зависимости от изучаемых материалов. В частности, количество вида *Rubra* переходило из группы среднего обилия либо в минорные компоненты (вариант с дозами цеолита), либо отсутствовало (варианты с диатомитом и бентонитом). Встречаемость вида *Corallina* имело аналогичную тенденцию, но более выраженную на второй год исследований. Вид *Mucosum* снижался в общей доле идентифицированных клеток, но в менее выраженной степени, чего нельзя сказать про вид *Symbiotica*, встречаемость которого нетипична для микробного пула почв нечерноземной зоны.

Таблица 4 [Table 4]

**Распределение встречаемости некоторых олиготрофных
и автохтонных микроорганизмов в дерново-подзолистой
легкосуглинистой почве под действием кремнийсодержащих материалов**
[Occurrence of some oligotrophic and autochthonous microorganisms
in sod-podsolic light loamy soil under the influence of siliceous materials]

Genus (species) of the microorganism	Вариант [Variant]									
	Con- trol	D ₁	D ₂	D ₃	Z ₁	Z ₂	Z ₃	B ₁	B ₂	B ₃
2015 г. – полевой эксперимент [2015 - Field experiment]										
Arthrobacter	++	+++	+	+	+	+	+	++	+	+
Bactoderma	+	++	++	+	++	++	++	++	+	+
Micromonospora	0	+	0	+	+	++	++	+	++	0
Pseudomonas	++	++	++	0	+++	++	+	+	+	0
Nocardia:										
– Noc. Rubra	++	0	+	0	++	++	+	0	0	0
– Noc. Corallina	+++	+++	++	+	+++	+++	++	++	++	+
– Noc. Mucosum	++	++	+++	++	++	++	++	++	+	+
– Noc. Symbiotica	0	0	+	+++	0	+	+	+	++	+++
2016 г. – полевой эксперимент [2016 - Field experiment]										
Arthrobacter	++	++	+	0	+	0	+	+	0	0
Bactoderma	+	+++	++	++	0	++	++	++	+	+
Micromonospora	+	0	+	0	+	++	0	+	0	0
Pseudomonas	+++	+++	+++	+	++++	+++	++	++	++	+
Nocardia:										
– Noc. Rubra	++	0	0	0	+	0	+	0	0	0
– Noc. Corallina	+	++	+	0	++	+	0	+	0	0
– Noc. Mucosum	+++	+++	+++	++++	++	+++	++	+++	++	+
– Noc. Symbiotica	+	+	+	++	0	++	+++	+++	+++	++++
2017 г. – лабораторный эксперимент [2017 - Laboratory experiment]*										
Arthrobacter	+++		++			++			+	
Bactoderma	+		++			+			++	
Micromonospora	++++		+++			+++			+++	
Pseudomonas	+++		++			++			+	
Nocardia:										
– Noc. Rubra	++++		+			++			0	
– Noc. Corallina	+++		0			+			0	
– Noc. Mucosum	+++		++			+			+	
– Noc. Symbiotica	0		+			0			++	

Примечание. Genus (species) of a microorganism – род (вид) микроорганизма; Control – контроль, D₁–D₃, Z₁–Z₃, B₁–B₃ – варианты с различными дозами диатомита, цеолита и бентонита соответственно; встречаемость: ++++ – доминантная (более 30% одного рода (вида) микроорганизма от общего числа выросших клеток); +++ – субдоминантная (20–30%); ++ – среднего обилия (5–20%); + – минорных компонентов (менее 5%); 0 – отсутствие роста рода (вида) микроорганизма на питательной среде; * – встречаемость рода (вида) микроорганизма указана по дню выявления максимальной численности всех живых клеток в бактериальной суспензии.

[Note. D₁–D₃, Z₁–Z₃, B₁–B₃ - Variants with various doses of diatomite, zeolite and bentonite, respectively; Occurrence: ++++ Dominant (more than 30% of one microorganism genus (species) of the total number of grown cells); +++ Subdominant (20-30%); ++ Average abundance (5-20%); + Minor components (less than 5%); 0 - Lack of microorganism genus (species) growth on culture medium; * Occurrence of the microorganism genus (species) is specified by the day when the maximum number of all live cells was detected in bacterial suspension].

В отношении вида *Symbiotica* установлено стабильное повышение встречаемости, более или менее выраженное для всех рассматриваемых по-

род, – до среднего обилия в почве на варианте с цеолитом, субдоминантного обилия – на варианте с диатомитом и доминантного – на варианте с бентонитовой глиной.

Поскольку нокардии видов *Rubra* и *Corallina* доминируют в почвах с сильным преобладанием процессов минерализации гумуса над его синтезом, по данным изменениям можно судить о том, что снижение их встречаемости в зависимости от изучаемых материалов свидетельствует как минимум об ингибировании процессов деградации гумусовых компонентов в удобренной почве при ее использовании в качестве субстрата для выращивания сельскохозяйственных культур. Весьма отчетливое увеличение встречаемости вида *Symbiotica*, типичного для почв, в которых выражен дерновый процесс, может свидетельствовать о стабилизации процессов гумусообразования и его сохранения в почве.

Оценка встречаемости родов (видов) автохтонных бактерий в условиях лабораторного эксперимента по потенциальной бактериальной деградации кремнийсодержащих пород подтвердила тенденции, отслеженные в условиях полевого опыта.

Для того чтобы оценить общую направленность микробиологической функции трансформации гумусовых компонентов почвы, которая изменяется под действием кремнийсодержащих материалов, необходимо рассмотреть варьирование интегрального микробиотического показателя – коэффициента биохимической трансформации гумусовых компонентов по Муромцеву (табл. 5), поскольку именно он вычленяет накопление и активность полифенолоксидазных ферментов в общем оксидоредуктазном комплексе почвы, отвечающих за синтез гумусовых соединений.

Таблица 5 [Table 5]

Изменение коэффициента биохимической трансформации гумусовых компонентов по Муромцеву (K_M) в дерново-подзолистой легкосуглинистой почве под действием кремнийсодержащих материалов
[Change in the coefficient of biochemical transformation of humic components according to Muromtsev (K_M) in sod-podsolic light loamy soil under the influence of siliceous materials]

K_M , у.е. [C_M , conventional unit]	Вариант [Variant]									
	Control	D ₁	D ₂	D ₃	Z ₁	Z ₂	Z ₃	B ₁	B ₂	B ₃
2015	0,73	0,76	0,78	0,79	0,73	0,75	0,76	0,77	0,81	0,82
2016	0,85	0,95	1,02	1,05	0,93	0,98	1,00	0,98	1,08	1,12
Среднее за 2 года исследований [Average for 2 years]	0,79	0,85	0,90	0,92	0,83	0,86	0,88	0,87	0,94	0,97

Установлено, что коэффициент Муромцева имел положительное направление изменения по отношению к контролю, стабильно повышался по всем рассматриваемым вариантам и при этом наиболее существенно – до 2-й дозы материала: на 0,11 усл. ед. в отношении диатомита, на 0,07 усл. ед. в отношении цеолита и на 0,15 усл. ед. в отношении бентонита. Отсюда следует, что взаимодействие изучаемых пород с дерново-подзолистой почвой способствует стабилизации ее микробного пула и его ферментативной активности при трансформации гумусовых соединений, что, в свою очередь, повышает сохраняемость специфического органического вещества в плодородном слое.

В табл. 6 приведены данные по содержанию специфического органического вещества (гумуса) в дерново-подзолистой почве и его вариации в зависимости от вида и дозы природного кремнийсодержащего материала, которые подтверждают ранее описанные закономерности в изменении микробиологических и биохимических показателей почвы.

Таблица 6 [Table 6]

**Изменение содержания специфического органического вещества (гумуса)
в дерново-подзолистой почве в условиях взаимодействия
с кремнийсодержащими материалами**
[Change in specific organic matter content (humus) in sod-podsolic soil
during interaction with siliceous materials]

Вариант [Variant]	Содержание гумуса в почве [Humus content in soil], %			
	2015 г.		2016 г.	
	m ± M	V, %	m ± M	V, %
Control	1,21±0,01	2,0	1,24±0,01	2,0
Diatomite-1	1,22±0,01	1,4	1,26±0,01	1,6
Diatomite-2	1,23±0,01	1,5	1,27±0,01	1,3
Diatomite-3	1,26±0,02	2,2	1,27±0,02	1,7
Zeolite-1	1,21±0,01	1,5	1,25±0,01	2,1
Zeolite-2	1,22±0,01	1,2	1,26±0,02	2,1
Zeolite-3	1,22±0,01	1,7	1,26±0,01	1,0
Bentonite-1	1,23±0,02	2,7	1,27±0,02	1,7
Bentonite-2	1,26±0,01	1,0	1,29±0,01	1,3
Bentonite-3	1,27±0,01	1,3	1,29±0,01	1,7
F _f (F _t = 2,27)	5,20	–	2,28	–

Выявлено, что в целом по микрополевому опыту критерий Фишера оказался выше теоретического значения как в первый год исследования, так и на второй год, что говорит о наличии существенной разницы между вариантами исследования по отношению к контролю. Поскольку в течение двух лет исследования содержание гумуса в почве не уменьшается, а привнос свежего азотсодержащего органического вещества в пахотный горизонт отсутствует, можно говорить о прямом стабилизирующем действии изучаемых материалов на содержание специфического органического вещества

в гумусо-аккумулятивном слое почвы. Кроме того, данное действие несколько усилилось на второй год исследований, в особенности на вариантах с диатомитом и бентонитовой глиной, что, очевидно, объясняется позитивным пролонгированным взаимодействием высококремнистых пород с веществом почвы [34].

Сопоставляя полученные нами данные нужно отметить, что поскольку используемые материалы не содержат в своем составе органических компонентов, являются носителями сложных минеральных адсорбционно-каталитических и ионообменных центров, но при этом, как показано, активно участвуют в изменении численности микроорганизмов-органотрофов и оксидоредуктазной ферментативной активности почвы, по-видимому, вещество данных пород вступает в физико-химическое и биохимическое взаимодействие с промежуточным и специфическим органическим веществом самой почвы, а также участвует в активизации процессов биохимической переработки первичных органических компонентов (растительные остатки, детрит) в предгумусовые матрицы. Данные закономерности в значительной степени согласуются с выводами N. Jajgava с соавт. (2003), H. Xiubin и H. Zhanbin (2001), P.J. Leggoa (2006) и B. Eyheraguibel с соавт. (2008).

Заключение

Проведенные исследования в условиях микрополевого опыта показали оптимизирующее влияние природных кремнийсодержащих материалов (диатомита, цеолита и бентонитовой глины) на совокупность показателей состояния бактериальных ассоциаций К-отбора (олиготрофов), а также ингибирующее действие на некоторые бактерии R-отбора (автохтонных представителей) дерново-подзолистой почвы полевого опыта. Результаты лабораторных экспериментов, в которых не участвовало собственно почвенное органическое вещество, статистически подтвердили закономерности, выявленные в полевых испытаниях. За счет снижения активности пероксидаз и стабилизации активности полифенолоксидаз в почве, а также в условиях некоторого перераспределения родового (видового) разнообразия олиготрофной и автохтонной частей почвенного микробиома выявленные взаимосвязи и полученные данные по сохраняемости специфического органического вещества (гумуса) почвы позволяют расценивать диатомит, цеолит и бентонитовую глину как стабилизаторы микробного статуса ПБК в части процессов трансформации гумусовых веществ в почве.

Литература

1. Agafonov E.V., Khovanskii M.V. Effect of bentonite on the fertility of an ordinary chernozem // Eurasian Soil Science. 2014. Vol. 47, № 5. P. 478–482.
2. Козлов А.В., Куликова А.Х., Уромова И.П. Биологическая активность дерново-подзолистой почвы и продуктивность агрофитоценозов в зависимости от применения

- высококремнистых пород в качестве почвенных кондиционеров // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. 2017. № 11 (260), вып. 39. С. 155–166.
3. Лобода Б.П., Багдасаров В.Р., Фицура Д.Д. Влияние удобрения на основе цеолитсодержащих трепелов Хотынецкого месторождения на урожайность и качество картофеля // Агрохимия. 2014. № 3. С. 28–35.
 4. Матыченков И.В., Пахненко Е.П. Изменение содержания подвижных фосфатов почвы при внесении активных форм кремния // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2013. № 3 (23). С. 24–28.
 5. Pirzad A., Mohammadzadeh S. Zeolite use efficiency variation under water deficit stress in grass pea and lentil // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2016. № 9 (3). С. 291–303.
 6. Janjgava N., Kardava M., Androni Kashvili T., Khazavadze N. Efficiency of natural zeolites and organic zeolite fertilizers in garlic growing // Bulletin Georgian Academy Science. 2003. № 168 (2). PP. 305–308.
 7. Бочарникова Е.А., Матыченков В.В., Матыченков И.В. Кремниевые удобрения и мелиоранты: история изучения, теория и практика применения // Агрохимия. 2011. № 7. С. 84–96.
 8. Козлов А.В., Куликова А.Х., Яшин Е.А. Роль и значение кремния и кремнийсодержащих веществ в агроэкосистемах // Вестник Мининского университета. 2015. № 2 (10). С. 23.
 9. Torsvik V., Ovreas L. Microbial diversity and function soil: from genes to ecosystem // Current opinion in Microbiology. 2002. Vol. 5. P. 240–245.
 10. Арчегова И.Б., Панюков А.Н., Кузнецова Е.Г., Ковалева В.А. Роль биологического фактора в процессе формирования почвы в таежной зоне // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3, Биология. 2016. № 2. С. 127–139.
 11. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М. : Изд-во МГУ, 2005. 445 с.
 12. Матаруева И.А. Микробиологические закономерности формирования гумусных запасов дерново-подзолистых почв. Кострома : Изд-во КГСХА, 2005. 190 с.
 13. Targulian V.O., Goryachkin S.V. Soil memory: types of record, carriers, hierarchy and diversity // Revista Mexicana de Ciencias Geologicas. 2004. Vol. 21. PP. 1–8.
 14. Дистанов У.Г. Минеральное сырье. Опал-кристаллитовые породы : справочник. М. : Геоинформарк, 1998. 27 с.
 15. Наумов В.Д. География почв. Почвы России. М. : Проспект, 2016. 344 с.
 16. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
 17. Шабина И.С., Вилков В.С., Кузнецова Л.П. Характеристика основных сортов сельскохозяйственных культур, рекомендованных для возделывания в Волго-Вятском регионе. Нижний Новгород : Юнион Принт, 2010. 150 с.
 18. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. : ИД Альянс, 2011. 352 с.
 19. Практикум по микробиологии : учеб. пособие для студентов вузов / А.И. Нетрусов, М.А. Егорова, Л.М. Захарчук и др. ; под ред. А.И. Нетрусова. М. : Академия, 2005. 608 с.
 20. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М. : Наука, 2005. 252 с.
 21. Мамонтов В.Г., Гладков А.А. Практикум по химии почв. М. : ФОРУМ : ИНФРА-М, 2015. 272 с.
 22. Безбородов А.М., Квеситадзе Г.И. Микробиологический синтез. СПб. : Проспект Науки, 2011. 144 с.
 23. Теппер Е.З. Микроорганизмы рода *Nocardia* и разложение гумуса // Агрохимия. 1981. № 5. С. 156–157.

24. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Лысак Л.В., Зенова Г.М. Физикохимия и биология торфа. Методы оценки численности и разнообразия бактериальных и актиномицетных комплексов торфяных почв. Томск : Изд-во Том. гос. пед. ун-та, 2010. 97 с.
25. Лысак Л.В., Добровольская Т.Г., Скворцова И.Н. Методы оценки и бактериального разнообразия почв и идентификации почвенных бактерий. М. : МАКС Пресс, 2003. 120 с.
26. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. London, New York : Springer, 2010. Vol. 4. 949 p.
27. Урбах В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М. : Изд-во Академии наук СССР, 1963. 324 с.
28. Xiubin H., Zhanbin H. Zeolite application for enhancing water infiltration and retention in loess soil // Resources, conservation and recycling. 2001. Vol. 34. PP. 45–52.
29. Leggoa P.J., Ledesertb B., Christies G. The role of clinoptilolite in organo-zeolite systems used for phytoremediation // Science of the total environment. 2006. Vol. 363. PP. 1–10.
30. Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Экология почв. М. : Изд-во МГУ, 2012. 412 с.
31. Семенов В.М., Когут Б.М. Почвенное органическое вещество. М. : ГЕОС, 2015. 233 с.
32. Lehmann J., Kleber M. The contentious nature of soil organic matter // Nature. 2015. Vol. 528, № 7580. PP. 60–68.
33. Paterson E., Sim A. Soil-specific response functions of organic matter mineralization to the availability of labile carbon // Global Change Biology. 2013. Vol. 19, № 5. PP. 1562–1571.
34. Eyheraguibel B., Silvestre J., Morard P. Effects of humic substances derived from organic waste enhancement on the growth and mineral nutrition of maize // Bioresource Technology. 2008. № 99. PP. 4206–4212.
35. Аристовская Т.В. Микробиология процессов почвообразования. Л. : Наука, 1980. 187 с.
36. Мальцева Н.Н., Гордиенко С.А., Изжеурова В.В. Использование гуминовых кислот олигонитрофильными микроорганизмами // Почвоведение. 1974. № 12. С. 84–89.
37. Масько А.А., Щербакова Т.А., Галушко Н.А., Кленицкая И.А. О характере иммобилизации полифенолоксидазы почвой // Почвоведение. 1992. № 5. С. 60–65.

*Поступила в редакцию 31.08.2017 г.; повторно 31.10.2017 г.;
принята 17.11.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г..*

Авторский коллектив:

Козлов Андрей Владимирович – канд. биол. наук, доцент, доцент кафедры экологического образования и рационального природопользования, заведующий лабораторным комплексом «Эколого-аналитическая лаборатория мониторинга и защиты окружающей среды» Нижегородского государственного педагогического университета имени Козьмы Минина (Россия, 603950, г. Нижний Новгород, ул. Ульянова, 1).

E-mail: a_v_kozlov@mail.ru

Куликова Алевтина Христофоровна – д-р с.-х. наук, профессор, заведующая кафедрой почвоведения, агрохимии и агроэкологии Ульяновского государственного аграрного университета имени П.А. Столыпина (Россия, 432017, г. Ульяновск, б-р Новый Венец, 1).

E-mail: agroec@yandex.ru

Уромова Ирина Павловна – д-р с.-х. наук, доцент, профессор кафедры биологии, химии и биолого-химического образования, заведующая научно-образовательным центром «Биотехнология» Нижегородского государственного педагогического университета имени Козьмы Минина (Россия, 603950, г. Нижний Новгород, ул. Ульянова, 1).

E-mail: uromova2012@yandex.ru

For citation: Kozlov AV, Kulikova AH, Uromova IP. Effect of high-siliceous rocks (diatomite, zeolite and bentonite clay) on the activity of the oligotrophic and autochthonous microbial pool in sod-podsolic soil. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;40:44–65. doi: 10.17223/19988591/40/3 In Russian, English Summary

Andrey V. Kozlov¹, Alevtina H. Kulikova², Irina P. Uromova¹

¹Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University, Nizhny Novgorod, Russian Federation

²Stolypin Ulyanovsk State Agricultural University, Ulyanovsk, Russian Federation

**Effect of high-siliceous rocks (diatomite, zeolite and bentonite clay)
on the activity of the oligotrophic and autochthonous microbial pool
in sod-podsolic soil**

At present, a relevant issue in soil science is analysis of soil–biotic complex condition in connection with using natural siliceous materials as fertilizers and ameliorants. In this regard, the aim of this research was to study soil microbial status using the example of microorganisms of oligotrophic and autochthonous ecological niches, as the main representatives of K- and R-life support strategies, which are responsible for transformation of soil organic matter, including humus.

In microfield experiments (2015–2016), launched in sod-podsolic soil of Nizhny Novgorod Region, we investigated the effect of various doses of three natural siliceous materials - diatomite of the Inzensky field (Ulyanovsk region), zeolite of the Hotynetsky field (Oryol region), and bentonite clay of the Zyrian field (Kurgan region) on oxidoreductase enzymatic activity of the soil, and on the number of oligotrophic and autochthonous microorganisms in it, as well as humus content (See Table 1 for chemical composition of natural siliceous materials used in the experiment). In lab experiments, we carried out dynamic tests on potential biochemical degradation of rock matter by the accumulative cultures of bacterial complexes, isolated from the soil. We launched field experiments according to standard rules of carrying out microplot field studies (registration area of a plot - 1 m², arrangement of plots - randomized, replication - quadruple). The number of bacterial cells was determined by Koch's method using nitrite agar Tepper and "starvation" agar. Enzymatic activity was determined by pyrocatechol titrimetric methods; identification of genus (species) diversity of bacteria - according to cultural, physiological and biochemical characteristics, including by light and luminescent microscopy with acridine orange; content of specific organic matter (humus) in soil - by its oxidation with sulfur-chromium mixture and spectrophotometric measuring.

Under conditions of a two-year field experiment (See Table 2), we observed an insignificant decrease in the number of oligotrophic bacteria in soil (from the maximum dose of all rocks, on average, up to 6%), and also an essential decrease in the quantity of autochthonous microorganisms (up to 16–19% in variants with the greatest dose of zeolite and diatomite, respectively; up to 27% in the similar variant with bentonite clay). Polyphenoloxidase activity of soil (See Table 3) increased up to 9% in case of zeolite use, up to 13% - in case of diatomite use, and up to 18% of the maximum dose of bentonite. Peroxidase activity of soil tended to be slightly inhibited. In laboratory experiments on potential bacterial degradation of rock matter (See Figure 1), we revealed similar regularities– the number of autochthonous bacteria steadily decreased by the end of the experiment (to 0.11×10^5 live cells/ml), but the number of viable cells of oligotrophic microorganisms was stabilized with reference values (on average, to 0.22 , 0.17 and 0.66×10^5 of live cells/ml in three rocks).

We established a positive effect of the matter of siliceous materials on the accumulative culture polyphenoloxidase activity of autochthonous microorganisms (See Figure 2), as well as redistribution of genus (species) occurrence of their identified cells (See Table 4). Here, we observed a reduction in the number of *Nocardia Rubra* (from 30% to 5%) and *Nocardia Corallina* (from 20% to 5% of the total number of

grown cells), as well as an increase in *Nocardia Symbiotica* occurrence (up to 20% in the variant with zeolite, up to 30% in the variant with diatomite and more, than 30% in the variant with bentonite clay). Similar regularities are also revealed during two years of field tests on siliceous materials. On the basis of all obtained data and positive dynamics of humus biochemical transformation coefficient (See Table 5) and its content in soil (See Table 6) it can be asserted that the interaction of the studied rocks with sod-podsolic soil promotes stabilization of its microbial pool of K- and the R-life support strategies and its enzymatic activity during transformation of humic compounds, which, in its turn, increases the retention of specific organic matter in the fertile layer. The revealed interrelations allow us to regard diatomite, zeolite and bentonite clay as stabilizers of the microbial status of the soil-biotic complex concerning the processes of humic substances transformation in soil.

The article contains 2 Figures, 6 Tables and 37 References.

Key words: polyphenoloxidase and peroxidase activity; specific organic matter; natural siliceous materials, stabilization of humus transformation microbiology.

References

1. Agafonov EV, Khovanskii MV. Effect of bentonite on the fertility of an ordinary chernozem. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(5):478-482. doi: [10.1134/S1064229314050020](https://doi.org/10.1134/S1064229314050020)
2. Kozlov AV, Kulikova AH, Uromova IP. Biological activity of the cespitose-podsolic soil and productivity agrophytocenosis in dependence from use of high-siliceous breeds as soil conditioners. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2017;39(11(260)):155-166. In Russian, English Summary
3. Loboda BP, Bagdasarov VR, Fitsuro DD. Effect of fertilizers based on zeolites and zeolite-containing tripolites from the Khotynetsky deposit on the yield and quality of potatoes. *Agrokhimiya = Agricultural chemistry*. 2014;3:28-35. In Russian
4. Matychenkov IV, Pakhnenko EP. Change of the content of mobile phosphates of soil when introducing active forms of silicon. *Vestnik Ulyanovskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii = Vestnik of Ulyanovsk State Agricultural Academy*. 2013;3(23):24-28. In Russian
5. Pirzad A, Mohammadzadeh S. Zeolite use efficiency variation under water deficit stress in grass pea and lentil. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya = Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2016;9(3):291-303. doi: [10.17516/1997-1389-2016-9-3-291-303](https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-3-291-303)
6. Janjgava N, Kardava M, Khazaradze N. Efficiency of natural zeolites and organic zeolite fertilizers in garlic growing. *Bull Georgian Acad Sci*. 2003;168(2):305-308.
7. Bocharnikova EA, Matychenkov VV, Matychenkov IV. Silicon fertilizers and ameliorants: The history of study and the theory and practice of application. *Agrokhimiya = Agricultural Chemistry*. 2011;7:84-96. In Russian
8. Kozlov AV, Kulikova AH, Yashin EA. Role and value of silicon and siliceous substances in agroecosystems. *Vestnik Mininskogo universiteta = Vestnik of Minin University*. 2015;2(10):23. In Russian
9. Torsvik V, Ovreas L. Microbial diversity and function soil: from genes to ecosystem. *Current opinion in Microbiology*. 2002;5:240-245. PMID: [12057676](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12057676/)
10. Archegova IB, Panyukov AN, Kuznetsova EG, Kovaleva VA. On the role of biological factor in soil formation of the taiga zone. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Series 3. Biology*. 2016;2:127-139. doi: [10.21638/11701/spbu03.2016.210](https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.210)
11. Zvyagintsev DG, Babyeva IP, Zenova GM. *Biologiya pochv [Soil Biology]*. Moscow: Moscow State University Publ.; 2005. 445 p. In Russian
12. Matarueva IA. *Mikrobiologicheskie zakonomernosti formirovaniya gumusnykh zasposov*

- derново-podzolistykh pochv [Microbiological regularities of humus stocks formation in sod-podsolic soils]. Kostroma: KGSKhA Publ.; 2005. 190 p. In Russian
13. Targulian VO, Goryachkin SV. Soil memory: Types of record, carriers, hierarchy and diversity. *Revista Mexicana de Ciencias Geologicas*. 2004;21(1):1-8.
 14. Distanov UG. Mineral'noe syr'e. Opal-kristobalitovye porody: spravochnik [Mineral raw materials. Opal-cristobalite rocks: Reference book]. Moscow: Geoinformark Publ.; 1998. 27 p. In Russian
 15. Naumov VD. Geografiya pochv. Pochvy Rossii [Geography of soils. Soils of Russia]. Moscow: Prospekt Publ.; 2016. 344 p. In Russian
 16. 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
 17. Shabina IS, Vilkov VS, Kuznetsova LP. Kharakteristika osnovnykh sortov sel'skokhozyaystvennykh kul'tur, rekomen-dovannykh dlya vozdeleyvaniya v Volgo-Vyatskom regione [Characteristics of crop main varieties, recommended for cultivation in the Volga-Vyatka region]. Nizhny Novgorod: Yunion Print Publ.; 2010. 150 p. In Russian
 18. Dospekhov BA. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy) [Methods of field experiment (With the basics of statistical processing of research results)]. Moscow: Alyans Publ.; 2011. 352 p. In Russian
 19. Netrusov AI, Egorova MA, Zakharchuk LM, Kolotilova NN, Kotova IB, Semenova EV, Tatarinova NYu, Ugol'kova NV, Tsavkelova EA, Bobkova AF, Bogdanov AG, Danilova IV, Dinarieva TYu, Zinchenko VV, Ismailov AD, Kurakov AV, Maksimov VN, Mil'ko ES, Nikitina EP, Ryzhkova EP, Semenov AM, Khomyakova DV, Cherdyntseva TA, Yudina TG. Praktikum po mikrobiologii [Workshop on Microbiology]. Netrusov AI, editor. Moscow: Akademiya Publ.; 2005. 608 p. In Russian
 20. Khaziev FK. Metody pochvennoy enzimologii [Methods of soil enzymology]. Moscow: Nauka Publ.; 2005. 252 p. In Russian
 21. Mamontov VG, Gladkov AA. Praktikum po khimii pochv [Workshop on soil chemistry]. Moscow: FORUM Publ., INFRA-M Publ.; 2015. 272 p. In Russian
 22. Bezborodov AM, Kvesitadze GI. Mikrobiologicheskii sintez [Microbiological synthesis]. St. Petersburg: Prospekt Nauki Publ.; 2011. 144 p. In Russian
 23. Tepper EZ. Mikroorganizmy roda *Nocardia* i razlozhenie gumusa [Microorganisms of *Nocardia* genus and humus decomposition]. *Agrokhimiya = Agricultural Chemistry*. 1981;5:156-157. In Russian
 24. Dobrovolskaya TG, Golovchenko AV, Lysak LV, Zenova GM. Fizikokhimiya i biologiya torfa. Metody otsenki chis-lennosti i raznoobraziya bakterial'nykh i aktinomitsennykh kompleksov torfyanykh pochv [Physical chemistry and biology of peat. Methods of number and variety assessment of bacterial and actinomycete complexes of peat soils]. Tomsk: Tomsk State Pedagogical University Publ.; 2010. 97 p. In Russian
 25. Lysak LV, Dobrovolskaya TG, Skvortsova IN. Metody otsenki bakterial'nogo raznoobraziya pochv i identifikatsii pochvennykh bakteriy [Methods of bacterial variety assessment of soils and identification of soil bacteria]. Moscow: MAKSS Press Publ.; 2003. 120 p. In Russian
 26. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. Krieg NR, Staley JT, Brown DR, Hedlund BP, Paster BJ, Ward NL, Ludwig W, Whitman WB, editors. London, New York: Springer; 2010. Vol. 4. 949 p. doi: [10.1007/978-0-387-68572-4](https://doi.org/10.1007/978-0-387-68572-4)
 27. Urbakh VYu. Matematicheskaya statistika dlya biologov i medikov [Mathematical statistics for biologists and health professionals]. Moscow: Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR Publ.; 1963. 324 p. In Russian
 28. Xiubin H, Zhanbin H. Zeolite application for enhancing water infiltration and retention in

- loess soil. *Resources, Conservation and Recycling*. 2001;34:45-52. doi: [10.1016/S0921-3449\(01\)00094-5](https://doi.org/10.1016/S0921-3449(01)00094-5)
29. Leggoa PJ, Ledesertb B, Christies G. The role of clinoptilolite in organo-zeolite systems used for phytoremediation. *Science of the Total Environment*. 2006;363:1-10. doi: [10.1016/j.scitotenv.2005.09.055](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.09.055)
30. Dobrovolskiy GV, Nikitin ED. *Ekologiya pochv* [Soil Ecology]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2012. 412 p. In Russian
31. Semenov VM, Kogut BM. *Pochvennoe organicheskoe veshchestvo* [Soil organic matter]. Moscow: GEOS Publ.; 2015. 233 p. In Russian
32. Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. *Nature*. 2015;528(7580):60-68. doi: [10.1038/nature16069](https://doi.org/10.1038/nature16069)
33. Paterson E, Sim A. Soil-specific response functions of organic matter mineralization to the availability of labile carbon. *Global Change Biology*. 2013;19(5):1562-1571. doi: [10.1111/gcb.12140](https://doi.org/10.1111/gcb.12140)
34. Eyheraguibel B, Silvestre J, Morard P. Effects of humic substances derived from organic waste enhancement on the growth and mineral nutrition of maize. *Bioresource Technology*. 2008;99:4206-4212. doi: [10.1016/j.biortech.2007.08.082](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2007.08.082)
35. Aristovskaya TV. *Mikrobiologiya protsessov pochvoobrazovaniya* [Microbiology of soil formation processes]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 187 p.
36. Malytseva NN, Gordienko SA, Izzheurova VV. Ispol'zovanie guminovykh kislot oligonitrofil'nymi mikroorganizmami [Use of humic acids of oligonitrophilic microorganisms]. *Pochvovedenie*. 1974;12:84-89. In Russian
37. Mas'ko AA, Shcherbakova TA, Galushko NA, Klenitskaya IA. O kharaktere immobilizatsii polifenoloksidazy pochvoy [On the character of polyphenoloxidase immobilization by soil]. *Pochvovedenie*. 1992;5:60-65. In Russian

Received 31 August 2017; Revised 31 October 2017;
Accepted 17 November 2017; Published 26 December 2017

Authors info:

Kozlov Andrey V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Ecological Education and Rational Environmental Management, Head of the Laboratory complex "Ecological and Analytical Laboratory for Environmental Monitoring and Protection", Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University, 1 Ulyanov Str., Nizhny Novgorod 603950, Russian Federation.

E-mail: a_v_kozlov@mail.ru

Kulikova Alevtina H, Dr. Sci. (Agric.), Professor, Head of the Department of Soil Science, Agrochemistry and Agroecology, Stolypin Ulyanovsk State Agricultural University, 1 Novyy Venets Bl., Ulyanovsk 432017, Russian Federation.

E-mail: agroec@yandex.ru

Uromova Irina P, Dr. Sci. (Agric.), Professor, Head of the Department of Biology, Chemistry and Biological and Chemical Education, Head of the Scientific and Educational Center "Biotechnology", Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University, 1 Ulyanov St., Nizhny Novgorod 603950, Russian Federation.

E-mail: uromova2012@yandex.ru

БОТАНИКА

УДК 581.9 (57.012)

doi: 10.17223/19988591/40/4

О.Е. Валуйских, Ю.А. Дубровский, Е.Е. Кулюгина, В.А. Канев

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

Редкие растения окрестностей г. Хальмерсале (Северный Урал): эколого-фитоценогическая приуроченность, структура популяций, охрана

Работа выполнена в рамках госзадания на тему «Структурно-функциональная организация растительных сообществ, разнообразие флоры, лишено- и микобиоты южной части национального парка «Югыд ва» (№ AAAA-A16-116021010241-9) при поддержке гранта РФФИ-Коми № 16-44-110167

*Представлены данные о распространении и состоянии ценопопуляций редких сосудистых растений южной части национального парка «Югыд ва» в окрестностях г. Хальмерсале (Республика Коми). Во флоре ключевого участка выявлены местонахождения 23 охраняемых в регионе видов, большая часть которых является реликтами и эндемиками и отмечена здесь впервые. Приведена характеристика их мест обитания в горно-лесном, подгольцовом, горно-тундровом и гольцовом высотных поясах. Для семи таксонов (*Cryptogramma crispa*, *Anemonastrum biarmense*, *Gypsophyla uralensis*, *Rhodiola rosea*, *R. quadrifida*, *Silene paucifolia* и *Tephroseris atropurpurea*) представлены сведения о численности, онтогенетической и половой структуре ценопопуляций, дана оценка их состояния.*

Ключевые слова: *сосудистые растения; структура ценопопуляций; Красная книга; национальный парк «Югыд ва».*

Введение

Особое значение в сохранении мест произрастания редких видов растений на западном макросклоне Северного и Приполярного Урала играет национальный парк «Югыд ва» – крупнейший по площади (1 894 133 га) природоохранный объект федерального значения в Республике Коми, включенный в Список объектов всемирного наследия ЮНЕСКО [1, 2]. Первозданные ландшафты парка включают экотопы для большого числа редких видов сосудистых растений, среди которых есть реликты и эндемики Урала, а также таксоны, находящиеся на границе своего распространения и представленные малочисленными локальными популяциями. Флора сосудистых

растений резервата насчитывает 695 видов [3, 4], из них 125 видов (18%) подлежит охране на региональном и федеральном уровнях или нуждается в постоянном контроле численности популяций.

Обширная территория национального парка в ботаническом отношении исследована неравномерно, местами – крайне недостаточно [3–5]. Наименее изучена в силу своей труднодоступности южная часть резервата (бассейны рек Щугор и Подчерье). Опубликованные данные о растительном мире бассейна р. Щугор в верхнем течении эпизодичны [6–9], а сведения о ботаническом разнообразии данного района, подтвержденные гербарными образцами (по данным материалов гербария SYKO Института биологии Коми НЦ УрО РАН) и публикациями, крайне бедны или отсутствуют. В 1940-х гг. в междуречье рек Подчерье и Щугор обследование растительного покрова проведено Ю.П. Юдиным, однако эти результаты остались неопубликованными и хранятся в архиве Коми НЦ УрО РАН. Популяционные исследования редких и охраняемых растений, занесенных в Красные книги Российской Федерации и Республики Коми, на данной территории ранее не проводились.

Выявление новых мест произрастания редких видов и характеристика современного состояния их ценопопуляций являются одним из основополагающих этапов изучения биоразнообразия растительного мира ключевых территорий, а также важным критерием при планировании природоохранной деятельности. Цель настоящей работы заключалась в получении сведений о местонахождениях редких и охраняемых видов сосудистых растений, определении эколого-фитоценотической приуроченности и оценке состояния их ценопопуляций в ранее не исследованном районе южной части национального парка «Югыд ва».

Материалы и методики исследования

Район исследований (63°81' с. ш., 59°15' в. д.) расположен на западном макросклоне Северного Урала в окрестностях г. Хальмерсале (хребет Тельпосиз) в бассейне р. Хальмерья верховья р. Щугор в южной части национального парка «Югыд ва» (рис. 1). Этот участок Уральских гор имеет среднегорный рельеф с высокогорными формами выветривания, представленными скалами, останцами, крупнокаменными осыпями, а также многочисленными карами и цирками, днища которых заполнены озерами, постоянными ледниками и снежниками. Горные поднятия территории сложены кварцитами, песчаниками, сланцами, гнейсами, гранитами и другими породами [10, 11]. Климат в районе исследования суровый и резко континентальный, с преобладанием холодного периода над умеренно-теплым (среднегодовая температура воздуха составляет –2,4°C), большой суммой осадков (до 1 000 мм за год) и сравнительно коротким безморозным периодом (60–80 дней) [1, 13].

Согласно геоботаническому районированию данный регион относится к Восточноуральско-Западносибирской подпровинции Урало-Западносибир-

ской таежной провинции Евразийской таежной области и располагается в подзоне северной тайги [12]. По схеме районирования, принятой для Республики Коми, он входит в округ пармовых и горных еловых, пихтовых и пихтово-еловых лесов с участием кедра и лиственницы на Северном и Приполярном Урале [13].

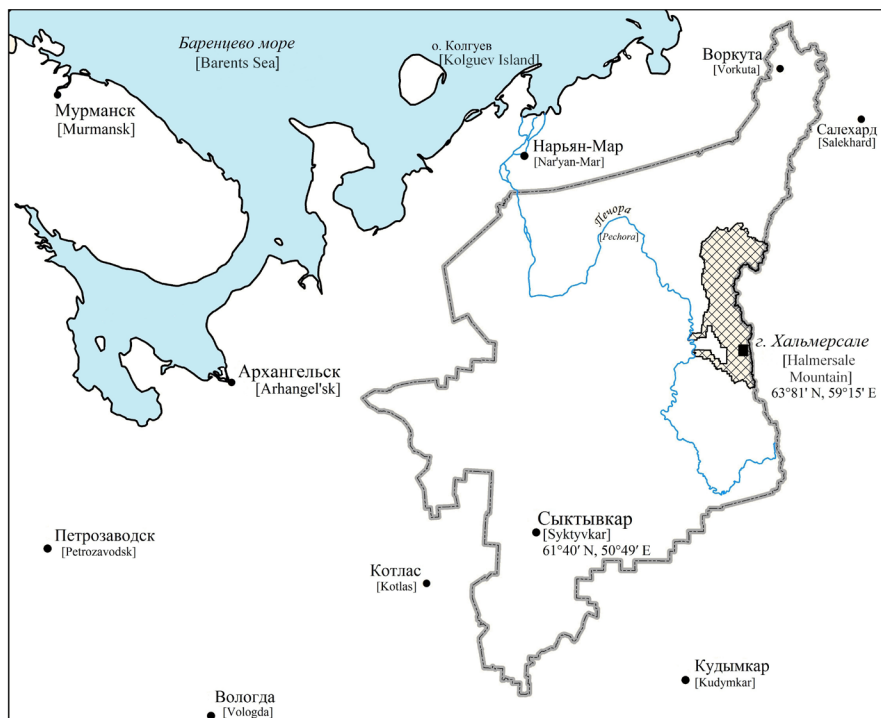


Рис. 1. Карта-схема района исследований на территории Республики Коми. Участок работ в границах национального парка «Югыд ва» обозначен черным квадратом
[Fig. 1. Schematic map of the study area. The Komi Republic, Yugyd Va National Park. Dark square - Study site]

Для района исследований характерно несколько высотных поясов растительности: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и гольцовый. Они сменяют друг друга при подъеме вверх по высотному градиенту. Лесная растительность поднимается в горы до высоты 550–650 м над ур. м. Выше расположен горно-тундровый пояс, сменяющийся с уровня 800–1 000 м гольцовым. На равнинной части данной территории преобладают темнохвойные леса, в долинах гор – лиственничные и еловые редколесья, с подъемом в горы сменяющиеся березовыми редколесьями, ерниковыми, кустарничковыми, лишайниковыми тундрами. В разных высотных поясах встречаются ивняки (вдоль водотоков, в ложбинах стока), луга (по берегам ручьев и горным

склонам), кроме них – ерники и болотные комплексы. Пойменные участки заняты ивняками, перемежающимися с разнотравно-злаковыми лугами [8].

Полевые исследования проведены в июле 2016 г. Для характеристики эколого-фитоценологических условий произрастания редких видов применяли комплекс стандартных геоботанических [14–17] и флористических [18] методов. Растительный покров ключевого участка описывали на пробных площадях вдоль экологических профилей, заложенных с учетом высотного градиента при маршрутном обследовании территории. Изучение локальной флоры ключевого участка выполняли маршрутным методом с осмотром всех встречающихся типов экотопов и приуроченных к ним растительных сообществ. Протяженность радиальных маршрутов составляла 8–10 км. Списки видового состава документированы гербарными сборами, хранящимися в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO). Названия сосудистых растений приведены по сводке С.К. Черепанова [19] с учетом последних изменений, приведенных в Красной книге Республики Коми [20].

Для изучения состояния ценопопуляций применяли подходы и методы популяционной биологии растений [21–24]. В сообществах с участием редких видов закладывали трансекты, которые разбивали на учетные площадки размером 0,25 и 1 м² с регистрацией особей разного онтогенетического состояния. В зависимости от рельефа и площади исследуемой ценопопуляции учетные площадки располагали линейно по трансекте длиной 20–30 м или параллельно примыкающими друг к другу полосами длиной 8–10 м. При выделении онтогенетических состояний использовали концепцию дискретного описания онтогенеза с учетом особенностей индивидуального развития исследованных видов. Онтогенетический спектр ценопопуляции определен как соотношение растений разных онтогенетических состояний, выраженное в процентах от общего числа особей [21]. Счетной единицей являлась особь семенного происхождения, при партикуляции – парциальный куст. Для каждой ценопопуляции определяли площадь (м²), численность особей (шт.), среднюю и экологическую плотность растений (экз./м²), индекс восстановления [25], выражающийся отношением молодых особей к взрослой части популяции. Типизацию онтогенетических спектров проводили согласно классификации «дельта-омега» [26] с определением индексов возрастной (Δ) и эффективности (ω).

Результаты исследования и обсуждение

Флора ключевого участка насчитывает 272 вида растений, относящихся к 163 родам и 59 семействам. В окрестностях г. Хальмерсале выявлено 23 вида (8,5% от общего числа таксонов), редких и нуждающихся в биологическом надзоре на территории республики (таблица).

Большинство из них относится к группе особей категории статуса редкости 2 – сокращающиеся в численности (*Cryptogramma crispa*, *Pinus sibirica*,

**Редкие и охраняемые растения окрестностей г. Хальмерсале
(Северный Урал, Республика Коми)
[Rare and protected plants of Halmersale mountain vicinities (Northern Urals, Komi Republic)]**

Вид / Семейство [Species / Family]	Категория охраны [Protection category]*		Численность [Population]**	Высотные пояса [Altitudinal belts]***	Растительные сообщества [Plant communities]
	КК РК [RDB KR]	КК РФ [RDB RF]			
<i>Anemonastrum biarmense</i> (Juz.) Holub / Ranunculaceae	2	б/н b/m	200–300, > 1000	ГЛ, ПГ, ГТ, Г [F, LF, MT, SD]	Повсеместно: леса и редколесья, различные типы горных тундр, ерники, луга, бечевни- ки, каменные россыпи [everywhere: forests and light forests, mountain tundra, dwarf birch bushes, meadows, towpath communities and stony fields]
<i>Cardamine bellidifolia</i> L. / Brassicaceae	3	–	< 50	Г [SD]	Кустарничково-лишайниковые тундры [dwarf shrub-lichen tundra]
<i>Cryptogramma crispa</i> (L.) R. Br. / Cryptogrammaceae	2	–	100–200	ГТ [MT]	Разреженные травяно-моховые фитоценозы, каменные россыпи [stony herb-moss communities, stony fields]
<i>Diapensia lapponica</i> L. / Diapensiaceae	3	–	< 50	ГТ [MT]	Пятнистые: кустарничково-травяно-лишай- никово-моховые и кустарничково-мохово-ли- шайниковые тундры [patched dwarf shrub-herb- lichen-moss and dwarf shrub-moss-lichen tundra]
<i>Gypsophyla uralensis</i> Less. / Caryophyllaceae	2	–	20–50, < 500	ГТ [MT]	Пятнистые кустарничково-лишайниковые тундры, каменные россыпи [patched dwarf shrub-lichen tundra, stony fields]
<i>Harrimanella hypnoides</i> (L.) Cov. / Ericaceae	б/н b/m	–	< 100	ГТ [MT]	Кустарничково-моховые тундры [Dwarf shrub-moss tundra]
<i>Hedysarum arcticum</i> B. Fedtsch. / Fabaceae	б/н b/m	–	< 1000	ГТ, Г [MT, SD]	Кустарничково-осоково-моховые тундры; кустарничково-лишайниковые тундры [dwarf shrub-sedge-moss tundra, dwarf shrub-lichen tundra]
<i>Lagotis uralensis</i> Schischk. / Scrophulariaceae	4	–	< 50	ГТ [MT]	Кустарничково-осоково-моховые тун- дры, разнотравные луговины [dwarf shrub-sedge-moss tundra, herb meadow]

Продолжение табл. [Table (continuation)]

Вид / Семейство [Species / Family]	Категория охраны [Protection category]*		Численность [Population]**	Высотные пояса [Altitudinal belts]***	Растительные сообщества [Plant communities]
	КК РК [RDB KR]	КК РФ [RDB RF]			
<i>Leucorchis albida</i> (L.) E. Mey. / Orchidaceae	3	–	+	III [LF]	Заболоченные кустарничково-долго- мошные березовые редколесья [overlogged dwarf shrub-polytrichum birch woodlands]
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv. / Ericaceae	б/н b/m	–	< 100	Г [SD]	Кустарничково-моховые тундры [dwarf shrub-moss tundra]
<i>Oxuria dygyna</i> (L.) Hill / Polygonaceae	3	–	100–200	III [LF] ГТ, Г [MT, SD]	Березовые редколесья веерниковые [calamagrostis birch woodlands]; осоково-кладониевые тундры, разнотравные луговины [sedge-lichen tundra, herb meadows]
<i>Phyllodoce caerulea</i> (L.) Bab. / Ericaceae	б/н b/m	–	< 100	ГТ [MT]	Филлодоце-чернично-цетрариевые и ку- старничково-моховые тундры, ерники ку- старничково-гравяно-моховые [phyllodoce- bilberry-lichen tundra, dwarf shrub-moss tundra, dwarf shrub-herb-moss dwarf birch communities]
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour / Pinaceae	2	–	> 1000	ГЛ, III [F, LF] ГТ [MT]	Во всех типах лесов и редколесий, болотных комплексках [all types of forests and woodlands, mires]; пятнистые кустарничково-мохово-лишайнико- вые тундры [patched dwarf shrub-moss-lichen tundra]
<i>Polemonium boreale</i> Adams. subsp. <i>nudipedum</i> (Klok.) R.Kam. / Polemoniaceae	4	–	< 50	Г [SD]	Кустарничково-лишайниковые тундры [dwarf shrub-lichen tundra]
<i>Polypodium vulgare</i> L. / Polypodiaceae	3	–	< 50	Г [SD]	Каменные россыпи [stony fields]
<i>Ranunculus sulphureus</i> C.J. Phipps / Ranunculaceae	3	–	50–100	ГТ, Г [MT, SD]	Разнотравные луговины вдоль ручьев [herb meadows]

Продолжение табл. [Table (continuation)]

Вид / Семейство [Species / Family]	Категория охраны [Protection category]*		Численность [Population]**	Высотные пояса [Altitudinal belts]***	Растительные сообщества [Plant communities]
	КК РК [RDB KR]	КК РФ [RDB RF]			
<i>Rhodiola quadrifida</i> (Pall.) Fisch. et C.A. Mey / Crassulaceae	2	–	< 50	ГТ, Г [MT, SD]	Пятнистые кустарничково-травяно-лишайниково-моховые и кустарничково-лишайниковые тундры, каменные россыпи [patched dwarf shrub-herb-lichen-moss tundra, dwarf shrub-lichen tundra, stony fields]
<i>Rhodiola rosea</i> L. / Crassulaceae	2	3	200–300, > 1000	ГЛ, ПГ [F, MF] ГТ, Г [MT, SD]	Березняки и лиственничники травяного типа, березовые редколесья; бечевники, луга [birch forests and grassy larch forests, birch woodlands, towpath communities, meadows]; травяно-моховые, осоково-мохово-лишайниковые и кустарничково-лишайниковые тундры, разнотравно-злаковые луга [herb-moss tundra, sedge-moss-lichen tundra, dwarf shrub-lichen tundra, herb-grass meadows]
<i>Silene paucifolia</i> Ledeb. / Caryophyllaceae	3	–	50–100	ГТ [MT]	Лишайниковые тундры: петрицевые и флавоцеттариевые, каменные россыпи [lichen tundra, stony fields]
<i>Tephroseris atropurpurea</i> (Ledeb.) Holub / Asteraceae	3	–	100–200	ГТ [MT] Г [SD]	Кустарничково-осоково-моховые, кустарничково-моховые и пятнистые кустарничково-травяно-лишайниково-моховые тундры [dwarf shrub-sedge-moss tundra, dwarf shrub-moss tundra, patched dwarf shrub- herb-lichen-moss tundra]; осоково-мохово-лишайниковые, пятнистые кустарничково-осоково-лишайниковые, кустарничково-лишайниковые тундры, травяно-моховые луговины [sedge-moss-lichen tundra, patched dwarf shrub-sedge-lichen and dwarf shrub-lichen tundra, herb-moss meadows]

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

Вид / Семейство [Species / Family]	Категория охраны [Protection category]*		Численность [Population]**	Высотные пояса [Altitudinal belts]***	Растительные сообщества [Plant communities]
	КК РК [RDB KR]	КК РФ [RDB RF]			
<i>Thymus talijevii</i> Klok. et Shost. / Lamiaceae	2	–	+	ГТ [MT]	Каменные россыпи [stony fields]
<i>Veronica alpina</i> L. / Scrophulariaceae	б/н b/m	–	< 50	Г [SD]	Каменные россыпи, бечевники, раз- нотравные луговины [stony fields, tow- path communities, herb meadows]
<i>Xamlenis acaulis</i> (L.) Tzvel. (<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.) / Caryophyllaceae	б/н b/m	–	< 100	Г [SD]	Осоково-мохово-лишайниковые, кустарничково- лишайниковые, пятнистые: кустарничково-тра- вяно-лишайниково-моховые и кустарничково- осоково-лишайниковые тундры [sedge-moss-lichen and dwarf shrub-lichen tundra, patched dwarf shrub- herb-lichen-moss and dwarf shrub-sedge-lichen tundra]

Примечание. * – категории статуса редкости приведены согласно Красной книге Республики Коми (2009) и Красной книге Российской Федерации (2008); б/н – виды, включенные в Приложение к перечисленным Красным книгам как нуждающиеся в биологическом надзоре; ** – приведены усредненные значения численности ценопопуляций; + – единичные экземпляры, < – до, > – более; *** – высотные пояса растительности: горно-лесной (ГЛ), подгольцовый (ПГ), горно-тундровый (ГТ) и голецовый (Г).

[Note. *protection categories according to the Red Data Book of the Komi Republic (2009) and the Red Data Book of Russia (2008); b/m - species included in the attachment to the Red Data Books as requiring bio monitoring; **mean values of population number (individual plant was a counting unit); +single plants, < up to, > more than; ***altitudinal belts: mountain forest (F), light forests (LF), mountain tundra (MT), stony deserts (SD).

Gypsophyla uralensis, *Anemonastrum biarmense*, *Rhodiola rosea*, *R. quadrifida*, *Thymus talijevii*) и 3 – редкие (*Polypodium vulgare*, *Leucorchis albida*, *Oxyria dygyna*, *Ranunculus sulphureus*, *Cardamine bellidifolia*, *Silene paucifolia*, *Diapensia lapponica*, *Tephroseris atropurpurea*) [20]. Кроме того, на исследованной территории обнаружено два вида (*Lagotis uralensis* и *Polemonium boreale*) с категорией 4 – неопределенные по статусу и таксоны, нуждающиеся в биологическом надзоре за численностью и состоянием популяций на территории республики (*Hamilenis acaulis*, *Hedysarum arcticum*, *Harrimanelia hypnoides*, *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Veronica alpina*). Отметим, что *Rhodiola rosea* и *Anemonastrum biarmense* охраняются на федеральном уровне [27]. Детальные популяционные исследования проведены для семи видов редких и охраняемых растений (*Cryptogramma crispa*, *Anemonastrum biarmense*, *Gypsophyla uralensis*, *Rhodiola rosea*, *R. quadrifida*, *Silene paucifolia* и *Tephroseris atropurpurea*), для остальных оценена только численность. Географическое расположение исследованных ценопопуляций редких видов представлено на рис. 2.

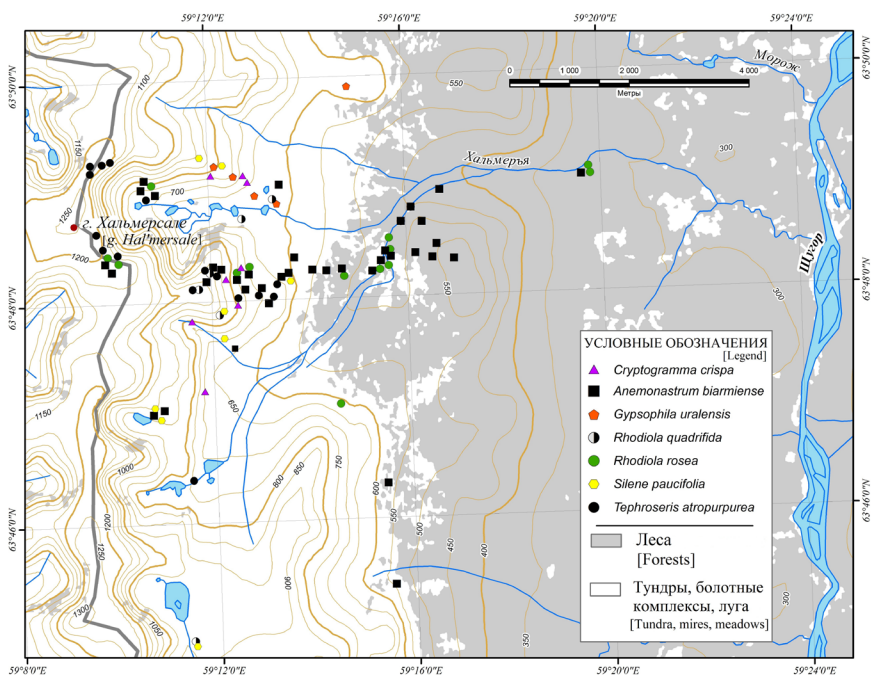


Рис. 2. Местонахождения редких видов растений в пределах ключевого участка (г. Хальмерсале, Северный Урал, Республика Коми)

[Fig. 2. Location of rare plant habitats within the study area (Halmersale Mountain, Northern Urals, Komi Republic)]

***Cryptogramma crispa* (криптограмма курчавая)** – горный скальный папоротник, единичные популяции которого известны из некоторых точек

Приполярного и Северного Урала [20, 28] и считаются реликтовыми [29]. Местонахождения *C. crispa* на территории Республики Коми являются крайними восточными точками в ареале этого европейского (малоазиатско-европейского по А.С Мочалову [30]) вида. В районе исследований отмечен в горно-тундровом поясе (высота более 830 м над ур. м.), где обследованы две его ценопопуляции в средней части горного склона восточной экспозиции, в разреженных травяно-моховых сообществах среди каменных россыпей (см. таблицу). Пространственное расположение растений *C. crispa* определяется особенностями микрорельефа и долей свободного пространства между камнями, необходимого для развития особей. Площадь таких скоплений составляла 30–50 м², численность – до 100 особей (дерновинок спорофита). Взрослые особи со спороносными вайями расположены в расщелинах между камнями со средней плотностью размещения 1,2–1,5 экз./м², экологическая плотность составляет 1,7–1,9 экз./м². Молодые спорофиты в исследуемых ценопопуляциях не обнаружены. Вероятно, это является следствием длительного формирования гаметофита и развития спорофита в условиях короткого вегетационного периода, что характерно для *C. crispa* [31]. Так, сложная репродуктивная биология этого вида, дефицит мест прорастания спор среди каменных россыпей затрудняют процесс воспроизведения и являются причинами невысокой численности ценопопуляций. Сведения о подробной характеристике возрастной структуры ценопопуляций *C. crispa* отсутствуют, а их состояние на территории Республики Коми нуждается в более подробном изучении.

***Anemonastrum biarmiense* (ветреник пермский)** – эндемичный уральский вид с достаточно широкой эколого-фитоценоотической приуроченностью, встречается от Полярного до Южного Урала на всем протяжении горных цепей [32]. Относится к наиболее уязвимым таксонам местной флоры и как уральский эндемик включен в Красную книгу Республики Коми [20], а также в Приложение к Красной книге Российской Федерации [27] как нуждающийся в биологическом надзоре таксон. В районе исследований *A. biarmiense* встречается повсеместно, в широком диапазоне высот от 326 до 1 200 м над ур. м., образуя крупные по площади ценопопуляции. В составе горно-лесного пояса (320–540 м над ур. м.) тяготеет к березнякам зеленомошного и травяного типа, в подгольцовом высотном поясе встречается повсеместно под пологом горных лиственничников травяных, а также в березовых редколесьях травяных и долгомошных. В горно-тундровом поясе (601–821 м над ур. м.) растет в различных типах кустарничковых тундр. Заходит и в гольцовый пояс (940–1 200 м над ур. м.), встречаясь в тундровых сообществах с преобладанием в напочвенном покрове лишайников (см. таблицу).

Численность изученных ценопопуляций *A. biarmiense* варьировала от 200–300 до 1 000 и более особей, плотность которых в среднем составляла 0,8–2,2 экз./м², достигая наибольших значений в травяных березовых редколесьях. Вероятно, это связано с более благоприятными условиями для

семенного возобновления ценопопуляций ветреника в этих биотопах. Ценопопуляции *A. biarmiense* нормальные, факультативно неполночленные (в некоторых из них отсутствуют ювенильные и сенильные особи), онтогенетический спектр с доминированием генеративных растений (до 61%). Различия в онтогенетическом составе ценопопуляций наблюдаются только в количественном соотношении особей прегенеративной фракции. Индекс восстановления ценопопуляций колеблется от 0,19 до 1,29. Высокий процент цветущих растений в изученных местообитаниях обеспечивает стабильное самоподдержание численности этого вида, размножение которого происходит только за счет семян. Установлено, что популяции *A. biarmiense* в березовых редколесьях относятся в основном к молодым ($\Delta = 0,26-0,31$, $\omega = 0,57-0,58$) и зреющим ($\Delta = 0,26$, $\omega = 0,66$), а в сообществах горной тундры за счет увеличения доли взрослых генеративных особей популяции этого вида характеризуются как зрелые ($\Delta = 0,47-0,52$, $\omega = 0,70-0,72$). В целом изученные ценопопуляции *A. biarmiense* дефинитивные, многочисленные, длительно существующие на изученной территории, их структура соотносится с данными других исследователей для Уральского региона [33, 34], а состояние не вызывает опасений.

***Gypsophila uralensis* (качим уральский)** – эндемик Урала, обычен на всех гольцовых вершинах Южного Урала, к северу (Северный и Приполярный Урал) становится редким [20]. В районе исследований вид встречается спорадически, отмечен в горно-тундровом поясе на выходах скальных пород по склонам горных цирков и на прилегающих выровненных участках в сообществах пятнистых кустарничково-лишайниковых тундр (618–755 м над ур. м.) (см. таблицу). Ценопопуляции площадью 30–200 м² приурочены к хорошо прогреваемым склонам южной экспозиции крутизной 30–45°. Численность ценопопуляций *G. uralensis* на изученной территории варьировала от 20–50 до 500 особей. Распределение особей (подушек) в пределах площадок неравномерное, что отражает особенности микрорельефа. Средняя плотность размещения растений невелика и составляла 0,6–1,7 экз./м², экологическая плотность – 1,5–2,5 экз./м². Анализ онтогенетической структуры трех ценопопуляций *G. uralensis* показал, что соотношение растений разного возраста в них подобно: спектр неполночленный, централизованный, с преобладанием средневозрастных генеративных растений (51–66%). Низкая доля молодых растений (индекс восстановления варьирует в пределах 0,09–0,2) отражает биологические особенности этого вида и, вероятно, обусловлена затрудненным семенным возобновлением растений в связи со смывом семян паводковыми водами, невозможным их прорастанием на выходах коренных пород, низкой семенной продуктивностью и др. Сенильные особи в популяциях встречались довольно редко, их доля не превышает 2,7%. Согласно классификации «дельта-омега» все они относятся к зрелым ($\Delta = 0,51-0,55$, $\omega = 0,73-0,75$). По характеру онтогенетического спектра состояние данных популяций можно охарактеризовать как относительно устойчивое. Высокий процент генеративных особей *G. uralensis* в целом характерен для дефини-

тивных популяций этого вида в горных тундрах Урала [35], однако невысокая доля молодых особей в исследованных местах произрастания свидетельствует о необходимости проведения мониторинговых наблюдений.

***Rhodiola rosea* (родиола розовая)** – гипоарктический евразийско-американский высокогорный вид, имеющий ресурсное значение [27]. Охраняемая часть ареала *R. rosea* расположена во многих регионах России, в том числе и на Урале [20]. В районе исследований вид достаточно обычен и отмечен во всех растительных поясах. В горно-лесном поясе *R. rosea* встречается на высотах 320–520 м над ур. м. в березняках вейниковых и по бечевникам вдоль рек. В подгольцовом – на высотах 460–630 м над ур. м. в лиственничниках и березовых редколесьях вейниковых, а также на разнотравно-злаковых пойменных и вейниковых лугах. В составе растительного покрова горно-тундрового пояса *R. rosea* образует ценопопуляции на разнотравно-злаковых луговинах вдоль водотоков и в нижних частях горных склонов, травяно-моховых тундровых сообществах (710–775 м над ур. м.). Отмечен на нагорных плато в осоково-мохово-лишайниковых и кустарничково-лишайниковых тундрах гольцового пояса (940–1 180 м над ур. м.).

Обследовано состояние четырех популяций этого вида площадью около 200–300 м² на разнотравных бечевниках и более 500 м² в горной тундре осоково-кладониевой (1 180 м над ур. м.). Размещение растений по площади неравномерное, средняя плотность особей – 0,5–5,5 экз./м², экологическая – 1,3–5,5 экз./м². Ценопопуляции *R. rosea* нормальные, неполноценные. Для онтогенетических спектров большинства ценопопуляций характерны одновершинные спектры с преобладанием генеративных особей (64,3–78,5%). Эти ценопопуляции по классификации «дельта-омега» относятся к зреющим ($\Delta = 0,13–0,25$, $\omega = 0,63–0,73$), индекс восстановления в них колеблется от 0,12 до 0,44. В целом большая доля генеративных особей присуща популяциям этого вида в сходных сообществах речных долин (бечевники, ивняки) в северной части национального парка «Югыд ва» [36].

В горной тундре у *R. rosea* отмечен правосторонний онтогенетический спектр с максимумом на растениях имматурной онтогенетической группы (39,3%). Индекс восстановления для этой популяции показал, что здесь на одну генеративную особь приходится 2,29 молодых растения, что свидетельствует об активном процессе самоподдержания. В половой структуре ценопопуляций чаще преобладают мужские растения (36–77%), что нередко встречается у этого вида в пределах ареала [37]. Число цветущих побегов у особей *R. rosea* составляет 5,53 (1–38) шт., высота цветущих побегов в среднем 28,9 (4,5–54) см. Эти показатели связаны с эколого-фитоценоотическими условиями произрастания и уменьшаются при подъеме вверх по высотному градиенту. По сравнению с северной частью национального парка «Югыд ва», где ценопопуляции *R. rosea* испытывают сильный стресс в результате разработки полезных ископаемых и неконтролируемых заготовок корневищ туристами [38], в пределах ключевого участка ценопопуляции этого вида ха-

рактируются высокой численностью, находятся в устойчивом состоянии и оцениваются нами как стабильные.

***Rhodiola quadrifida* (родиола четырехчленная)** – аркто-альпийский вид, перигляциальный реликт, проникший на Урал из высокогорных районов Азии в плейстоцене [28, 32]. На территории Республики Коми расположен обособленный западный (уральский) фрагмент ареала *R. quadrifida*, который охватывает Полярный и Приполярный Урал. На Северном Урале известны его местонахождения с восточного макросклона. В районе исследования вид встречается очень редко и обнаружен в одном типе сообществ – в пятнистой кустарничково-травяно-лишайниково-моховой тундре в пределах выпуклых элементов рельефа горно-тундрового (620–821 м над ур. м.) и гольцового (922–991 м над ур. м.) поясов. Установлено, что выявленные нами локальные местонахождения *R. quadrifida* близ г. Хальмерсале являются самыми южными в регионе и прежде были неизвестны [3, 39, материалы гербария Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO)]. Исследованная ценопопуляция численностью до 50 особей не превышает площадь в 100 м² и приурочена к пятнам оголенного субстрата. Средняя плотность особей *R. quadrifida* низкая и составляет 0,9 экз./м², экологическая плотность – 2,4 экз./м². Возрастной спектр неполночленный с доминированием виргинильных растений (66,6%) и высоким процентом генеративных (33,4%). Остальные группы особей на площадках не обнаружены. Выявлено, что в половой структуре этого двудомного вида преобладают мужские растения, которых в несколько раз больше, чем женских особей (соотношение 3 : 1). В целом состояние ценопопуляции удовлетворительное, однако необходим постоянный мониторинг местообитаний *R. quadrifida*, которые соответствуют экологическим особенностям данного редкого вида и обеспечивают сохранение его реликтовых популяций на территории республики.

***Silene paucifolia* (смолевка малолистная)** – арктический сибирский вид, эндемик Арктики, в Республике Коми встречается в каменистых тундрах Урала (Полярный, Приполярный и Северный Урал), а также на Северном Тимане [20, 40]. В районе исследований вид отмечен в лишайниковых цетрариевых и флавоцетрариевых тундрах, на скальных обнажениях и каменных россыпях горно-тундрового и гольцового поясов на высотах 707–910 м над ур. м. (см. таблицу). Изученные ценопопуляции *S. paucifolia* приурочены к каменистым и щебнистым склонам южной и юго-восточной экспозиции, где этот вид произрастает совместно с *G. uralensis*. Ценопопуляции *S. paucifolia* нормальные, дефинитивные, факультативно неполночленные, площадью до 100 м² и численностью от нескольких экземпляров до 50–100 особей. Размещение растений смолевки по площади неравномерное, особенно на участках крупнообломочной россыпи, где они сосредоточены в расщелинах скал со средней плотностью 0,9 экз./м², экологическая плотность составляет 1,5 экз./м². В онтогенетическом спектре доминируют молодые генеративные растения (44–47%) и практически отсутствуют постгенеративные, что об-

условлено биологией данного вида и соответствует базовому онтогенетическому спектру большинства уральских популяций [40]. По типу возрастного спектра две исследованные ценопопуляции характеризуются как молодая ($\Delta = 0,26$, $\omega = 0,56$) и зрелая ($\Delta = 0,51$, $\omega = 0,75$). Малая доля молодых особей *S. paucifolia* во втором случае (индекс восстановления равен 0,04), вероятно, связана с затрудненным их прорастанием в расщелинах между камнями на крупнообломочных россыпях, а также вымыванием осадками.

***Tephroseris atropurpurea* (пепельник темно-пурпурный)** – арктический сибирский вид, по территории Республики Коми проходят западная и южная границы его ареала [20]. В районе исследований вид регулярно встречается в горно-тундровом поясе (615–931 м над ур. м.) в кустарничково-осоково-моховых и пятнистых кустарничково-травяно-лишайниково-моховых тундрах, в гольцовом (906–1 220 м над ур. м.) – в кустарничковых и осоковых тундрах лишайниковых и зеленомошных и травяно-моховых луговинах преимущественно в верхних частях склонов и на нагорном плато (см. таблицу). Мы исследовали одну ценопопуляцию *T. atropurpurea* в осоково-кладониевой тундре (1 180 м над ур. м.), которая занимает площадь около 200 м² и насчитывает порядка 200 особей. Плотность размещения растений этого вида составляет 1 экз./м², экологическая – 7,3 экз./м². Онтогенетический спектр неполночленный с отсутствием особей субсенильной и сенильной групп и преобладанием генеративных растений (78,3%). Молодые особи встречаются спорадически с невысокой плотностью. Индекс восстановления ценопопуляции равен 1,22. В пределах ключевого участка локальная популяция *T. atropurpurea* находится в устойчивом состоянии и оценивается нами как относительно стабильная. Севернее (на Приполярье Урале) для этого арктического вида Л.В. Тетерюк с соавт. [36] выявлены более благоприятные условия для возобновления растений: отмечено преобладание растений прегенеративного периода, а доля цветущих растений *T. atropurpurea* не превышает 50% при сравнительно высокой плотности размещения (до 11 экз./м²).

Заключение

В результате натурных исследований современного состояния растительного покрова окрестностей г. Хальмерсале обнаружены места произрастания 23 видов сосудистых растений, занесенных в Красные книги Российской Федерации и Республики Коми. Среди них эндемики Уральской горной страны (*Anemonastrum biarmiense*, *Gypsophyla uralensis*, *Lagotis uralensis*, *Thymus talijevii*), Арктики (*Silene paucifolia*) и виды, представленные краевыми или реликтовыми популяциями (*Cryptogramma crispa*, *Polypodium vulgare*, *Rhodiola quadrifida* и др.). Выявлено экотопическое распределение таксонов в границах ключевого участка, расширены представления об их ареалах в пределах Республики Коми.

Для семи видов растений (*Cryptogramma crispa*, *Anemonastrum biarmien- se*, *Gypsophyla uralensis*, *Rhodiola rosea*, *R. quadrifida*, *Silene paucifolia* и *Tephroseris atropurpurea*) детально обследовано состояние ценопопуляций. Установлено, что *Anemonastrum biarmien- se* и *Rhodiola rosea* обитают в со- ставе растительных сообществ всех высотных поясов (от горно-лесного до гольцового), часто произрастают совместно, а их ценопопуляции насчитыва- ют до 1 000 особей и характеризуются стабильным самоподдержанием. Для *Gypsophyla uralensis* и *Silene paucifolia* характерна строгая приуроченность к хорошо прогреваемым каменистым склонам южной экспозиции, *Tephroseris atropurpurea* – к открытым участкам в сообществах горных тундр, где он образует крупные ценопопуляции. По характеру онтогенетического спектра состояние данных популяций можно считать относительно устойчивым. Находки в районе исследования крайних восточных в ареале реликтовых ценопопуляций *Cryptogramma crispa* и самой южной в регионе ценопопуля- ции *Rhodiola quadrifida* носят локальный характер и требуют пристального внимания. Полученные данные о площади, численности, онтогенетической и половой структуре дополняют сведения о биологии и эколого-фитоце- нотической приуроченности редких видов растений и демонстрируют их современное состояние на территории национального парка «Югыд ва» в пределах ключевого участка.

Литература

1. Национальный парк Югыд ва / под ред. В.И. Пономарева. М. : Дизайн. Информация. Картография, 2001. 208 с.
2. Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми / Р.Н. Алексеева, П.А. Безносов, О.Е. Валуйских и др. ; под ред. С.В. Дёгтевой, В.И. Пономарева. Сыктывкар : Кировская обл. тип., 2014. 428 с.
3. Мартыненко В.А., Дёгтева С.В. Конспект флоры национального парка «Югыд-ва» (Республика Коми). Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 107 с.
4. Флоры, лишено- и микобиоты особо охраняемых ландшафтов бассейнов рек Косью и Большая Сыня (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») / С.В. Дёгтева, Р. Бришкайте, Н.Н. Гончарова и др. ; под ред. С.В. Дёгтевой. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2016. 483 с.
5. Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожим (северная часть национального парка «Югыд ва») / под ред. Е.Н. Патовой. Сыктывкар : Коми республиканская тип., 2010. 192 с.
6. Лашенкова А.Н., Юдин Ю.П. Растительность бас. рр. Щугор, Подчерем, Югыд- Вуктыл // Рукописные фонды Коми НЦ УрО РАН. 1946. Ф. 1. Оп. 2. Д. 183. С. 334.
7. Юдин Ю.П. Очерк растительности бас. рр. Щугора и Подчерема // Ботанический журнал. 1950. Т. 35, № 5. С. 522–526.
8. Елсаков В.В., Щанов В.М., Бирюкова В.С, Кулюгина Е.Е., Дубровский Ю.А. Изменения предгорных лесов бассейна р. Щугор по материалам спутниковой съемки периода 1986–2016 гг. // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг. Йошкар-Ола : Поволжский гос. технолог. ун-т, 2016. С. 51–57.

9. Канев В.А. Материалы к флоре верхнего течения р. Щугор (национальный парк «Югыд ва», Северный Урал, Республика Коми) // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем : материалы XIV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров : Радуга-ПРЕСС, 2016. Кн. 2. С. 66–72.
10. Юдин Ю.П. О возможности нахождения ледников на Тель-пос-изе (Северный Урал) // Природа. 1951. № 2. С. 63–64.
11. Юдин Ю.П. Геоботаническое районирование // Производительные силы Коми АССР. Сыктывкар, 1954. Т. III, ч. I: Растительный мир. С. 323–359.
12. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность Европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С.10–20
13. Леса Республики Коми / Г.М. Козубов, А.И. Таскаев, С.В. Дёгтева и др. ; под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М. : Дизайн. Информация. Картография, 1999. 332 с.
14. Полевая геоботаника / под ред. А. А. Корчагина, Е. М. Лавренко. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
15. Воронов А.Г. Геоботаника. М. : Высшая школа, 1973. 384 с.
16. Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики принципы и методы изучения / под ред. Б.А. Юрцева // Труды ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. 1995. Вып. 15. 185 с.
17. Ипатов В.С., Мирин Д.М. Описание фитоценоза. Методические рекомендации : учеб.-метод. пособие. СПб. : СПб. гос. ун-т, 2008. 71 с.
18. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь : Перм. ун-т, 1991. 80 с.
19. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / под ред. Г.С. Розенберга, С.В. Саксонова. СПб. : Мир и семья, 1995. 990 с.
20. Красная Книга Республики Коми / под ред. А.И. Таскаева. Сыктывкар : Коми республиканская тип., 2009. 791 с.
21. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, В.Н. Егорова и др. ; под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М. : Наука, 1976. 215 с.
22. Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения / А.Г. Богданова, Н.М. Григорьева, В.Н. Егорова и др. ; под ред. Т.И. Серебряковой. М. : Наука, 1977. 131 с.
23. Ценопопуляции растений : очерки популяционной биологии / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. ; под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М. : Наука, 1988. 184 с.
24. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюллетень МОИП. Отделение биологии. 1993. Т. 98, № 5. С. 100–108.
25. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
26. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
27. Красная Книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Н.В. Бардунов, С.В. Новиков. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
28. Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М. : Наука, 1982. 208 с.
29. Игошина К.Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М. ; Л. : Наука, 1966. Вып. 6. С. 143.
30. Мочалов А.С., Гуреева И.И., Науменко Н.И. Птеридофлора Урала II. Ареалы папоротников Урала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 172–178.

31. Pajaron S., Pangua E., Garcia-Alvarez L. Sexual expression and genetic diversity in populations of *Cryptogramma crispa* (Pteridaceae) // American Journal of Botany. 1999. Vol. 86 (7). PP. 964–973.
32. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Труды Института экологии растений и животных / под ред. С.А. Мамаева. Свердловск, 1969. Вып. 66. 286 с.
33. Плотнокова И.А. *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub., сем. Ranunculaceae – Ветреник пермский, сем. Лютиковые // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург : УрО РАН, 2009. Вып. 2. С. 86–118.
34. Дёгтева С.В., Канев В.А., Полетаева И.И. Первые итоги комплексного исследования растительности и флоры хребта Маньпупунер (Северный Урал, Печоро-Илычский заповедник) // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 1. С. 74–82.
35. Тетерюк Л.В. *Gypsophila uralensis* Less., сем. Caryophyllaceae – Качим уральский, сем. Гвоздичные // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург : УрО РАН, 2009. Вып. 2. С. 9–38.
36. Тетерюк Л.В., Полетаева И.И., Кириллова И.А. Состояние популяций редких сосудистых растений // Флоры, лишено- и микобиоты особо охраняемых ландшафтов бассейнов рек Косью и Большая Сыня (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва»). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 107–157.
37. Richards A.J. Male predominant sex ratios in Holly (*Ilex aquifolium* L., Aquifoliaceae) and Roseroot (*Rhodiola rosea* L., Crassulaceae) // Watsonia. 1988. Vol. 17. PP. 53–57.
38. Охрана и мониторинг редких биологических видов в природных резерватах Урала в пределах Республики Коми // Природное наследие Урала. Разработка концепции регионального атласа / О.Е. Валуйских, И.А. Кириллова, И.И. Полетаева и др. ; под ред. В.М. Павлейчика. Екатеринбург : РИО УрО РАН, 2012. С. 163–192.
39. Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб. : Наука, 1995. 256 с.
40. Тетерюк Л.В. *Silene paucifolia* Ledeb., сем. Caryophyllaceae – Смолевка малолистная, сем. Гвоздичные // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург : УрО РАН, 2009. Вып. 2. С. 39–61.

Поступила в редакцию 01.06.2017 г.; повторно 04.08.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.

Авторский коллектив:

Валуйских Ольга Евгеньевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

E-mail: valuyskikh@ib.komisc.ru

Дубровский Юрий Александрович – канд. биол. наук, н.с. лаборатории флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

E-mail: dubrovsky@ib.komisc.ru

Кулюгина Екатерина Евгеньевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

E-mail: kulugina@ib.komisc.ru

Канев Владимир Алексеевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

E-mail: kanev@ib.komisc.ru

For citation: Valuyskikh OE, Dubrovskiy YuA, Kulyugina EE, Kanev VA. Rare plants of Halmersale mountain vicinities (Northern Urals): Eco-phytocoenotic preferences, population structure and protection. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:66-87. doi: 10.17223/19988591/40/4 In Russian, English Summary

Olga E. Valuyskikh, Yuriy A. Dubrovskiy, Ekaterina E. Kulyugina, Vladimir A. Kanev

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

Rare plants of Halmersale mountain vicinities (Northern Urals): Eco-phytocoenotic preferences, population structure and protection

The aim of our research was to study the distribution, define the eco-phytocoenotic preferences and assess the state of rare and protected plants coenopopulations in the Yugyd Va National Park (Komi Republic). There is a lack of data on vegetation and plant species diversity of this region. Population studies devoted to rare and protected plants included in the Red Data Book of Russia and the Komi Republic had not been performed here earlier, too. We conducted field investigations in July 2016. The study area is located on the western macroslope of the Northern Urals in the vicinities of Halmersale Mountain (63.81N, 59.15E) in the basin of the Halmerya river, upstream the Shchugor river.

We used a complex of standard geobotanical (Korchagin AA and Lavrenko EM, 1964; Voronov AG, 1973; Yurtsev BA, 1995; Ipatov VS and Mirin DM, 2008) and floristic (Yurtsev BA and Kamelin RV, 1991) methods to describe eco-phytocoenotical conditions of the habitats under study. We described the vegetation cover of the key section on sample plots along ecological profiles created considering the latitudinal gradient during the route survey of the territory. The local flora of the key section was studied using the route method examining all encountered ecotope types and plant communities confined to them. The length of radial routes was 8-10 km. Lists of species composition are documented by herbarium collections from the Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (SYKO). The names of vascular plants are given according to SK Cherepanov, considering the latest modifications in the Red Data Book of the Komi Republic. To study the conditions of coenopopulations, we used approaches and methods of plant population biology (Uranov AA and Serebryakova TI, 1976; Serebryakova TI, 1977; Serebryakova TI and Sokolova TG, 1988; Zaugol'nova LB et al. 1993). Ontogenetic spectra were typified according to the "delta-omega" classification (Zhivotovsky LA, 2001), determining age (Δ) and effectiveness (ω) indices. In each habitat, we laid transects which were then divided into plots where individuals at different onthogenetic state were registered. An individual plant of seed origin was used as a counting unit; in case of particulation, partial cluster was used as a counting unit. For coenopopulations, we determined the area (m^2), the number of individuals, density (ind/m^2), restoration index (young to adult individuals ratio); then, the onthogenetic spectrum of coenopopulations (ratio of plants of different onthogenetic states expressed as a share in the total number of individuals).

The flora of the study area includes 272 species of vascular plants from 163 genera and 59 families. We found 23 rare species in the Komi Republic (8.5% from the total species number): *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub, *Cardamine bellidifolia* L., *Cryptogramma crista* (L.) R. Br., *Diapensia lapponica* L., *Gypsophyla uralensis* Less., *Harrimanella hypnoides* (L.) Cov., *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Lagotis uralensis* Schischk., *Leucorchis albida* (L.) E. Mey., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Oxyria dygyna* (L.) Hill, *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Pinus sibirica* Du Tour, *Polemonium boreale* Adams. subsp. *nudipedum* (Klok.) R. Kam., *Polypodium vulgare* L., *Ranunculus sulphureus* C.J. Phipps, *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C.A. Mey., *R. rosea* L., *Silene paucifolia* Ledeb., *Tephrosieris atropurpurea* (Ledeb.) Holub, *Thymus talijevii* Klok. et Shost., *Veronica alpina* L. and *Xamilenis acaulis* (L.) Tzvel. *Rhodiola rosea*

and *Anemonastrum biarmiense* is in the Red Data Book of Russia. For eight species, we got the data on the area, number, ontogenetic and sexual structure of populations, which extends the knowledge about their biology and eco-phytocoenology and indicates their modern state in Yugyd Va National Park.

Anemonastrum biarmiense and *Rhodiola rosea* established plant communities of all altitudinal belts (mountain forest, light forest, mountain tundra belts and the belt of mountain stony deserts). These species often grow together forming a population up to 1000 plants and indicate a stable self-reproduction. *Gypsophila uralensis* and *Silene paucifolia* are strictly confined to warm stony slopes of southern exposition and establish patched dwarf shrub-lichen tundra (618-755 m above sea level). The population state of these species was assessed as relatively stable, but incomplete spectra and low number of young individuals require close monitoring and regulation of the populations. *Tephrosieris atropurpurea* preferred open sites in mountain tundra (615-1220 m above sea level) and formed populations with a high share of generative individuals (up to 78.3%). Findings of eastern populations of *Cryptogramma crispa* and southern *Rhodiola quadrifida* population are important for ecology and distribution of these relic species. The species are locally distributed and require close monitoring.

The article contains 2 Figures, 1 Table and 40 References.

Key words: vascular plants; cenopopulation structure; Red Data Book; Yugyd Va National Park.

Funding: The research was carried out within the framework of the state task on the subject of “Vegetation structural and functional organization, and diversity of flora, lichen- and mycobiota of the southern part of Yugyd Va National Park”, registration No AAAA-A16-116021010241-9 with partial financial support of the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-44-110167).

References

1. *Natsional'nyy park Yugyd va* [Yugyd Va National Park]. Ponomarev VI, editor. Moscow: Dizayn. Informatsiya. Kartografiya Publ.; 2001. 208 p. In Russian
2. *Kadastr osobo okhranyaemykh prirodnnykh territoriy Respubliki Komi* [Cadastre of Nature Protected Areas of the Komi Republic]. Alekseeva RN, Beznosov PA, Valuyskikh OE, Goncharova NN, Degteva SV, Deneva SV, Dubrovskiy YA, Dymov AA, Zagirova SV, Zaharov AB, Kaney VA, Korolev AN, Kulakova OI, Lapteva EM, Manov AV, Oгородovaya LY, Palamarchuk MA, Panyukov AN, Patova EN, Plyusnin SN, Ponomarev VI, Poroshin EA, Pystina TN, Rybin LN, Ryabova EA, Tatarinov AG, Teteryuk BY, Teteryuk LV, Yuhtanov PP. Degteva SV, Ponomarev VI and editors. Syktyvkar: Kirovskaya oblastnaya tipografiya Publ.; 2014. 428 p. In Russian
3. Martynenko VA, Degteva SV. *Konspekt flory natsional'nogo parka Yugyd-va (Respublika Komi)* [The list of the flora of Yugyd Va National Park (Komi Republic)]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2003. 107 p. In Russian
4. *Flory, likheno- i mikobioty osobo okhranyaemykh landshaftov basseynov rek Kos'yu i Bol'shaya Synya (Pripolyarnyy Ural, natsional'nyy park Yugyd va)* [Flora, lichen- and mycobiota of the protected landscapes in the basins of the Kosyu and Bolshaya Synya rivers (Subpolar Urals, Yugyd Va National Park)]. Degteva SV, editor. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2016. 483 p. In Russian
5. *Bioraznoobrazie vodnykh i nazemnykh ekosistem basseyna reki Kozhim (severnaya chast' natsional'nogo parka «Yugyd va»)* [Biodiversity of water and terrestrial ecosystems in the Kozhim River basin (northern part of Yugyd Va National Park)]. Patova EN, editor. Syktyvkar: Komi respublikanskaya tipografiya Publ.; 2010. 192 p. In Russian

6. Lashchenkova AN, Yudin YP. Rastitel'nost' bas. rr. Shchugor, Podcherem, Yugyd-Vuktyl [Vegetation of the basins of the Shchugor, Podcherem and Yugyd-Vuktyl rivers]. In: *Rukopisnye fondy Komi NC UrO RAN* [Handwritten funds of the Komi Science Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences]. 1946. Fund 1. Inventory 2. Case 183. 355 p. In Russian
7. Yudin YP. Ocherk rastitel'nosti bas. rr. Shchugora i Podcherema [Essay on vegetation of the Shchugor and Podcherem Rivers basin]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1950;35(5):522-526. In Russian
8. Elsakov VV, Shchanov VM, Birjukova VS, Kulyugina EE, Dubrovskiy YuA. Izmeneniya predgornyykh lesov basseyna r. Shchugor po materialam sputnikovoy s"emki perioda 1986–2016 gg. [The monitoring of Shchugor river basin forests changes of 1986-2016 years time period with satellite data]. In: *Lesnye ekosistemy v usloviyakh izmeneniya klimata: biologicheskaya produktivnost' i distantsionnyy monitoring* [Forest ecosystems under climate change: biological productivity and remote monitoring. International Compendium of research papers]. Kurbanov EA, editor. Yoshkar-Ola: Povolzhskiy gosudarstvennyy tekhnologicheskii universitet Publ.; 2016. pp. 51-57. [Electronic resource]. Available at: <https://inter.volgatech.net/centre-for-sustainable-management-and-remote-monitoring-of-forests/forest-ecosystems-in-a-changing-climate/> (accessed 10.07.2017) In Russian
9. Kanev VA. Materialy k flore verkhnego techeniya r. Shchugor (natsional'nyy park «Yugyd va», Severnyy Ural, Respublika Komi) [In addition to flora of the upper course of the Shchugor river (Yugyd Va National Park, Northern Urals, the Komi Republic)]. In: *Biodiagnostika sostoyaniya prirodnkh i prirodno-tekhnogennykh sistem: Materialy nauch. konf. Ch. 2.* [Biodiagnostics of the state of natural and natural and technogenic systems. Proc. of the Sci. Conf. Pt. 2 (Kirov, Russia, 5-8 December, 2016)]. Kirov: Raduga-PRESS Publ.; 2016. pp. 66-72. [Electronic resource]. Available at: https://elibrary.ru/download/elibrary_28080176_58351876.pdf (accessed 10.07.2017) In Russian
10. Yudin YP. O vozmozhnosti nakhozhdeniya lednikov na Tel'-pos-ize (Severnyy Ural) [On possible ice flows at Telpos-Is Mountain (Northern Urals)]. *Priroda*. 1951;2:63-64. In Russian
11. Yudin YP. Geobotanicheskoe rayonirovanie [Geobotanical zoning]. In: *Proizvoditel'nye sily Komi ASSR. Rastitel'nyy mir* [Productive forces of the Komi USSR. Vegetation]. Moscow; Leningrad: Nauka Publ.; 1954. Vol. 1. pp. 323-359. In Russian
12. Isachenko TI, Lavrenko EM. Botaniko-geograficheskoe rayonirovanie [Botanical and geographical zoning]. In: *Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 10-20. In Russian
13. *Lesy Respubliki Komi* [Forests of the Komi Republic]. Kozubov GM and Taskaev AI, editors. Moscow: Dizayn. Informatsiya. Kartografiya Publ.; 1999. 332 p. In Russian
14. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Korchagin AA and Lavrenko EM, editors. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1964. 530 p. In Russian
15. Voronov AG. Geobotanika [Geobotany]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1973. 384 p. In Russian
16. *Antropogennaya dinamika rastitel'nogo pokrova Arktiki i Subarktika: printsipy i metody izucheniya* [Anthropogenic dynamics of the vegetation cover in the Arctic and Subarctic: principles and methods of investigation]. Yurtsev BA, editor. *Trudy Botanicheskogo Instituta im. VL Komarova RAN*. 1995;15:185. In Russian
17. Ipatov VS, Mirin DM. Opisanie fitotsenoza. Metodicheskie rekomendatsii. Uchebno-metodicheskoe posobie [Description of phytocoenosis. Methodical recommendations. Guide]. St. Petersburg: St. Petersburg State University, Department of Geobotany and Vegetation Ecology Publ.; 2008. 71 p. In Russian
18. Yurtsev BA, Kamelin RV. Osnovnye ponyatiya i terminy floristiki [Basic concepts and terms in floristics]. Perm: Perm State University Publ.; 1991. 80 p. In Russian

19. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nyh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
20. *Krasnaya kniga Respubliki Komi* [The Red Data Book of the Komi Republic]. Taskaev AI, editor. Syktyvkar: Komi respublikanskaya tipografiya Publ.; 2009. 791 p. In Russian
21. *Tsenopopulyatsii rasteniy* (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant coenopopulations: basic concepts and structure)]. Uranov AA and Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 216 p. In Russian
22. *Tsenopopulyatsii rasteniy* (razvitie i vzaimootnosheniya) [Plant coenopopulations (development and relationship)]. Serebryakova TI, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 131 p. In Russian
23. *Tsenopopulyatsii rasteniy* (oчерки populyatsionnoy biologii) [Plant coenopopulations (studies about population biology)]. Serebryakova TI and Sokolova TG, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In Russian
24. Zaugol'nova LB, Denisova LV, Nikitina SV. Podkhody k otsenke sostoyaniya tsenopopulyatsiy rasteniy [Approaches to assessing the state of plant coenopopulations]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1993;98(5):100-108. In Russian
25. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIN "Lanar" Publ.; 1995. 224 p. In Russian
26. Zhivotovsky LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology.* 2001;32(1):1-5. doi: [10.1023/A:1009536128912](https://doi.org/10.1023/A:1009536128912)
27. *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
28. Gorchakovskiy PL, Shurova EA. Redkie i ischezayushchie rasteniya Urala i Priural'ya [Rare and endangered plants of the Urals and Cisurals]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 208 p. In Russian
29. Igoshina KN. Flora gornyykh i ravninnykh tundr i redkolesiy Urala [Flora of mountain and plain tundra and light forests in the Urals]. In: *Rastitel'nost' Kraynego Severa SSSR i ee osvoenie* [Vegetation of the Far North of the USSR and its development]. Moscow-Leningrad: Nauka Publ.; 1966;6:143. In Russian
30. Mochalov AS, Gureeva II, Naumenko NI. Pteridoflora of the Ural. II. Areal ferns of the Ural. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2013;2(22):172-178. doi: [10.17223/19988591/22/14](https://doi.org/10.17223/19988591/22/14) In Russian, English Summary
31. Pajaron S, Pangua E, Garcia-Alvarez L. Sexual expression and genetic diversity in populations of *Cryptogramma crispa* (Pteridaceae). *American Journal of Botany.* 1999;86(7):964-973. [Electronic resource]. Available at: <http://www.amjbot.org/content/86/7/964.full> (accessed 10.07.2017)
32. Gorchakovskiy PL. Osnovnye problemy istoricheskoy fitogeografii Urala [Main problems of historical phytogeography of the Urals]. In: *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh UFAN SSSR* [Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the USSR Academy of Sciences]. Mamaev SA, editor. Sverdlovsk. 1969. Vol. 66. 286 p. In Russian
33. Plotnikova IA. *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub., sem. Ranunculaceae - Vetrениk permskiy, sem. Lyutikovye [*Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub., Ranunculaceae]. In: *Biologiya i ekologiya redkikh rasteniy Respubliki Komi* [Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Iss. 2]. Teteryuk LV, Plotnikova IA and Orlovskaya NV, Martynenko VA, editors. Yekaterinburg: Ural Division RAS Publ.; 2009. pp. 86-118. In Russian
34. Degteva SV, Kanев VA, Poletaeva II. First results of complex research of vegetation and flora of Manpupuner ridge (Northern Ural, Pechoro-Ilychsk reserve). *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya = Theoretical and Applied Ecology.* 2014;1:74-82. In Russian

35. Teteryuk LV. *Gypsophila uralensis* Less., sem. Caryophyllaceae - Kachim ural'skiy, sem. Gvozdichnye [*Gypsophila uralensis* Less., Caryophyllaceae]. In: *Biologiya i ekologiya redkikh rasteniy Respubliki Komi* [Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Iss. 2]. Teteryuk LV, Plotnikova IA and Orlovskaya NV; Martynenko VA, editors. Yekaterinburg: Ural Division RAS Publ.; 2009. pp. 9-38. In Russian
36. Teteryuk LV, Poletaeva II, Kirillova IA. Sostoyanie populyatsiy redkikh sosudistykh rasteniy [State of populations of rare vascular plant species]. In: *Flory, likheno- i mikobioty osobo okhranyaemykh landshaftov basseynov rek Kos'yu i Bol'shaya Synya (Pripolyarnyy Ural, natsional'nyy park «Yugyd va»)* [Flora, lichen- and mycobiota of the protected landscapes in the basins of the Kosyu and Bolshaya Synya rivers (Subpolar Urals, Yugyd Va National Park)]. Degteva SV, editor. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2016. pp. 107-157. In Russian
37. Richards AJ. Male predominant sex ratios in Holly (*Ilex aquifolium* L., Aquifoliaceae) and Roseroot (*Rhodiola rosea* L., Crassulaceae). *Watsonia*. 1988;17:53-57.
38. *Okhrana i monitoring redkikh biologicheskikh vidov v prirodnnykh rezervatakh Urala v predelakh Respubliki Komi* [Protection and monitoring of rare biological species in nature reserves in the Urals within the Komi Republic]. In: *Prirodnoe nasledie Urala. Razrabotka kontseptsii regional'noy atlasa* [Nature heritage of the Urals. Development of the concept of the regional atlas]. Pavleychik VM, editor. Yekaterinburg: RIO UrO RAN Publ.; 2012. pp. 163-192. In Russian
39. Lavrenko AN, Ulle ZG, Serditov NP. Flora Pechoro-Ilychskogo biosfernogo zapovednika [Flora of Pechoro-Ilychsky biosphere reserve]. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1995. 256 p. In Russian
40. Teteryuk LV. *Silene paucifolia* Ledeb., sem. Caryophyllaceae - Smolevka malolistnaya, sem. Gvozdichnye [*Silene paucifolia* Ledeb., Caryophyllaceae]. In: *Biologiya i ekologiya redkikh rasteniy Respubliki Komi* [Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Iss. 2]. Teteryuk LV, Plotnikova IA and Orlovskaya NV; Martynenko VA, editors. Yekaterinburg: Ural Division RAS Publ.; 2009. pp. 39-61. In Russian

Received 01 June 2017; Revised 04 August 2017;

Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Authors info:

Valuyskikh Olga E. Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geobotany and Comparative floristics, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: valuyskikh@ib.komisc.ru

Dubrovskiy Yuriy A. Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geobotany and Comparative Floristics, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: dubrovsky@ib.komisc.ru

Kulyugina Ekaterina E. Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geobotany and Comparative Floristics, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: kulugina@ib.komisc.ru

Kanev Vladimir A. Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geobotany and Comparative Floristics, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: kanev@ib.komisc.ru

УДК 581.412:582.929.4
doi: 10.17223/19988591/40/5

Е.Б. Таловская

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

Поливариантность онтогенеза *Thymus mugodzhharicus* (Lamiaceae) подушковидной жизненной формы

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках проекта VI.52.1.3
Государственного задания № 0312-2016-0003
и гранта РФФИ в рамках научного проекта № 15-04-02857.

Изучена подушковидная жизненная форма *Thymus mugodzhharicus*. Она формируется в условиях степи, расположенной в отрогах южного склона Нарымского хребта (Казахстан). Основу подушки образуют два варианта многолетних составных скелетных осей (ССО), отличающихся по направлению роста, числу побегов и длительности нарастания. Установлено, что за счет слабого ветвления побегов и удлинения годичных приростов ССО структура подушки становится рыхлой. Основными признаками подушки *T. mugodzhharicus* являются отсутствие торфянистой массы внутри куста и почек в базальной части побегов, рыхлое расположение побегов, угнетение верхушечного роста, одинаковый прирост годичных побегов, ровная поверхность и регулярное акротонное ветвление, единичное число придаточных корней. Характер роста и отмирания побегов подушки соответствует развитию побегов кустарничков. Выявлены поливариантность развития подушки в старом генеративном состоянии и разнообразие ее формы, а также зависимость образования придаточных корней от наличия свободного мелкоземистого субстрата.

Ключевые слова: *Thymus*; подушка; составная скелетная ось; адаптация; Нарымский хребет.

Введение

Подушковидные растения занимают особое место в системе жизненных форм. Они широко распространены на всех континентах и имеют большое значение: являются эдификаторами растительного покрова, пионерами зарастания каменистых и песчаных субстратов, образуют ландшафтные формы, создают среду для развития других видов растений [1, 2]. Изучение морфолого-биологических особенностей развития растений-подушек позволяет объяснить их приспособление к жизни в условиях крайних местообитаний. Этому посвящены многочисленные иностранные и отечественные работы [2–5]. Подушковидные формы тимьянов в литературе практически не описаны [6, 7]. Для видов рода *Thymus* L. характерно широкое распространение

и освоение территорий со специфическими эколого-ценотическими условиями. Изучение тимьянов подушковидной жизненной формы расширит представление об особенностях условий их обитания. Как показали наши исследования, у сибирских видов подушковидная биоморфа образуется редко. Она описана у *T. baicalensis* Serg. в условиях эоловых песков, жаркого и сухого климата и недостатка влаги в Тыве и Прибайкалье [8]. Условия формирования, структура особей, развитие и внешний вид подушки тимьяна мугоджарского – *Thymus mugodzhharicus* Klok. et Shost. – отличаются. В связи с этим цель работы – изучение поливариантности онтогенеза особей *T. mugodzhharicus* подушковидной биоморфы для выявления механизмов его адаптации к условиям произрастания.

Материал и методики исследования

По данным М.В. Клокова [9], *T. mugodzhharicus* – полукустарничек с входящими высокоодревесневшими скелетными осями. Вид широко распространен на территории Казахстана, где он встречается в петрофитных степных сообществах по склонам гор и высохших русел рек. *T. mugodzhharicus* приводится также для Западной Сибири и Европейской части России. Как отмечают В.Н. Ильина и В.И. Матвеев [10], в условиях Среднего Поволжья вид является содоминантом в петрофитных вариантах копеечниково-тимьянниковых степных сообществ (*Hedysarum grandiflorum* Pall., *Hedysarum rasoumovianum* Fisch. et Helm, *Astragalus zingeri* Korsh., *Onosma simplicissima* L., *Ephedra distachia* L.), расположенных по крутым склонам южных экспозиций гор.

T. mugodzhharicus подушковидной жизненной формы изучен на территории Восточного Казахстана. Особи вида собраны в отрогах южного склона Нарымского хребта (48°51'12,8"N, 083°51'22,0"E, высота 998 м над ур. м.) в условиях закустаренной (*Spirea hypericifolia* L., *Rosa acicularis* Lindl.) разнотравно-ковыльной степи (*Carex supina* Willd. ex Wahlenb., *Festuca sulcata* (Hack.) Beck, *Psatirostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Hyssopus officinalis* L., *T. mugodzhharicus*, *Stipa capillata* L.), расположенной среди выходов плоских камней (до 5 м в длину и 1 м в ширину). Общее проективное покрытие травостоя 50%, проективное покрытие вида 2%. Особи *T. mugodzhharicus* произрастали на мелкоземистом субстрате в расщелинах камней и в микропонижениях рельефа. Климат на территории исследования континентальный: зима холодная и малоснежная; весна пасмурная в первой половине сезона (в марте толщина снежного покрова до 21 см), теплая и ясная во второй; лето жаркое и сухое, дожди преимущественно ливневые; осень с морозящими дождями, в конце сезона (ноябрь) выпадает снег. Ветры южные, континентального происхождения, сухие [11].

При описании биоморфы *T. mugodzhharicus* опирались на классификацию жизненных форм И.Г. Серебрякова [2]. Побеги *T. mugodzhharicus* и их систе-

мы описаны на основе оригинальных данных о побеговой структуре тимьянов [12] и терминологии И.Г. Серебрякова [13] (*безрозеточный, розеточный, полурозеточный* побеги), М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова [14] (*побег формирования, составная скелетная ось*), Е.Л. Нухимовского [15] (*верхнерозеточный побег*) и Ю.А. Боброва [16] (*среднерозеточный побег*). Побеги формирования *T. mugodzharensis*, так же как побеги формирования кустарников, описанные М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым [14], развиваются из спящих или зимующих почек. Кроме этого, на начальных этапах развития побеги формирования *T. mugodzharensis* могут образовываться силлептически подобно побегам ветвления [14]. Онтогенез особей изучен согласно концепции дискретного описания, предложенной Т.А. Работновым [17]. Календарный возраст особей разных онтогенетических состояний определялся по годичным кольцам. Для этого делали поперечные срезы в основании скелетных осей и с помощью стереоскопического микроскопа МС-2 ZOOM марки «Микромед» (ООО «Наблюдательные приборы», Россия) подсчитывали возраст особей. При количественной характеристике подушки у особей в разных онтогенетических состояниях учитывали следующие биометрические признаки: число и длину вегетативных, генеративных побегов и плагитропных составных скелетных осей, диаметр растения. Статистическая обработка полученных данных проведена с помощью программы Microsoft Excel, рассчитаны средние арифметические со стандартной ошибкой (данные статистически значимо различаются по t-критерию Стьюдента (95%-ный уровень значимости)).

Результаты исследования и обсуждение

Изучение жизненной формы *T. mugodzharensis* на территории Восточного Казахстана проведено ранее [18]. Согласно классификации подушковидных растений W. Rauh [19], основанной на морфологической конвергенции признаков в разных систематических группах растений, для вида установлена ложноподушковидная биоморфа. Более углубленное изучение литературы о подушковидной форме роста и причинах ее возникновения [2] привело нас к необходимости отказаться от выбранной классификации и термина «ложноподушковидная биоморфа». Жизненная форма *T. mugodzharensis* определена как рыхлая подушка, основными признаками которой являются отсутствие торфянистой массы внутри куста и почек в базальной части побегов, а также рыхлое расположение побегов, угнетение верхушечного роста, одинаковый прирост годичных побегов, ровная поверхность и регулярное акротонное ветвление, единичное число придаточных корней.

Основу подушки взрослых особей образует многолетняя моноподиально-симподиально нарастающая составная скелетная ось (ССО) (в понимании М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова [14]). Она формируется на базе многолетнего моноподиально нарастающего разветвленного побега фор-

мирования (рис. 1, ПФ), который образован двумя-четырьмя годичными побегами, разнообразными по структуре: безрозеточными, верхнерозеточными, розеточными. Моноподиальное нарастание побега формирования заканчивается отмиранием терминальной почки. В результате этого из почки, близкой по положению к месту отмирания, развивается замещающий побег, повторяющий предыдущий. По положению в пространстве, числу побегов и длительности нарастания выделено 2 варианта ССО: *ортотропная* ССО построена двумя-четырьмя побегами формирования, моноподиальное нарастание каждого 2 года (рис. 1, I); *плагитропная* ССО образована четырьмя-пятью побегами формирования, моноподиальное нарастание каждого 2–4 года (рис. 1, II). Структура побеговой системы подушки *T. mugodzharcus* описана ранее [18] и в целом соответствует побеговой системе *T. baicalensis* подушковидной жизненной формы [8].

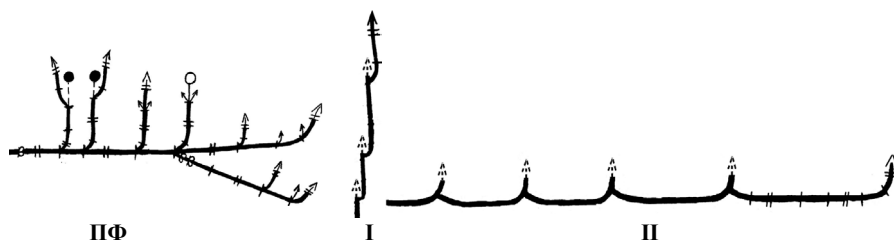


Рис. 1. Многолетние моноподиально-симподиально нарастающие составные скелетные оси

[Fig. 1. Perennial monopodially-sympodially growing composite bough axes]:

I – ортотропная [Orthotropic]; II – плагитропная [Plagiotropic]; ПФ [SF] – побег

формирования [Shoot formation]; ↑ вегетативный побег [vegetative shoot];

○ генеративный побег [generative shoot]; ● отмершее соцветие [dead inflorescence];

■ многолетний участок [perennial part]; | травянистый участок [grassy part];

⋮ отмершая травянистая часть побега [dead grassy part];

— расставленные узлы [spaced nodes];

≠ сближенные узлы [connivent nodes]; ◌ почка [bud]

На начальных этапах онтогенез особей *T. mugodzharcus* характеризуется быстрой сменой онтогенетических состояний. В течение первых месяцев с начала прорастания семян (май–июнь) особи сменяют три онтогенетических состояния. Прорастание семян происходит под пологом материнских особей или сопутствующих видов в расщелинах крупных камней, где скапливаются мелкозем и влага, или в микропонижениях рельефа. Большинство особей подростка погибает. Проросток (*p*) и ювенильные особи (*j*) представляют собой первичный побег, достигающий 2 см в высоту (рис. 2). Проростки имеют две семядоли и одну пару супротивно расположенных настоящих ли-

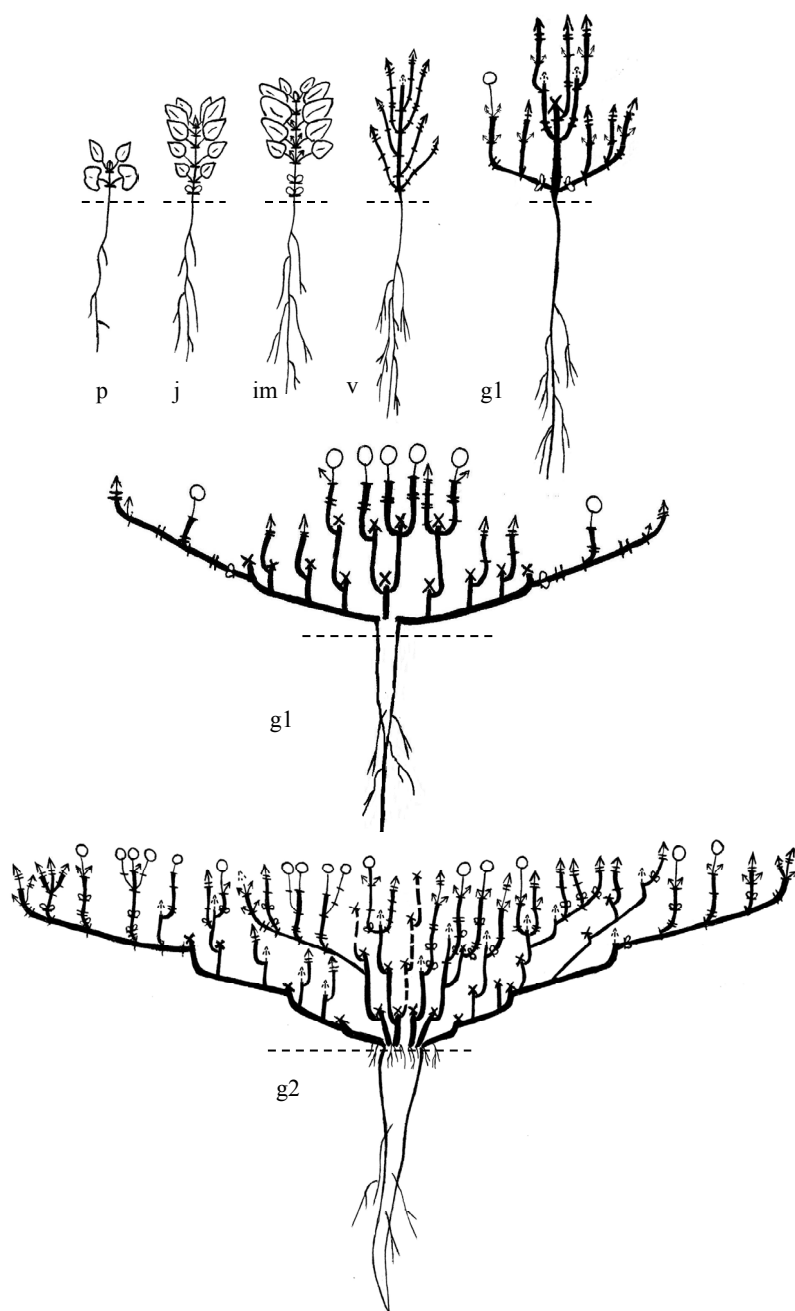


Рис. 2. Онтогенез *Thymus mugodzhharicus* [Fig. 2. Ontogeny of *Thymus mugodzhharicus*];

--- уровень почвы [soil level]; **┐** придаточный корень [additional root],
остальные обозначения см. рис. 1 [for other designations see Fig. 1]

стьев. Семядоли широкояйцевидные с сердцевидным основанием и выемчатой верхушкой, до 0,2 см в длину, черешковые. Листья проростка меньше, 0,1 см в длину, яйцевидной формы с хорошо выраженным черешком. Длина гипокотилия до 1 см, эпикотилия до 0,3 см, главного корня до 3 см. К концу июня число проростков в ценопопуляции единично. Побег ювенильных особей верхнерозеточный, состоит в основном из 6 метамеров. В пазухах всех листьев побега закладываются почки. Главный корень ветвится до II порядка, удлиняется и достигает 5 см. Из всех пазушных почек первичного побега, кроме почек в 1–2 узле, развиваются розеточные или верхнерозеточные вегетативные побеги формирования. Особь переходит в *имматурное состояние (im)* и представляет собой первичный куст. Фаза первичного куста является самой продолжительной и сохраняется до отмирания особи. На второй год в *виргинильном онтогенетическом состоянии (v)* терминальная почка первичного побега отмирает в зимний период. В дальнейшем проявляется характер роста и отмирания побегов, который соответствует развитию побеговой системы кустарничков. Моноподальное нарастание особи меняется на акросимподиальное. Формируется главная ССО, которая развивается по варианту *I*. Боковые побеги продолжают моноподальное нарастание и впоследствии станут ССО ($n + 1$)-го порядка, повторяющими развитие главной ССО. Из пролептических почек в 1–2-м узлах первичного побега главной ССО разворачиваются ортотропные верхнерозеточные вегетативные побеги формирования. Характеристика биометрических признаков особей представлена в таблице.

На третий год в *молодом генеративном состоянии (g_1)* главная ССО и ССО ($n + 1$)-го порядка сильно утолщаются, выделить границы годичных приростов сложно. Главная ССО образована тремя побегами: первичным и двумя побегами формирования. Ортотропные ССО ($n + 1$)-го порядка – двумя побегами. Боковые побеги в базальной части главной ССО двулетние, по структуре верхнерозеточные, формируют ССО ($n + 1$)-го порядка и развиваются по варианту *II*. Они располагаются над плоской поверхностью камней. Как правило, одна из ССО варианта *II* переходит к цветению. Годичный генеративный побег ортотропный безрозеточный. После плодоношения его большая часть сохраняется и входит в состав многолетней основы куста. Соцветие представляет собой головчатый тирс, состоящий из супротивно расположенных 2–4 пар дихазиев.

Молодое генеративное состояние длится около 5–7 лет. К концу этого периода начинается формирование подушковидной формы растения, которое происходит следующим образом. В результате одинакового прироста, отмирания терминальных почек и акротонного ветвления ортотропные ССО в центре куста становятся выровненными по высоте. Подушка имеет выпуклую форму. Высота ортотропных ССО достигает 17 см в центре и снижается к периферии. Внутри подушка состоит из рыхло расположенных многолетних сильно утолщенных ССО, а все годичные побеги образуются

в верхних этажах. Ежегодный опад, состоящий из сухих листьев, отмерших побегов и мелкозема, быстро выдувается. Генеративные побеги в структуре подушки отличаются по типу соцветия. Для большинства из них характерно соцветие, описанное выше.

**Биометрические показатели особей *Thymus mugodzharcicus*
разных онтогенетических групп**
[Biometric characteristics of *Thymus mugodzharcicus*
individuals belonging to different ontogenetic groups] ($m \pm M$)

Биометрические показатели [Biometric characteristics]	Онтогенетические группы особей [Ontogenetic groups of individuals]			
	v	g_1	g_2	g_3
Число вегетатив- ных побегов, шт. [number of vegetative shoots, pcs.]	6,2 $\pm$ 0,7	47,2 $\pm$ 3,3	230,9 $\pm$ 8,4	171,4 $\pm$ 4,7
Длина вегетатив- ных побегов, см [length of vegetative shoots, cm]	2,3 $\pm$ 0,1	2,3 $\pm$ 0,2	2,9 $\pm$ 0,2	2,4 $\pm$ 0,2
Число генератив- ных побегов, шт. [number of genera- tive shoots, pcs.]	—	15,2 $\pm$ 3,9	98,6 $\pm$ 1,8	63,2 $\pm$ 1,3
Длина генератив- ных побегов, см [length of generative shoots, cm]	—	4,1 $\pm$ 0,3	6,5 $\pm$ 0,3	3,5 $\pm$ 0,3
Число плагиотроп- ных ССО, шт. [number of plagiotro- pic CBA, pcs.]	—	2,2 $\pm$ 0,4	3,4 $\pm$ 0,3	3,0 $\pm$ 0,3
Длина плагиотроп- ных ССО, см [length of plagiotropic CBA, cm]	—	10,7 $\pm$ 1,3	28,0 $\pm$ 3,3	51,1 $\pm$ 4,9
Диаметр особи, см [diameter of the individual, cm]	3,2 $\pm$ 0,2	22,0 $\pm$ 3,4	76,4 $\pm$ 1,7	144,4 $\pm$ 3,9

Note: v - Virginal, g_1 - Young generative, g_2 - Mature generative, g_3 - Old generative].

У восходящих дициклических полу- или среднерозеточных генеративных побегов соцветие – кистевидный тирс, состоящий из супротивно расположенных и сближенных 5–6 пар дихазиев. Две пары дихазиев в апикальной части соцветия сильно редуцированы. Длина соцветия может достигать 3,5 см.

В течение следующих 16–18 лет в *зрелом генеративном состоянии* (g_2) происходит разрастание подушки. В зависимости от условий произрастания (наличие свободного субстрата) выявлена поливариантность ее развития (рис. 3).

При произрастании особей вида на мелкоземе в расщелинах плоских камней их плагиотропные оси располагаются наклонно вверх над каменной поверхностью, придаточные корни практически отсутствуют. Все ортотропные побеги цветут. Внутри подушки прослеживается этажность. Каждый этаж ССО образован сохранившейся многолетней частью побега формирования и является ее годичным приростом.

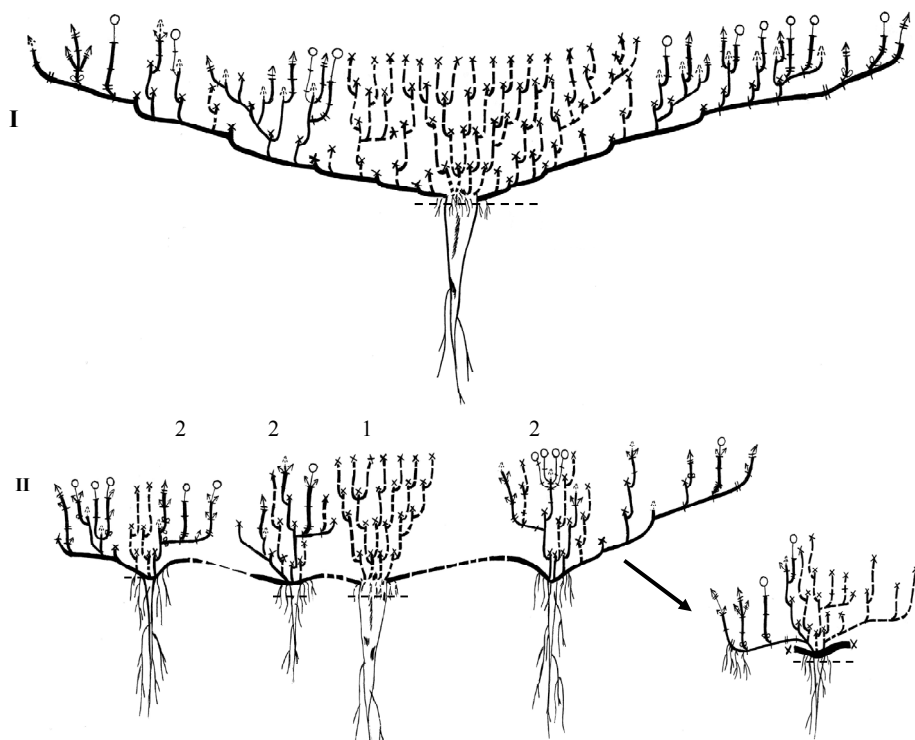


Рис. 3. Поливариантность развития *Thymus mugodzharicus* в старом генеративном онтогенетическом состоянии

[Fig. 3. Polyvariance of *Thymus mugodzharicus* development in the old generative ontogenetic state]:

I – развитие особей в расщелинах камней [development of individuals in the crevices of stones]; *II* – развитие особей в микропонижениях рельефа [development of individuals in micro-depressions of the relief]; *I* – первичный куст [primary shrub]; *2* – парциальный куст [partial shrub];  участок плагиотропной ССО [portion of plagiotropic composite bough axis]

Длина годовых приростов у ортотропных ССО приблизительно одинаковая, увеличивается от базальной к апикальной части (от 1 до 13 см). Плагиотропные ССО варианта *II* сильно утолщаются (до 0,9 см), приобретают более сложную структуру. В их базальной части развиваются ортотропные ССО, в средней – такие же плагиотропные ССО *n*-го порядка. Длина каждого годового прироста плагиотропной ССО может колебаться от 1 до 19 см. За счет увеличения порядка их ветвления поверхность подушки выравнивается и становится плоской. В целом подушка приобретает столовидную форму, схожую с формой подушки *Onobrychis cornuta* (L.) Desv. [20]. Единичные придаточные корни могут образовываться в базальной части куста, рядом с главным корнем. К 24–28 годам облик подушки меняется. Растение переходит в старое генеративное состояние (g_3) (см. рис. 3, *I*). Оно

характеризуется началом разрушения главного корня. В центральной части подушки образуется участок из отмерших скелетных осей. По периферии подушки развиваются вегетативные и генеративные слабоветвистые побеги. Длительность состояния непродолжительная. В течение пары следующих лет главный корень разрушается и подушка полностью отмирает. Особей в *субсенильном состоянии* не обнаружено.

В условиях микропонижения рельефа, где достаточно свободного мелкоземистого субстрата, на плагиотропных ССО появляются придаточные корни. Подушка прижата к поверхности субстрата и приобретает выпуклую форму. Один из придаточных корней становится вторично стержнекорневым, в этом месте на оси формируется парциальный куст. Основу парциального куста образуют ССО вариантов *I* и *II*. Их число в структуре подушки зависит от интенсивности укоренения плагиотропных ССО и составляет не более трех. Располагаются парциальные кусты на расстоянии от 1,5 до 30 см от главного корня. В *старом генеративном состоянии* центральная часть подушки образована отмершими остатками ССО и главного корня (см. рис. 3, *II*). Они некоторое время сохраняются, что позволяет определить границы особи. В целом особь представляет собой клон, состоящий из нескольких по-разному отдаленных парциальных кустов того же онтогенетического состояния. Парциальные кусты, как правило, не соединены между собой и располагаются на расстоянии друг от друга. После выдувания сухих остатков первичных структур образуются партикулы в старом генеративном онтогенетическом состоянии. Их основу составляют ССО варианта *I*. Из почек годовичных побегов ССО разветвляются ортотропные вегетативные и генеративные побеги обогащения. Также в структуре партикулы может развиваться моноподиально нарастающий плагиотропный укореняющийся или не укореняющийся слабоветвистый вегетативный побег. В развитии особей вегетативного происхождения после потери связи с материнским кустом преобладают процессы отмирания. Партикулы постепенно засыхают и выдуваются.

Изучение онтогенеза *T. mugodzhharicus* подушковидной жизненной формы показало, что основные черты ее развития в целом соответствуют развитию растений-подушек и ранее изученной плотной подушки *T. baicalensis* [8]. Сходство с последней проявляется в одинаковой длительности прегенеративного периода (до 2 лет), образовании первичного куста у особей уже на второй год и появлении генеративных побегов на третий год, однотипных изменениях в генеративном периоде развития особей (смена нарастания осей, дифференциация ССО, формирование типичной подушковидной формы, появление партикуляции в старом генеративном состоянии). При этом выявлены следующие отличия. Высота приростов годовичных побегов в основании подушки до ее поверхности у *T. baicalensis* колеблется от 0,5 до 4 (5) см, тогда как у *T. mugodzhharicus* – от 1 до 19 см. Интенсивный рост и слабое ветвление побегов в базальной и средней частях у *T. mugodzhharicus* приводят к формированию рыхлой структуры подушки. Образовавшийся опад

внутри нее не удерживается и быстро выдувается. Длительность генеративного периода у особей *T. mugodzhharicus* достигает 25 лет, тогда как у особей *T. baicalensis* – до 37 лет. Кроме этого, у *T. mugodzhharicus* выявлены поливариантность развития подушки в старом генеративном состоянии и разнообразие ее формы, а также зависимость образования придаточных корней от наличия свободного мелкоземистого субстрата. Как отмечает И.М. Культиасов [20], причиной угнетения ростовых процессов у подушковидных растений является совокупность условий обитания. У *T. baicalensis* в степях Убсунурской котловины к таким условиям относятся отсутствие снега в течение продолжительного и сурового зимнего периода, жаркое и сухое лето, резкий контраст суточных температур и песчаный субстрат. У *T. mugodzhharicus* в степи в отрогах южного склона Нарымского хребта, наоборот, в расщелинах камней и микропонижениях, где произрастают особи вида, происходит накопление влаги. А условиями, угнетающими развитие особей, являются малоснежная зима, иссушающее действие ветра и жаркое лето. По данным К.В. Станюкович [21], формирование подушек с рыхлой побеговой структурой в условиях Восточного Памира также происходит в областях, относительно богатых осадками.

Формирование рыхлой подушки у *T. mugodzhharicus* свидетельствует о способности вида выдерживать неблагоприятное действие факторов внешней среды с сохранением всех этапов развития.

Заключение

Исследование показало, что основными причинами, угнетающими рост побегов и, как следствие, образования подушковидной жизненной формы у *T. mugodzhharicus* в закустаренной ковыльной степи в отрогах южного склона Нарымского хребта, являются экологические условия обитания: малоснежная зима, иссушающее действие ветра, жаркое лето. Одновременно с этим накопление влаги в расщелинах камней и микропонижениях рельефа, где произрастают особи вида, способствует разрастанию подушки и увеличению мощности побегов. Формирование рыхлой структуры подушки происходит за счет слабого ветвления побегов в базальной и средней части и удлинения годичных приростов ССО. Многолетнюю основу подушки образуют два варианта ССО, отличающиеся по направлению роста, числу побегов и длительности нарастания. Рост и отмирание побегов подушки соответствуют особенностям развития побеговой системы кустарничков. Развитие подушки *T. mugodzhharicus* отличается от развития подушки *T. baicalensis* сокращением длительности онтогенеза, поливариантностью развития подушки в старом генеративном онтогенетическом состоянии и разнообразием её формы, слабым образованием придаточных корней.

Литература

1. Boucher F.C., Lavergne S., Basile M., Choler P., Aubert S. Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2016. Vol. 20. PP. 22–31.

2. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
3. Борисова И.В. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана // Проблемы ботаники. 1962. Т. 6. С. 336–345.
4. Larcher W., Kainmuller C., Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures // Flora. 2010. Vol. 205, № 1. PP. 3–18.
5. Астащенко А.Ю. Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) к условиям высокогорного Памира // Сибирский экологический журнал. 2015. № 5. С. 770–785.
6. Чудновская Г.В. *Thymus serpyllum* L. в Восточном Забайкалье // Вестник Кемеровского государственного университета. Сер. Биологические, технические науки и науки о Земле. 2013. № 4-1 (56). С. 12–15.
7. Aubert S., Boucher F., Laverge S., Renaud J., Choler P. 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter // Alpine Botany. 2014. Vol. 124, № 1. PP. 59–70.
8. Таловская (Колегова) Е.Б. Морфологическая трансформация особей *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) в разных условиях обитания // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 5. С. 735–742.
9. Клоков М.В. Род *Thymus* L. // Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. С. 470–590.
10. Ильина В.Н., Матвеев В.И. Характеристика растительных сообществ с участием редких копеечников (*Hedysarum* L., Fabaceae) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 7, № 1. 2005. С. 199–205.
11. Адекенов С.М., Байгулин И.О., Мырзагалиева А. Ресурсы лекарственных растений Нарымского хребта // Известия НАН РК. Сер. биологическая. 2009. № 1. С. 3–11.
12. Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Хакасии // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 2. С. 173–183.
13. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина. Вопросы биологии растений. 1959. Т. 100, вып. 5. С. 3–38.
14. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М. : Наука, 1977. 158 с.
15. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М. : Недра, 1997. Т. 1. 630 с.
16. Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров : Изд-во ВятГТУ, 2009. 130 с.
17. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического Института АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1950. Вып. 6. С. 179–196.
18. Таловская Е.Б. Структура побеговой системы ложной подушки *Thymus mugodzharcicus* Klok. et Shost // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : чтения памяти Л.М. Черепнина и материалы Шестой Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 110-летию со дня рождения Л.М. Черепнина и 80-летию Гербария им. Л.М. Черепнина (KRAS). Красноярск : КГПУ, 2016. С. 258–262.
19. Rauh W. Über polsterformigen wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. 1939. № 7. P. 49.
20. Культиасов И.М. Эколого-морфологические особенности подушковидных эспарцетов Средней Азии // Ботанический журнал. 1962. Т. 47, № 5. С. 645–657.
21. Станюкович К.В. Растительный покров Восточного Памира. М. : Географиз, 1949. 159 с.

Поступила в редакцию 02.05.2017 г.; повторно 20.07.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.

Таловская Евгения Борисовна — канд. биол. наук, н.с. лаборатории лекарственных и пряно-ароматических растений Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: kolegova_e@mail.ru

For citation: Talovskaya EB. Polyvariance of *Thymus mugodzharcus* (Lamiaceae) ontogeny of the cushion-like life form. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:88-101. doi: 10.17223/19988591/40/5 In Russian, English Summary

Evgeniya B. Talovskaya

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

Polyvariance of *Thymus mugodzharcus* (Lamiaceae) ontogeny of the cushion-like life form

The study of morphological and biological features of the cushion plant development makes it possible to explain their adaptation to living in specific habitat conditions. The cushion biormorph of *Thymus* L. genus. is rarely formed and has not been practically described in the literature. This research is devoted to studying the cushion-like life form of *Thymus mugodzharcus*. The species is distributed generally in the territory of Kazakhstan, it also occurs in the Southern Urals and in the Northern part of Russia. Its habitats are confined to petrophytic steppe communities located along mountain slopes. The aim of the research was to study the polyvariance of *T. mugodzharcus* ontogeny of the cushion-like life biormorph to detect the mechanisms of its adaptation to growth conditions.

We collected the material in Eastern Kazakhstan, in the spurs of the southern slope of the Naryn Range (48°51'12,8"N, 083°51'22,0"E, height 998 m above sea level), in shrubby forb feather grass steppe. The species of *T. mugodzharcus* was located on the stone-free substrate in the crevices of stones and in microdepressions of the relief. When studying the the cushion-like life form of *T. mugodzharcus* we relied on IG Serebriakov's classification of life forms (1962). *T. mugodzharcus* shoots and their systems were described on the basis of the original data on the structure of *Thymus* shoots obtained by EB Kolegova and VA Cheryomushkina (2012); terminology of IG Serebriakov (1959), MT Mazurenko, AP Khokhryakov (1977), EL Nukhimovskii (1997), and YuA Bobrov (2009). We studied the ontogeny of individuals according to the concept of discrete description proposed by TA Rabotnov (1950). The calendar age of individuals of different ontogenetic states was determined by annual rings. The following biometric characteristics were taken into account in individuals in different ontogenetic states: the number and length of vegetative and generative shoots and plagiotropic composite (sympodial) bough axes, and the diameter of the plant.

We found out that the main causes that inhibit the growth of shoots and, as a consequence, the formation of the cushion-like life form of *T. mugodzharcus* are ecological habitat conditions: dry winter, parching effect of the wind, hot summer and water collection in the crevices of stones and microdepressions of the relief. We established that the basis of the *T. mugodzharcus* cushion consists of two variants of long-term composite bough axes (according to MT Mazurenko and AP Khokhryakov 1977) (CBA): orthotropic and plagiotropic. They are distinguished by the direction of growth, the number of shoots and the duration of growth. Due to weak branching of the shoots and the lengthening of the annual growths of the CBA, the cushion structure is crumbly. *T. mugodzharcus* cushion is characterized by the absence of peaty mass

inside the shrub and buds in the shoot basal part, crumbly arrangement of shoots, apical growth suppression, equal annual shoot growth, smooth surface and regular acrotonic branching, as well as single number of additional roots. The nature of cushion shoot growth and death corresponds to the development of shrub shoots. At the initial stages, the species ontogeny is characterized by a rapid change in ontogenetic states. Thus, the duration of the regenerative period is not more than two years, the species primary shoot forms already in the second year, and generative shoots appear in the third. In the generative period, the species undergoes a change in the axes growth and CBA differentiation. Depending on the conditions of growth (in the crevices of stones or in the microdepressions of the relief), the polyvariance of the cushion development in the old generative ontogenetic state and its different forms have been revealed.

The article contains 3 Figures, 1 Table and 21 References.

Key words: *Thymus*; cushion; composite (sympodial) bough axis; adaptation; Naryn Range.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 15-04-02857).

References

1. Boucher FC, Lavergne S, Basile M, Choler P, Aubert S. Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2016;20:22-31. doi: [10.1016/j.ppees.2016.03.002](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.03.002)
2. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: Zhiznennyye formy pokrytosemnykh i khvoynykh [Ecological plant morphology: Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
3. Borisova IV. Biologo-morfologicheskaya kharakteristika travyanistykh podushkovidnykh rasteniy Severnogo Kazakhstana [Biological and morphological characteristics of herbaceous cushion plants in Northern Kazakhstan]. In: *Problemy botaniki. T. VI. Voprosy botanicheskoy geografii, geobotaniki i lesnoy biogeotsenologii* [Problems of Botany. Vol. VI. Issues of Botanical Geography, Geobotany and Forest Biogeocenology]. Lavrenko EM, editor. 1962;6:336-345. In Russian
4. Larcher W, Kainmüller C, Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora*. 2010;205(1):3-18. doi: [10.1016/j.flora.2008.12.005](https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.12.005)
5. Astashenkov AYu. Morphological Adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the Conditions of the Pamir Mountains. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;5:636-646. doi: [10.1134/S1995425515050029](https://doi.org/10.1134/S1995425515050029)
6. Chudnovskaya GV. *Thymus serpyllum* L. in East Transbaikalia. *Bulletin of Kemerovo State University*. 2013;1(4):12-15. In Russian. doi: [10.21603/2078-8975-2013-4-12-15](https://doi.org/10.21603/2078-8975-2013-4-12-15)
7. Aubert S, Boucher F, Lavergne S, Renaud J, Choler P. 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alpine Botany*. 2014;124(1):59-70. doi: [10.1007/s00035-014-0127-x](https://doi.org/10.1007/s00035-014-0127-x)
8. Talovskaya (Kolegova) EB. *Thymus baicalensis* (Lamiaceae) morphological transformation under different environmental conditions. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(5):607-613. doi: [10.1134/S1995425515050133](https://doi.org/10.1134/S1995425515050133)
9. Klovov MV. Genus *Thymus* L. In: *Flora SSSR* [Flora USSR]. Shishkin BK, editor. Moscow; Leningrad: AN SSSR Publ.; 1954;21:470-590. In Russian
10. Ilina VN, Matveev VI. Characteristic of plant communities with the participation of rare *Hedysarum* L. (Fabaceae). *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2005;7(1): 199-205. In Russian
11. Adekenov SM, Baytuln IO, Myrzagalieva A. Resursy lekarstvennykh rasteniy Narymskogo khrebtta [Medicinal plant resources of the Naryn ridge]. *Izvestiya NAN RK. Seriya*

- biologicheskaya* = *News of the National Academy of sciences of the Republic of Kazakhstan. Series of biological and medical*. 2009;1:3-11. In Russian
12. Kolegova EB, Cheryomushkina VA. Structure of shoot systems of *Thymus* (Lamiaceae) species in Khakasia. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 2012;97(2):173-183. In Russian
 13. Serebryakov IG. Tipy razvitiya pobegov u travyanistyykh mnogoletnikov i faktory ikh formirovaniya [Developmental types of shoots in perennial grassy plants and factors of their formation]. *Uchenye zapiski MGPI im. VP. Potemkina. Voprosy biologii rasteniy* [Proc. of VP Potemkin Moscow State Pedagogical Institute. Plant Biology]. 1959;100(5):3-37. In Russian
 14. Mazurenko MT, Khokhryakov AP. Struktura i morfogenez kustarnikov [Structure and morphogenesis of scrubs]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 158 p. In Russian
 15. Nukhimovskiy EL. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy: Teoriya organizatsii biomorf [Fundamentals of Biomorphology of Seed Plants: Theory of Biomorph Organization]. Vol. 1. Moscow: Nauka Publ.; 1997. 630 p. In Russian
 16. Bobrov YuA. Grushankovye Rossii [Pyrolaceae of Russia]. Kirov: VyatGGU Publ.; 2009. 130 p. In Russian
 17. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial grasses in meadow coenoses]. *Trudi Botanicheskogo Instituta AN SSSR. Ser. 3: Geobotanika*. 1950;6:179-196. In Russian
 18. Talovskaya EB. Struktura pobegovoy sistemy lozhnoy podushki *Thymus mugodzharcicus* Klok. et Shost [Structure of shoot system of *Thymus mugodzharcicus* Klok. et Shost false cushion]. In: *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Flora and vegetation of Siberia and the Far East (Krasnoyarsk, Russia, 10-20 May 2016)]. Krasnoyarsk: KGPU Publ.; 2016. pp. 258-262. In Russian
 19. Rauh W. Über polsterformigen wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. *Nova Acta Leopoldina*. 1939;7:49. In German
 20. Kul'tiasov IM. Ekologo-morfologicheskie osobennosti podushkovidnykh espartsetov Sredney Azii [Ecological and morphological features of cushion-like sainfoins in Central Asia (*Onobrychis* Gaertn. spp.)]. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 1962;47(5):645-657. In Russian
 21. Stanyukovich KV. Rastitel'nyy pokrov Vostochnogo Pamira [Vegetation cover of the Eastern Pamirs]. Moscow: Geografiz Publ.; 1949. 159 p. In Russian

Received 02 May 2017; Revised 20 July;

Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Talovskaya (Kolegova) Evgeniya B., Cand. Sci. (Biol.), Laboratory of Medicinal and Aromatic Plants, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: kolegova_e@mail.ru

УДК 582.31/9 (571.53)
doi: 10.17223/19988591/40/6

В.В. Чепинога^{1,2}, С.В. Солодянкина^{1,2}, В.П. Иванова²

¹ Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, г. Иркутск, Россия

² Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Россия

Особенности распространения некоторых культивируемых древесных растений в историческом центре г. Иркутска (Восточная Сибирь)

Работа выполнена в рамках программы НИР Института географии
им. В.Б. Сочавы СО РАН, проекты № IX.137.3, IX.127.2.

На материалах сеточного картирования в историческом центре г. Иркутска проанализированы особенности распространения пяти модельных чужеродных (*Acer ginnala* Maxim., *A. negundo* L., *Populus balsamifera* L.) и местных (*Hippophaë rhamnoides* L., *Malus baccata* (L.) Borkh.) культивируемых древесных видов. Обнаружено, что на фоне высокой застроенности и низкой озелененности центра города максимальная встречаемость и склонность к спонтанному возобновлению присуща интродуцированным *Acer negundo* и *Populus balsamifera* s.l. Рекомендуется ограничить их использование в озеленении. Более привлекательным для озеленения является *Acer ginnala*, не склонный к самосеву. Из видов местной флоры наиболее декоративен *Malus baccata*, однако слабая устойчивость к яблонной моли не позволяет использовать этот вид в посадках более широко.

Ключевые слова: адвенты; инвазивные виды; сеточное картирование; Байкальский регион.

Введение

Вопросы, связанные с проблемой биологического загрязнения, а именно вселения чужеродных (адвентивных) растений в экосистемы вследствие антропогенной трансформации среды, относятся к одним из наиболее активно разрабатываемых разделов биологии во всем мире [1]. Особое внимание обращают на себя инвазивные (инвазионные) виды, растения из числа натурализовавшихся, которые образуют устойчивые популяции, дающие плодовитое потомство и способные распространяться на дальние расстояния [2–4]. Инвазивные растения являются объектом пристального внимания ряда отечественных исследователей, что выражается в составлении списков таких видов [5–7] и включении их в «черные книги» [8–10]. При этом если перечни инвазивных растений уже составлены для ряда регионов Российской Федерации, то работ, описывающих поведение конкретных видов на

локальном уровне, совсем немного [11]. В качестве примера можно привести исследования по выявлению фитоценотического разнообразия рудеральной растительности, по которым можно видеть действительную роль в современном растительном покрове ряда инвазивных видов [12–15].

Для Иркутской области отмечен 441 вид заносных растений [16]. Среди адвентов особое положение занимают культивируемые древесные растения, которые длительное время не учитывались во флористических сводках (см. напр.: [17, 18]), хотя они десятилетиями делят экологические ниши с местными растениями [19]. И если с деревьями, не склонными к возобновлению, может быть допущена и альтернативная точка зрения, то «убегающие из культуры» виды растений следует учитывать однозначно. Наиболее богатым интродуцированными деревьями и кустарниками в Иркутской области является собственно г. Иркутск.

Иркутск – крупный областной центр с населением около 600 тыс. человек и 355-летней историей. Город расположен почти посередине между западными и восточными границами России, в южной части Восточной Сибири, в 65 км к западу от оз. Байкал, на краю Средне-Сибирского плоскогорья, граничащего здесь с Байкальской рифтовой зоной. Климат резко-континентальный, средняя температура января по многолетним данным составляет $-20,6^{\circ}\text{C}$, сумма среднесуточных температур воздуха выше 10°C – 1 400–1 700°, а годовая сумма осадков – 400–500 мм. Осадки неравномерно распределены на протяжении года, их наибольшее количество выпадает в июле–августе (около 40%). Маломощный снежный покров зимой к февралю–марту достигает в среднем 34 см [20]. Флора сосудистых растений Иркутска насчитывает по разным подсчетам от 1 092 [21] до 1 121 вида [22]. Древесная и кустарниковая флора города представлена 119 видами [23], в том числе и культивируемыми из числа чужеродных для региона.

Специальных исследований процесса натурализации культивируемых древесных растений до сих пор в регионе не проводилось. В связи с этим целью нашей работы являются выявление особенностей распространения в историческом центре Иркутска некоторых культивируемых древесных растений и оценка интенсивности их спонтанного возобновления. Для работы отобраны три вида из числа чужеродных для местной флоры (*Acer ginnala*, *A. negundo*, *Populus balsamifera*) и два вида аборигенной флоры (*Hippophaë rhamnoides*, *Malus baccata*). Среди модельных видов представлены как популярны в озеленении, так и редко высаживаемые растения.

Материалы и методики исследования

Объекты исследования. *Acer negundo* L. – клен ясенелистный. Североамериканский вид, интродуцирован в Европе в конце XVII в., к концу XVIII в. появился в России (в ботаническом саду Санкт-Петербурга), а в 1896 г. высажен уже в Западной Сибири (окрестности г. Омска) [9]. В настоящее время

клен широко используется в лесопарковой культуре Сибири и, по-видимому, уже довольно давно отмечался как «убегающий из культуры», однако не привлекал специального внимания исследователей. Поэтому во флористическую сводку «Флора Сибири» включен только в 2003 г. в дополнительном томе [24]. В Иркутской области *A. negundo* введен в культуру в ботаническом саду Иркутского государственного университета в 1948 г. [25], а как натурализующийся вид впервые зафиксирован в 2005 г. [26]. Включен в перечень инвазивных и потенциально инвазивных видов Сибирского федерального округа, где для территории Иркутской области и Республики Бурятия ему присвоен статус 3 [7] (чужеродный вид, расселяющийся и натурализующийся в нарушенных местообитаниях и способный впоследствии внедряться в полуестественные и естественные сообщества [8]).

Acer ginnala Maxim. – клен Гиннала, или приречный. Восточноазиатский вид, использующийся в культуре в лесопарковых зонах крупных городов Сибири. В Иркутске введен в культуру в 1947 г. [25]. Для территории Москвы и Московской области отмечается, что вид легко дает самосев [27]. В числе потенциально инвазивных не рассматривался.

Hippophaë rhamnoides L. – облепиха крушиновидная. Евразийский вид, изначально встречавшийся в Сибири лишь в крайних южных районах. В Иркутской области долгое время была известна единственная природная популяция на островах и галечниках р. Китой, что послужило причиной включения этого вида в первое издание Красной книги области [28]. В то же время активное использование облепихи в культуре, начавшееся в 1990-е гг., способствовало стимулированию спонтанного расселения этого вида по свеженарушенным местообитаниям. К примеру, во время расширения автомобильной трассы Иркутск–Ангарск бурное развитие облепихи отмечено только вдоль свежестроенной дорожной полосы [26]. В настоящее время облепиха распространилась по многим районам юга Иркутской области, а на отвалах и рекультивированных землях угольных разрезов Иркутско-Черемховского угольного бассейна встречаются обширные монодоминантные заросли этого вида. Вид включен в перечень инвазивных и потенциально инвазивных видов Сибирского федерального округа [7], где для Иркутской области для него указан статус 2 – активно расселяющийся и натурализующийся в нарушенных, полуестественных и естественных местообитаниях.

Malus baccata (L.) Borkh. – яблоня ягодная. Восточноазиатский вид, имеющий в Иркутской области западный предел своего природного ареала, довольно активно используется в озеленении. Включен в число инвазивных и потенциально инвазивных видов для большинства регионов Сибирского федерального округа, не относящихся к исходному ареалу вида [7].

Populus balsamifera L. s.l. – тополь бальзамический, а точнее, комплекс гибридных форм тополей с большим или меньшим участием североамериканского *P. balsamifera*. По-видимому, большинство растений, используемых в Байкальском регионе в посадках, относится к *P. sibirica* G.V. Krylov et

Grig. ex A.K. Skvortsov, представляющему собой гибрид *P. nigra* L. с *P. balsamifera* [29, 30], либо с *P. × moskoviensis* Schroeder [27], хотя специального морфологического исследования тополей в Иркутской области не проводилось. *P. balsamifera* в советское время была одной из наиболее популярных пород деревьев в озеленении населенных пунктов Иркутской области, однако при флористических исследованиях этот вид обычно не учитывался и во флору области включен только в 2008 г. как культивируемый и натурализующийся вид [19].

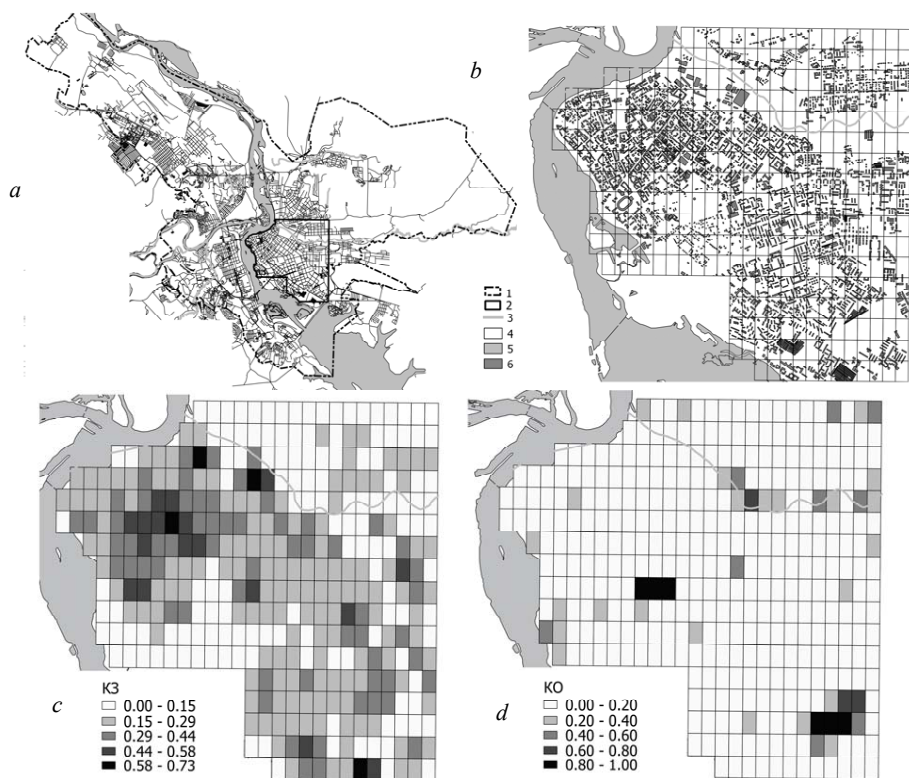


Рис. 1. Схема района исследования: *a* – расположение территории исследования в пределах границ города Иркутска; *b* – общая схема территории исследования с наложенной градусной сеткой; *c* – степень застроенности территории; *d* – уровень озелененности территории. Условные обозначения: 1 – граница г. Иркутска; 2 – граница территории исследования; 3 – р. Ушаковка; 4 – градусная сетка на территории исследования; 5 – р. Ангара; 6 – строения, КЗ – коэффициенты застроенности, КО – коэффициенты озелененности [Fig. 1. Study area: *a* - Location of the study area in Irkutsk city; *b* - Study area with grid division; *c* - Degree of building-up density; *d* - Degree of urban greening. 1 - Irkutsk city boundary; 2 - Study area boundary; 3 - Ushakovka River; 4 - Grid; 5 - Angara River; 6 - City buildings; КЗ - Coefficient of building-up density; КО - Coefficient of urban greening]

Несмотря на отмечавшиеся факты спонтанного расселения в регионе *P. balsamifera*, в качестве потенциально инвазивного вида (статус 3) указывается только для Томской, Кемеровской и Омской областей [7].

Методика исследования. Изучение распространения модельных видов проведено методом сеточного картирования [11, 31]. В программе SAS.Планиета 160707 на территорию исторического центра г. Иркутска была наложена координатная сетка размером ячейки 10" × 10". На местности такие квадраты имели размер примерно 310 м по широте и 190 м по долготе (система координат UTM, зона 48N, эллипсоид WGS84).

В каждом из квадратов обилие картируемых видов оценивали по трехбалльной шкале: 1 – редко, или несколько небольших скоплений, 2 – нечасто, или немногие популяции по несколько квадратных метров, 3 – часто, или образует большие скопления. В специально разработанном протоколе раздельно отмечали обилие для взрослых особей и для возобновления.

Полевые изыскания в центральной части города проведены В.П. Ивановой в августе–сентябре 2014 г. Общая площадь обследованной территории – 2 148,1 га, которая разделена на 351 квадрат. Результаты картирования занесены в таблицу в программе Microsoft Excel, после чего матрица со значениями экспортирована в программу QGIS, где составлены картосхемы распространения изучаемых видов.

Распространение модельных видов рассмотрено для территории исторического центра города Иркутска (рис. 1, *a*, *b*). Для характеристики среды обитания модельных видов определены коэффициенты застроенности (рис. 1, *c*) и озелененности (рис. 1, *d*) каждого из обследованных квадратов. Коэффициент застроенности территории (градостроительной нагрузки) рассчитывался как отношение площади строений, находящихся внутри квадрата, к общей площади квадрата. Коэффициент озелененности – отношение площади, занятой зелеными насаждениями (анализировались зеленые массивы от пяти деревьев и кустарников в группе) внутри квадрата, к общей площади квадрата.

Результаты исследования и обсуждение

Исторический центр города Иркутска характеризуется высокой степенью застроенности (см. рис. 1, *c*). Для 40% обследованных квадратов коэффициент застроенности составляет 0,15–0,29, а для 22,5% его значение еще выше. В 10 квадратах площадь строений занимает половину и более всей площади квадрата. На этом фоне коэффициент озелененности, напротив, крайне низкий. Только в 42 случаях озелененность превышает 20% площади квадрата. Основные скопления зеленых островов центра Иркутска приходятся на неудобья поймы р. Ушаковки, а также небольшие территории Центрального парка культуры и отдыха и парка Лисихинского кладбища. Только в этих двух парках встречаются участки, в которых озелененность превышает 80%.

Результаты картирования встречаемости модельных видов и их возобновления в историческом центре г. Иркутска представлены в таблице и на рис. 2.

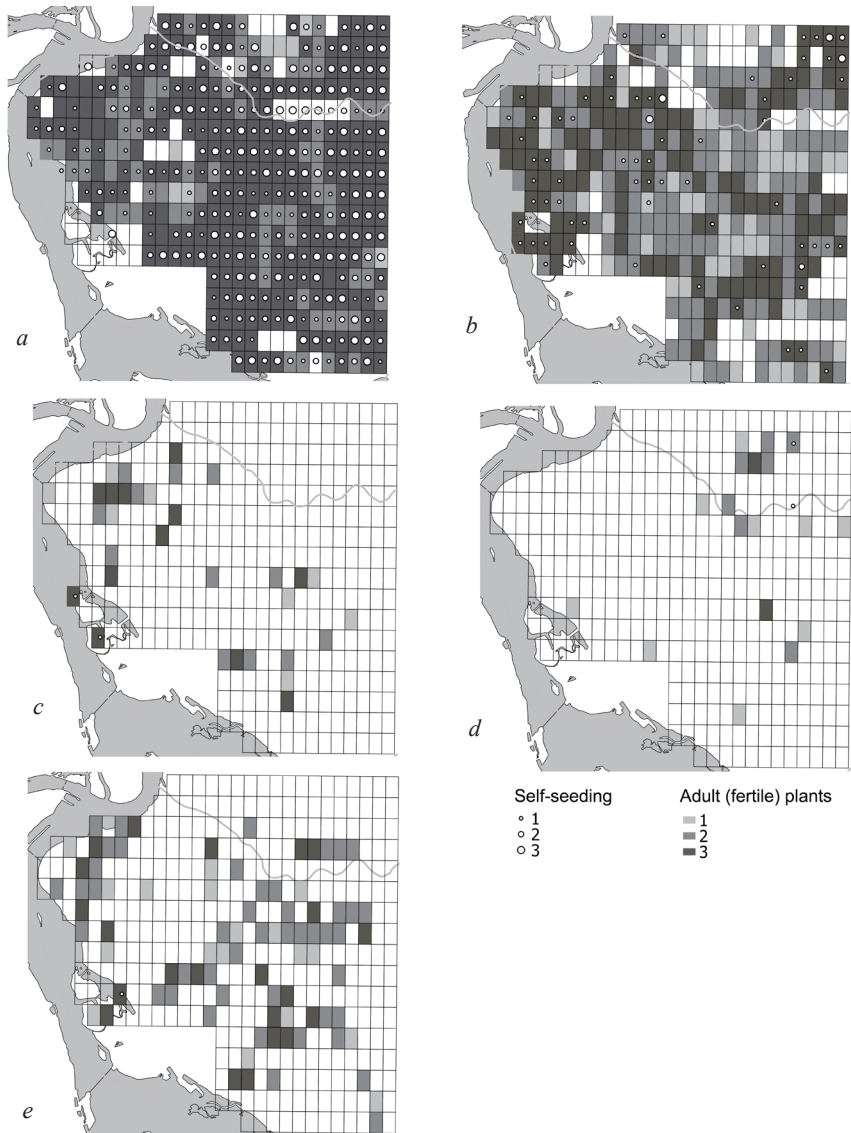


Рис. 2. Распространение взрослых растений и их возобновление: *a* – *Acer negundo*; *b* – *Populus balsamifera*; *c* – *Acer ginnala*; *d* – *Hippophaë rhamnoides*; *e* – *Malus baccata*. Обозначения: точки – возобновление; заливка – взрослые растения; 1 – редко, или несколько небольших скоплений; 2 – нечасто, или немногие популяции по несколько квадратных метров; 3 – часто, или образует большие скопления

[Fig. 2. Distribution of adult plants and their reproduction *a* – *Acer negundo*; *b* – *Populus balsamifera*; *c* – *Acer ginnala*; *d* – *Hippophaë rhamnoides*; *e* – *Malus baccata*. Symbols: 1 – Sporadically, or several small groups of plants; 2 – Infrequently, or several few square meter populations; 3 – Frequently, or forming large clusters]

**Встречаемость особей изученных видов в квадратах
условной картографической сетки исторического центра Иркутска**
[Occurrence of investigated plant species in grids of the historic center of Irkutsk]

Вид [Species]	Взрослые растения [Adult plants]			Всего квад- ратов [Total number of squares]	Возобновление [Young plants]			Всего квад- ратов [Total num- ber of squares]
	Еди- нично [Sporadi- cally]	Не- часто [Infre- quently]	Часто [Fre- quently]		Еди- нично [Sporadi- cally]	Нечасто [Infre- quently]	Часто [Frequ- ently]	
<i>Acer negundo</i>	9	70	242	321	72	129	103	304
<i>Populus balsamifera</i>	57	129	120	306	60	2	4	66
<i>Malus baccata</i>	18	45	22	85	1	0	0	1
<i>Acer ginnala</i>	8	12	11	31	1	0	0	1
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	9	7	2	18	2	0	0	2

Acer negundo – наиболее обычный среди отобранных для исследования видов в лесопарковой зоне центра Иркутска. Он отмечен почти в 92% квадратов, как правило, с высоким обилием. Почти во всех квадратах наблюдалось спонтанное возобновление этого вида, в трети случаев возобновление отмечено как частое. В ряде случаев растения, которые появились в результате самосева, уже достигли взрослого состояния, и их невозможно отличить от высаженных деревьев. Второй вид этого рода, *A. ginnala*, менее популярен в озеленении. Он отмечен только в 9% обследованных квадратов, и лишь однажды обнаружен случай возобновления этого вида.

Вторым по частоте встречаемости является *P. balsamifera*. Он отмечен в 87% квадратов, из них более чем в трети как частый вид. В 66 квадратах, т.е. в каждом пятом случае, отмечено наличие возобновления. Обычно это единичные растения, но в четырех квадратах всходы тополя обильны. В случае с *P. balsamifera* наблюдается закономерность появления возобновления в местах большего скопления взрослых деревьев при низкой общей озелененности территории.

Наиболее популярный среди модельных видов местной флоры *M. baccata* отмечен в 24% квадратов, причем в более чем половине случаев как нечастый вид. Несмотря на устойчивое семенное возобновление, характерное для вида в целом в пределах его природного ареала, всходы в центре Иркутска обнаружены лишь однажды. Это, очевидно, связано с кошением газонов, активно практикуемым в последние годы, что приводит к уничтожению всходов яблони.

Реже всего встречается *H. rhamnoides*. Это растение отмечено только в 5% квадратов. В двух случаях обнаружено единичное семенное возобновление облепихи. *H. rhamnoides* предпочитает сильно нарушенные, лишенные растительности экотопы, а в плотно застроенном центре Иркутска подходящие условия встречаются достаточно редко. Большая часть случаев произ-

растения облепихи в центре Иркутска приходится на приусадебные участки частного сектора.

Таким образом, из числа модельных видов наибольшая встречаемость и склонность к возобновлению присуща *Acer negundo* и *Populus balsamifera*, чужеродным для флоры Иркутской области. Чтобы не способствовать внедрению этих растений в местную флору, можно рекомендовать ограничить их использование в озеленении. Более привлекательным в этом случае выглядит не склонный к самосеву *A. ginnala*. Но все же желательно больше внимания обращать на местные декоративные породы. Из модельных объектов нашего исследования это относится к *Malus baccata*. Правда, этот вид оказался крайне неустойчивым к яблонной моли (*Hyponomeuta malinella* Zeller, 1838), сильно поражавшей в последние годы деревья лесопарковой зоны Иркутска [32].

Заключение

Проведенное исследование показало существенные различия в поведении древесных видов растений, используемых в озеленении Иркутска. Различия предопределяются исходной биологической стратегией видов, преобладанием того или иного типа возобновления, а для чужеродных видов также завершенностью процесса акклиматизации и возникновением расы, наиболее приспособленной к местным природным условиям. Активное возобновление интродуцированных видов деревьев происходит на фоне высокой застроенности и низкой озелененности центра города.

Авторы выражают благодарность студентам биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета Г. Ильину и Я. Ситниковой за участие в полевых исследованиях по сеточному картированию популяций.

Литература

1. Kleunen M. van, Dawson W., Essl F., Pergl J., Winter M., Weber E., Kreft H., Weigelt P., Kartesz J., Nishino M., Antonova L., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castano N., Chacon E., Chatelain C., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Groom Q.J., Henderson L.I., Kupriyanov A., Masciadri S., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D.L., Patzelt A., Pelter P.B., Baptiste M.P., Poopath M., Schulze M., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velazquez M., Wieringa J.J., Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants // *Nature*. 2015. Vol. 525. PP. 100–103.
2. Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progr. Phys. Geogr.* 2006. Vol. 30. PP. 409–431.
3. Richardson D.M., Pyšek P., Carlton J.T. A compendium of essential concepts and terminology in biological invasions // *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Oxford : Blackwell Publishing, 2011. PP. 409–420.
4. Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity & Distrib.* 2000. Vol. 6. PP. 93–107.

5. Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Инвазивные виды растений в городах южной промышленной зоны Республики Башкортостан // Известия Алтайского государственного университета. 2013. Т. 3, № 1. С. 27–30.
6. Сагалаев В.А. К инвентаризации инвазивных видов флоры Волгоградской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2013. № 32. С. 102–105.
7. Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Верхозина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина, Н.В., Рябовол С.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Терехина Т.А., Чернова О.Д., Шауло Д.Н. Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2014. № 1. С. 52–62.
8. Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Черных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
9. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М. : ГЕОС, 2009. 494 с.
10. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. 292 с.
11. Чепинога В.В., Солодянкина С.В., Иванова В.П. Распространение некоторых синантропных растений в историческом центре города Иркутска (Восточная Сибирь) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 2 (34). С. 87–100.
12. Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Сообщества с инвазивными видами в городе Салавате (республика Башкортостан) // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. География. Геоэкология. 2011. № 1. С. 173–176.
13. Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Растительность города Салавата (Республика Башкортостан). III. Синантропная растительность (классы *Bidentetea tripartitae*, *Stellarietea mediae* и *Artemisietea vulgaris*) // Растительность России. 2012. № 21. С. 34–65.
14. Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Растительность города Салавата (Республика Башкортостан). IV. Синантропная растительность (классы *Polygono arenastri-Poëtea annuae*, *Galio-Urticetea*, *Robinietea*) // Растительность России. 2013. № 22. С. 11–20.
15. Абрамова Л.М. О классификации сообществ с инвазивными видами // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 4. С. 945–949.
16. Верхозина А.В., Казановский С.Г., Чепинога В.В., Кривенко Д.А., Лиштва А.В. Сведения о видах растительного мира Красной книги Иркутской области // Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2014 году. Иркутск : Форвард, 2015. С. 69–72.
17. Флора Центральной Сибири : в 2 т. / ред. Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова. Новосибирск : Наука, 1979. 1048 с.
18. Флора Сибири : в 14 т. / ред. Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова, И.М. Красноборов, А.В. Положий, К.С. Байков. Новосибирск : Наука, 1987–2003.
19. Чепинога В.В., Степанцова Н.В., Гребенюк А.В., Верхозина А.В., Виньковская О.П., Гнутиков А.А., Дулепова Н.А., Енущенко И.В., Зарубин А.М., Казановский С.Г., Коновалов А.С., Коробков А.А., Луферов А.Н., Росбах С.А. Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения). Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. 328 с.
20. Атлас развития Иркутска / гл. ред. Л.М. Коротыный. Иркутск : Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2011. 131 с.
21. Зарубин А.М., Барицкая В.А., Янчук Т.М. Конспект флоры г. Иркутска и его окрестностей : учеб.-метод. пособие. Иркутск, 2008. 94 с.

22. Виньковская О.П. Флора Иркутской городской агломерации и ее динамика за последние 125 лет : дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2005. 241 с.
23. Камалетдинова С.И., Виньковская О.П. Фанерофиты г. Иркутска // Вестник ИРГСХА. 2015. № 68. С. 28–36.
24. Флора Сибири / ред. Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова, К.С. Байков. Новосибирск : Наука, 2003. Т. 14: Дополнения и исправления. Алфавитные указатели. 188 с.
25. Кузеванов В.Я., Сизых С.В. Ресурсы Ботанического сада Иркутского государственного университета: научные, образовательные и социально-экологические аспекты : справ.-метод. пособие. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2005. 243 с.
26. Чепинога В.В., Верхозина А.В. К флоре эргазиофитов Иркутской области // Материалы к флоре Байкальской Сибири / под ред. В.В. Чепиноги. Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 2007. Вып. 1. С. 161–172.
27. Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.
28. Красная книга Иркутской области: сосудистые растения / под ред. А.М. Зарубина. Иркутск : Облмашинформ, 2001. 200 с.
29. Сковрцов А.К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2007. Вып. 193. С. 41–45.
30. Сковрцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. 2010. Вып. 196. С. 62–73.
31. Серегин А.П. Сеточное картирование флоры: мировой опыт и современные тенденции // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. С. 210–245.
32. Постнова Е. Вышла из-под щитка. Горностаевая моль неконтролируемо распространяется по Иркутску // Сибирский энергетик. 2015. 11 июня. URL: <http://www.vsp.ru/social/2015/06/11/554823> (дата обращения 19.10.2017 г.)

*Поступила в редакцию 28.03.2017 г.; повторно 10.10.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Чепинога Виктор Владимирович – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории физической географии и биогеографии Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН (Россия, 664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1); профессор кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета (Россия, 664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1).

E-mail: Victor.Chepinoga@gmail.com

Солодянкина Светлана Викторовна – канд. геогр. наук, с.н.с. лаборатории теоретической географии Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН (Россия, 664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1); доцент кафедры гидрологии и природопользования географического факультета Иркутского государственного университета (Россия, 664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1).

E-mail: solodyankinasv@mail.ru

Иванова Валентина Петровна – студентка кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета (Россия, 664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1).

E-mail: valya3981@mail.ru

For citation: Chepinoga VV, Solodyankina SV, Ivanova VP. Distribution peculiarities of some cultivated woody plant species in the historic center of Irkutsk (East Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:102-115. doi: 10.17223/19988591/40/6 In Russian, English Summary

Victor V. Chepinoga^{1,2}, Svetlana V. Solodyankina^{1,2}, Valentina P. Ivanova²

¹ VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation

² Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

Distribution peculiarities of some cultivated woody plant species in the historic center of Irkutsk (East Siberia)

The paper presents results of the grid mapping of five cultivated tree plant species in the historic center of Irkutsk, i.e. introduced *Acer ginnala* Maxim., *A. negundo* L. and *Populus balsamifera* L., as well as indigenous species *Hippophaë rhamnoides* L. and *Malus baccata* (L.) Borkh. (See Table 1). For mapping, we used a geographical grid system. The territory of the center of Irkutsk (total area is 2148.1 hectares) was divided into squares of size 10". In the field, every square was equal to 310 m in latitude and 190 m in longitude. The sampling was conducted in Aug-Sept 2014. We determined the abundance of species and their self-seeding in every square by a three-point scale: 1 - sporadically, or several small groups of plants, 2 - infrequently, or several few square meter populations, 3 - frequently, or forming large clusters. In total, we investigated 351 squares. The coefficients of building density (See Figure 1c) and urban greening (See Figure 1d) were calculated for each square as habitat characteristics. For constructing maps, we used QGIS 2.12.0.

We found that investigated woody plant species grow in the surroundings of high building-up density and weak urban greening. Only in 20% of cases, greening exceeded 20% of a square. Among investigated plants, two introduced species (*Acer negundo*, *Populus balsamifera*) are the most common as cultivated ones. They were recorded in 92 and 87% of squares, respectively. These two species showed the highest activity in spontaneous reproduction as well. In many cases, self-seeding plants were already as big as artificially planted and were indistinguishable from the latter. The third introduced species, *Acer ginnala* is not so popular in urban greening. The species was found only in 9% of squares and only once we registered its spontaneous reproduction. *Malus baccata* is the most popular cultivated indigenous tree species (among included in investigation). It was registered in 24% squares, but more than in half of cases, as an infrequent species. Despite the active seed regeneration, we have registered the single self-seeding. The probable reason for this could be the mowing of lawns, actively practiced in recent years. *Hippophaë rhamnoides* was found in 5% of squares only. Most of findings were fertile trees in private gardens. Self-seeding was registered only twice. We suggest that the main reason for this is a lack of suitable habitats (fresh disturbed sites) within the city center for seed germination. As a conclusion, we recommend to limit the use of *A. negundo* and *P. balsamifera* for settlement greening. More attractive for urban greening is *A. ginnala* which has no tendency to spontaneous reproduction. But it is more preferable to use indigenous species for urban greening.

The article contains 2 Figures, 1 Table and 32 References.

Key words: adventive plants; invasive species; grid mapping; Baikal region.

Funding: This research was conducted within the framework of VB Sochava Institute of Geography budget projects, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Projects No IX.137.3 and IX.127.2).

Acknowledgments: We are grateful to G. Iljin and Ya. Sitnikova (students of Irkutsk State University, Russia) for participating in field investigations.

References

1. Kleunen M van, Dawson W, Essl F, Pergl J, Winter M, Weber E., Kreft H, Weigelt P, Kartesz J, Nishino M, Antonova LA, Barcelona JF, Cabezas FJ, Cardenas D, Cardenas-Toro J, Castano N, Chacon E, Chatelain C, Ebel AL, Figueiredo E, Fuentes N, Groom QJ, Henderson LI, Kupriyanov A, Masciadri S, Meerman J, Morozova O, Moser D, Nickrent DL, Patzelt A, Pelsner PB, Baptiste MP, Poopath M, Schulze M, Seebens H, Shu W, Thomas J, Velazquez M, Wieringa JJ, Pyšek P. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*. 2015;525:100-103. doi: [10.1038/nature14910](https://doi.org/10.1038/nature14910)
2. Richardson DM, Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progr Phys Geogr*. 2006;30:409-431. doi: [10.1191/0309133306pp490pr](https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr)
3. Richardson DM, Pyšek P, Carlton JT. A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In: *Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton*. Richardson DM, editor. Oxford, UK: Wiley-Blackwell Publ.; 2011. pp. 409-420. doi: [10.1002/9781444329988.ch30](https://doi.org/10.1002/9781444329988.ch30)
4. Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution*. 2000;6:93-107. doi: [10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x](https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x)
5. Golovanov YaM, Abramova LM. Invasive species in towns of southern industrial zone of Republic Bashkortostan. *Izvestiya Alatskogo gos. universiteta = Izvestiya of Altai State University Journal*. 2013;3(1):27-30. In Russian
6. Sagalaev VA. To inventory of invasive species of flora of the Volgograd region. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: biologia and ekologiya = Journal of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2013;32:102-105. In Russian
7. Ebel AL, Strelnikova TO, Kupriyanov AN, Anenkhonov OA, Ankipovich ES, Antipova EM, Verkhovzina AV, Efremov AN, Zykova EY, Mikhailova SI, Plikina NV, Ryabovol SV, Silantjeva MM, Stepanov NV, Terekhina TA, Chernova OD, Shaulo DN. Invasive and potentially invasive species in Siberia. *Bulleten' Glavnogo botanicheskogo sada = Bulletin of the Central Botanical Garden*. 2014;1:52-62. In Russian
8. Notov AA, Vinogradova YuK, Mayorov SR. On the problem of development and maintenance of the regional Black books. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011;4:35. doi: [10.1134/S2075111711010061](https://doi.org/10.1134/S2075111711010061)
9. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Horun LV. Chernaya kniga flory Sredney Rossii: chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii [The Black Book of the flora of Central Russia (Alien plant species in the ecosystems of Central Russia)]. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 512 p. In Russian
10. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Notov AA. Chernaya kniga flory Tverskoy oblasti: chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Tverskogo regiona [The Black Book of the flora of Tver Oblast': Adventive plant species in ecosystems of Tver Oblast]. Moscow: KMK Publ.; 2011. 292 p. In Russian
11. Chepinoga VV, Solodyankina SV, Ivanova VP. Distribution of some synanthropic plant species in the historic center of Irkutsk (East Siberia). *Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):87-100. doi: [10.17223/19988591/34/6](https://doi.org/10.17223/19988591/34/6) In Russian, English Summary
12. Golovanov YaM, Abramova LM. Communities of invasive species in Salavat (Republic of Bashkortostan). *Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geocology = Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geocology*. 2011;1:173-176. In Russian
13. Golovanov YaM, Abramova LM. Vegetation of Salavat town (Bashkortostan Republic) III. Synanthropic vegetation (classes Bidentetea tripartitae, Stellarietea mediae и Artemisietea vulgaris). *Vegetation of Russia*. 2012;21:34-65. In Russian

14. Golovanov YaM, Abramova LM. Vegetation of Salavat town (Republic of Bashkortostan) IV. Synanthropic vegetation (classes Polygono arenastri-Poëtea annuae, Galio-Urticetea, Robinietea). *Vegetation of Russia*. 2013;22:11-20. In Russian
15. Abramova LM. About the classification of communities with invasive species. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1-4):945-949. In Russian
16. Verkhovina AV, Kazanovskiy SG, Chepinoga VV, Krivenko DA, Lishtva AV. Svedeniya of vidakh rastitenlogo mira Krasnoi knigi Irkutskoi oblasti [Information about plant species from the Red Data Book of Irkutsk Oblast]. In: *Gosudarstvenniy doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Irkutskoy oblasti v 2014 godu* [State report about the condition and protection of the environment in Irkutsk Oblast' in 2014]. Irkutsk: Forward Publ.; 2015. pp. 69-72. In Russian
17. *Flora Tsentral'noy Sibiri* [Flora of Central Siberia: in 2 volumes]. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. 1048 p. In Russian
18. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia: in 14 volumes]. Malyshev LI, Peshkova GA, Krasnoborov IM, Polozhiy AV, Baikov KS, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987-2003. In Russian
19. Chepinoga VV, Stenamtsova NV, Grebenyuk AV, Verkhovina AV, Vin'kovskaya OP, Gnutikov AA, Dulepova NA, Enushchenko IV, Zarubin AM, Kazanovskiy SG, Kononov AS, Korobkov AA, Luferov AN, Rosbakh SA. Check-list of the vascular flora of the Irkutsk region. Malyshev LI, editor. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 2008. 328 p. In Russian
20. *Atlas razvitiya Irkutsk* [Atlas of Irkutsk development]. Korytny LM, editor. Irkutsk: VB Sochava Institute of Geography Publ.; 2011. 131 p. In Russian
21. Zarubin AM, Baritskaya VA, Yanchuk TM. Konspekt flory g. Irkutsk i ego okrestnostei. Uchebno-metodicheskoye posobiye [Check-list of flora of Irkutsk city and its surroundings]. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 2008. 94 p. In Russian
22. Vin'kovskaya OP. *Flora Irkutskoy gorodskoy aglomeratsii i ee dinamika za poslednie 125 let* [Flora of Irkutsk agglomeration and its dynamics for the last 125 years. Cand. Sci. Dissertation, Biology]. Irkutsk: Irkutsk State University; 2005. 241 p. In Russian
23. Kamaletdinova SI, Vin'kovskaya OP. Phanerophytes in Irkutsk. *Vestnik IrGSHA*. 2015;68:28-36. In Russian
24. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia. Vol. 14. Additions and corrections. Alphabetical indexes]. Malyshev LI, Peshkova GA, Baikov KS. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2003. 188 p. In Russian
25. Kuzevanov VYa, Sizyh SV. Resources of the Botanical Garden of Irkutsk State University: Scientific, educational and socio-environmental aspects. Guidance manual. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 2005. 243 p. In Russian
26. Chepinoga VV, Verkhovina AV. To the flora of the Ergasifites of the Irkutsk region. In: *Materials to the flora of the Baikal Siberia*. Chepinoga VV, editor. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 2007;1:161-172. In Russian
27. Mayorov SR, Bochkov VD, Nasimovich YuA, Shcherbakov AV. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti [Adventive flora of Moscow and Moscow region]. Moscow: Association of Scientific Publications KMK Publ.; 2012. 412 p. In Russian
28. *Krasnaya kniga Irkutskoy oblasti: sosudistye rasteniya* [The Red Data Book of Endangered Species of Irkutsk oblast: Vascular plants]. Zarubin AM, editor. Irkutsk: Oblmashinform Publ.; 2001. 200 p. In Russian
29. Skvortsov AK. O sibirskom «bal'zamicheskom» topole [About Siberian "balsam" poplar]. *Bulleten' Glavnogo botanicheskogo sada = Bulletin of the Central Botanical Garden*. 2007;193:41-45. In Russian
30. Skvortsov AK. Sistematischeskiy konspekt roda *Populus* v Vostochnoy Evrope, Severnoy i Sredney Azii [Systematic compendia of the genus *Populus* in Eastern Europe, North and

- Central Asia]. *Bulleten' Glavnogo botanicheskogo sada = Bulletin of the Central Botanical Garden*. 2010;196:62-73. In Russian
31. Seregin AP. Floristic grid mapping: global experience and current trends. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: biologia and ekologiya = Gerald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2013;32:210-245. In Russian
32. Postnova E. Gornostaevaya mol' nekontroliruemо rasprostranyaetsya po Irkutsku [Hyponomeuta moth uncontrollably spreads in Irkutsk]. *Sibirskiy energetik*. 2015.11.06. [Electronic resource]. Available at: <http://www.vsp.ru/social/2015/06/11/554823> (accessed 19.03.2017). In Russian

Received 28 March 2017; Revised 10 October 2017;

Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Chepinoga Victor V, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Physical Geography and Biogeography, VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Ulan-Batorskaya Str., Irkutsk 664033, Russian Federation; Professor, Department of Botany, Faculty of Biology and Soil Science, Irkutsk State University, 1 Karla Marksa Str., Irkutsk 664003, Russian Federation.

E-mail: Victor.Chepinoga@gmail.com

Solodyankina Svetlana V, Cand. Sci. (Geogr.), Senior Researcher, Laboratory of Theoretical Geography, VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Ulan-Batorskaya Str., Irkutsk 664033, Russian Federation; Assoc. Prof., Department of Hydrology and Natural Management, Faculty of Geography, Irkutsk State University, 1 Karla Marksa Str., Irkutsk 664003, Russian Federation.

E-mail: solodyankinasv@mail.ru

Ivanova Valentina P, Student, Department of Botany, Faculty of Biology and Soil Science, Irkutsk State University, 1 Karla Marksa Str., Irkutsk 664003, Russian Federation.

E-mail: valya3981@mail.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК 598.2/9+591.5

doi: 10.17223/19988591/40/7

Л.Г. Вартапетов¹, Т.К. Железнова²

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

² Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия

Пространственная организация населения птиц Притымыя

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ
№ 17-04-00088-а и № 15-29-02479 ОФИ-М.

Изучено весенне-летнее население птиц Притымыя – ранее мало исследованного в орнитологическом отношении района Западной Сибири. На основе полученных классификационных и структурных представлений о пространственном разнообразии орнитокомплексов установлены основные тенденции их территориальных изменений. Плотность населения птиц возрастает при смене темнохвойных пород мелколиственными, воздействии пойменного режима, снижении облесенности, возрастании мозаичности и продуктивности биоценозов. Уменьшение суммарного обилия птиц прослеживается при обеднении минерального питания и упрощении ярусной структуры фитоценозов, олиготрофном заболачивании, уменьшении облесенности и продуктивности биоценозов. Наибольшие показатели видового богатства отмечены в темнохвойных и смешанных лесах, на вырубках и верховых болотах. Средние значения характерны для сосняков, мелколиственных лесов и закустаренных лугов и минимальные – для мезотрофных болот. Наличие поселков определяет уменьшение видового богатства и увеличение суммарного обилия за счет синантропных видов. При смене наземных местообитаний водными в сообществах птиц уменьшается число видов и особей.

Ключевые слова: факторы среды; Западная Сибирь; средняя тайга; плотность населения; видовое богатство.

Введение

В результате изучения пространственной организации населения птиц Западно-Сибирской равнины установлено, что среднетаежная подзона является северным пределом широкого распространения и преобладания бо-реальных сообществ птиц [1]. С позиций изучения пространственной организации населения птиц средняя тайга оказалась ключевой, но наименее изученной лесной подзоной Западной Сибири, в том числе на фоне лучшей

изученности населения птиц северной, южной тайги и подтаежных лесов, по которым опубликованы обобщающие монографии [2–4].

В последние 40 лет все компоненты ландшафтов средней тайги Западной Сибири, включая сообщества птиц, испытывают мощное воздействие нефтегазоносного комплекса. Значительная доля среднетаежных ландшафтов еще не нарушена, однако интенсивное освоение полезных ископаемых, лесопользование, очаги урбанизации и сельскохозяйственного освоения, линии транспортных и энергетических коммуникаций приводят к значительной трансформации и загрязнению всех компонентов природных комплексов, и состояние некоторых из них оценивается как катастрофическое. В связи с этим необходимо изучить современное экологическое состояние населения птиц средней тайги Западной Сибири, предсказать его предстоящие изменения, связанные с климатическими трендами и антропогенным воздействием, наметить основные направления сохранения видов и сообществ птиц и в ряде случаев – поддержания и восстановления их численности. Без решения этих неотложных и важных задач уникальная информация о биоразнообразии орнитокомплексов изучаемой территории будет безвозвратно утеряна.

Притымье включает в себя долину р. Тым от верхнего до нижнего течения и прилегающие участки междуречий. Эта территория имеет особое значение, поскольку она еще мало освоена (за исключением участков интенсивной лесозаготовки) и состояние большей части ландшафтов и орнитокомплексов близко к исходному. Поэтому оценка экологического состояния населения птиц Притымья, которое до недавнего времени оставалось почти не изученным, может рассматриваться как «точка отсчета» для выявления антропогенных нарушений на других территориях средней тайги Западной Сибири, в большей степени подверженных промышленно-хозяйственному освоению.

В связи с этим основная цель нашей работы по изучению экологического состояния населения птиц Притымья – определить основные тенденции территориальных изменений населения птиц на основе классификационных и структурных представлений о его пространственном разнообразии и оценить степень воздействия природных и антропогенных факторов среды на территориальную неоднородность орнитокомплексов.

Выполнение этого исследования представляется значимым не только с фундаментальных позиций орнитогеографии и синэкологии, но и для решения региональных эколого-географических проблем, в том числе связанных с сохранением биоразнообразия сообществ птиц. Проведенная нами и подобные ей количественные оценки населения птиц, в том числе выполненные на ландшафтной основе, служат для развития международных систем орнитологического мониторинга, в основном направленных на выявление популяционных трендов гнездящихся и мигрирующих птиц [5–8]. В России реализуемый нами и другими исследователями ландшафтно-типологический подход в орнитологическом мониторинге направлен на решение общих

задач экологического мониторинга, а также сохранения и восстановления биологических ресурсов и биоразнообразия [9, 10].

Материалы и методики исследования

Исследования проведены преимущественно в долине р. Тым, в северо-восточной части Томской области (Каргасокский район) с мая по август 1985 г. и с мая по июль 2006–2007 гг. Обследованы местообитания долины р. Тым и его притоков, а также ряд междуречных ландшафтов на 3 ключевых участках. В нижнем течении р. Тым ключевой участок располагался в 45 км от устья реки, на месте бывшей деревни Белый Яр ($59^{\circ}30'$ с. ш., $80^{\circ}20'$ в. д.). В среднем течении р. Тым обследованы окрестности п. Напас и п. Молодежный ($59^{\circ}53'$ с. ш., $82^{\circ}00'$ в. д.). В Верхнем Притыме исследования проведены в 1985 г. в окрестностях заброшенной д. Ванжилы-Кынак ($60^{\circ}23'$ с. ш., $84^{\circ}14'$ в. д.).

В бассейне Тыма наибольшую площадь занимают лесные ландшафты. Смешанные леса с преобладанием березы доминируют, на втором месте – сосновые боры, далее следуют елово-пихтово-кедровые леса. В некоторых лесных массивах заметные площади составляют вырубки и гари. На надпойменных террасах и в древних ложбинах стока широко распространены верховые болота, преимущественно «рямы». Последние представляют собой сосново-сфагновые болота с низким уровнем стояния воды, присутствием сосны, развитием кустарничкового яруса. Пойменные луга развиты главным образом в низовьях Тыма и по его притоку р. Польша. Растительность в основном злаково-осоковая, развиты кочкарник, заросли ив. В поймах большое количество некрупных озер с закустаренными берегами.

Птиц учитывали на пеших и водных маршрутах. Норма учета составляла 5 км в каждом местообитании с повторностью в каждую половину месяца. Использованы результаты маршрутных учетов весенне-летнего населения птиц (с 16 мая по 15 июля). При обработке данных осуществлялся пересчет на площадь по средним дальностям обнаружения [10]. В общей сложности в долине Тыма обследовано 31 ландшафтное урочище. Общая протяженность маршрутов составила 500 км по суше и около 300 км по воде.

Видовые названия птиц приведены по Л.С. Степаняну [11], за исключением клеста-еловика, юрка и камышевой овсянки, за которыми сохранены более традиционные названия по Е.А. Коблику и др. [12]. За восточной клушей в связи с возможным перекрытием ареалов, сложностью полевого определения и неясностью таксономического статуса по отношению к хохотунье сохранено прежнее название «серебристая чайка» в его расширительном смысле. В качестве меры общности населения птиц использован коэффициент сходства П. Жаккара, модифицированный для количественных признаков [13, 14]. Иерархическая классификация населения птиц и пространственно-типологическая структура орнитокомплексов выявлены одним из методов автоматической классификации – качественного аналога факторного анали-

за [15]. Пространственная организация (упорядоченность, структурированность) населения птиц оценивалась величиной дисперсии коэффициентов сходства между орнитокомплексами, учтенной факторами среды и их сочетаниями, выделенными при классификационных и структурных построениях [2]. Более детально методы учетов птиц, алгоритмы расчетов, принципы составления классификаций и построения графов описаны ранее [10, 16].

Результаты исследований и обсуждение

В приведенной ниже классификационной схеме населения птиц Прикамья крупные группы орнитокомплексов иерархически подразделены на более мелкие, для каждой из них установлен природный режим, определяющий ее выделение. Пространственно-типологическая структура сообществ птиц демонстрируется рядами изменений наиболее сходных из выделенных подтипов орнитокомплексов. Каждый из рядов связан с воздействием основного структурообразующего фактора среды, и полученная схема ориентирована в факторном пространстве. Пространственная организация орнитокомплексов рассматривается как мера связи факторов среды с территориальной неоднородностью населения птиц. Эта связь оценивается как величина дисперсии коэффициентов сходства, учтенная (объясненная) каждым из выделенных факторов, их суммой, а также неразложимыми сочетаниями факторов или антропогенно-природными режимами, выделенными при классификационных построениях.

Результаты представлены в виде классификации населения птиц и структурно-типологического графа, признанного наиболее информативным на уровне подтипов классификации. В результате кластерного анализа составлена иерархическая трехуровневая классификация (тип–подтип–класс) населения птиц. Для каждого таксона классификации в скобках указаны 5 наиболее многочисленных видов и их доля (в %) в суммарном обилии птиц, плотность населения (особей/км²) / биомасса (кг/км²), число встреченных видов / из них фоновых; далее приводятся доли основных типов фауны в населении птиц (по числу особей в %). Полученная классификационная схема выглядит следующим образом.

Классификационная схема населения птиц Прикамья

1. Лесной тип населения (лесных ландшафтов, включая вырубки и гари; преобладают, %: буроголовая гаичка 22, юрок 11, пеночка-теньковка 6, обыкновенный поползень и клест-еловик по 4; плотность населения, особей/км² – 302 / биомасса, кг/км² – 14; число встреченных видов – 115 / из них фоновых – 43; доля по числу особей, %: сибирский тип фауны 62, европейский тип 22, транспалеаркты 9, китайский тип 6).

1.1. Подтип населения темнохвойных лесов (буроголовая гаичка 30, юрок 13, обыкновенный поползень 9, пеночка-теньковка 8, славка-завирушка 5; 390/15; 65/36; сибирский тип 71, европейский 21, транспалеаркты 4, китайский тип 3).

Классы населения:

1.1.1 – кедровых лесов (буроголовая гаичка 28, обыкновенный поползень и юрок по 13, пеночка-теньковка 11, клест-еловик 7; 397/14; 41/31; сибирский тип 73, европейский 21, транспалеаркты 4);

1.1.2 – елово-пихтово-кедровых лесов (буроголовая гаичка 33, юрок 13, славка-завирушка 7, обыкновенный поползень 6, пеночка-теньковка 5; 382/17; 60/39; сибирский тип 69, европейский 21, транспалеаркты и китайский тип по 5);

1.2. Подтип населения хвойно-мелколиственных лесов (буроголовая гаичка 26, юрок 12, пятнистый конек 7, клест-еловик 6, пеночка-теньковка 5; 254/13; 63/36; сибирский тип 66, европейский 20, китайский 9, транспалеаркты 5).

Классы населения:

1.2.1 – темнохвойно-мелколиственных лесов (буроголовая гаичка 26, юрок 10, пеночка-теньковка, пятнистый конек и обыкновенный поползень по 6; 262/15; 53/33; сибирский тип 64, европейский 22, китайский 9, транспалеаркты 5);

1.2.2 – сосново-мелколиственных лесов (буроголовая гаичка 25, юрок 14, клест-еловик 9, пятнистый конек 8, пеночка-теньковка 4; 247/12; 49/33; сибирский тип 67, европейский 19, китайский 9, транспалеаркты 5).

1.3. Подтип населения сосновых лесов (буроголовая гаичка 22, юрок 11, пятнистый конек 9, клест-еловик 7, пеночка-теньковка 6; 210/15; 60/31; сибирский тип 62, европейский 25, китайский 10, транспалеаркты 3).

Классы населения:

1.3.1 – кустарничково-беломошных сосняков (юрок 17, буроголовая гаичка 13, обыкновенная горихвостка и пятнистый конек по 9, клест-еловик 6; 169/10; 39/29; сибирский тип 59, европейский 28, китайский 10, транспалеаркты 3);

1.3.2 – кустарничково-зеленомошных сосняков (буроголовая гаичка 28, пеночка-теньковка и пятнистый конек по 9, клест-еловик 8, юрок 7; 251/20; 52/32; сибирский тип 65, европейский 23, китайский 9, транспалеаркты 3).

Подтипы населения:

1.4 – приречных ивово-осиново-березовых лесов (береговая ласточка 10, садовая славка, зяблик и юрок по 9; рябинник 7; 399/24; 51/41; европейский тип 33, сибирский 26, транспалеаркты 24, монгольский тип 4, китайский 3);

1.5 – выруб (свежих и средневозрастных выруб по соснякам с сосновым, осиновым и березовым подростом; белая трясогузка 24, юрок 7, клест-еловик и кедровка по 6, обыкновенная горихвостка 5; 194/17; 72/34; сибирский тип 40, транспалеаркты 37, европейский тип 18, китайский 5);

1.6 – гарей (средневозрастных гарей по приречной темнохвойной тайге, зарастающих березой и осиной; пеночка-зарничка 21, буроголовая гаичка 18, юрок 9, славка-завирушка и садовая камышовка по 8; 632/22; 57/40; сибирский тип 65, европейский 18, транспалеаркты 7).

2. Болотно-лугово-кустарниковый тип населения (закустаренных лугов и мезотрофных болот; певчий сверчок 22, юрок 15, камышовая овсянка

12, лесной конек 8, камышовка-барсучок 7; 201/13; 33/18; европейский тип 28, транспалеаркты и сибирский тип по 23, монгольский 21, голарктический 4).

Подтипы населения:

2.1 – пойменных закустаренных лугов (певчий сверчок 46, сизая чайка 11, камышовка-барсучок и серая славка по 10, береговая ласточка 6; 119/14; 23/11; монгольский тип 46, европейский 23, транспалеаркты 13, голарктический тип 11, сибирский 7);

2.2 – мезотрофных березово-кустарниковых болот (юрок 22, камышовая овсянка 18, лесной конек 12, певчий сверчок 11, полярная овсянка (на пролете) 8; 283/13; 16/14; европейский и сибирский типы по 30, транспалеаркты 27, монгольский тип 11).

3. Верхово-болотный тип населения (сосново-кустарничково-сфагновых верховых болот; лесной конек 32, желтая трясогузка 15, дубровник и сизая чайка по 6, белошапочная овсянка 5; 122/19; 75/19; европейский тип 36, транспалеаркты 26, сибирский тип 25, китайский и голарктический по 7).

Подтипы населения:

3.1 – сосново-кустарничково-сфагновых верховых грядово-мочажинных болот и низкорослых рямов (лесной конек 32, желтая трясогузка 15, дубровник и сизая чайка по 6, белошапочная овсянка 5; 119/7; 65/18; европейский тип 44, транспалеаркты 29, сибирский тип 19, китайский 7);

3.2 – сосново-кустарничково-сфагновых верховых грядово-мочажинно озерных болот (сизая чайка 23, белошапочная овсянка 18, серебристая чайка 7, серая ворона 6, свиязь 5; 135/65; 32/21; сибирский тип 45, голарктический 30, транспалеаркты 12, европейский тип 8, китайский 5).

4. Селитебный тип населения (поселков; садовая камышовка 20, береговая ласточка 17, сорока 10, серая славка 5, домовый воробей 4; 501/25; 61/40; транспалеаркты и европейский тип по 33, сибирский 9, китайский 3).

Подтипы населения:

4.1 – жилых поселков (береговая ласточка 22, сорока 13, домовый воробей 9; деревенская ласточка и садовая камышовка по 8; 514/33; 45/28; транспалеаркты 49; европейский тип 38, китайский 3);

4.2 – брошенных поселков (садовая камышовка 32, береговая ласточка 11, славка-завирушка 8, пеночка-теньковка 7, буроголовая гаичка 6; 488/18; 34/28; европейский тип 28, сибирский и транспалеаркты по 17, китайский тип 4, монгольский 3).

5. Водно-околоводный тип населения (озер, рек и их береговых полос; береговая ласточка 14, краквя 11, перевозчик 8, речная крачка и сизая чайка по 7; 129/59; 39/20; транспалеаркты 71, сибирский тип 17, голарктический 11).

Подтипы населения:

5.1 – старичных, аллювиальных и надпойменных озер (свиязь 26, гоголь 11, хохлатая чернеть 10, черныш 9, чирок-трескунок 7; 37/26; 25/11; транспалеаркты 47, сибирский тип 46, голарктический 4);

5.2 – малых рек (береговая ласточка 15, кряква 14, речная крачка 9, чирок-трескунок и большой веретенник по 7; 595/263; 25/23; транспалеаркты 75, сибирский и голарктический типы по 12);

5.3 – средних рек (береговая ласточка 29, перевозчик 26, сизая чайка 12, чирок-свиистунок 6, белая трясогузка 5; 32/7; 27/8; транспалеаркты 75, голарктический тип 13, сибирский 10).

На самом высоком уровне – типов населения птиц – представленная классификация отражает наибольшее значение облесенности и заболоченности, преимущественно олиготрофной, в формировании орнитокомплексов природных наземных местообитаний (типы 1–3). На этом уровне также прослеживается воздействие застроенности и обводненности (типы 4 и 5). На более низком уровне выделенные типы населения подразделяются на 15 подтипов. Формирование последних, кроме сочетаний перечисленных факторов, определяется влиянием состава лесообразующих пород, вырубок лесов и пожаров в них, развития кустарникового яруса, а также воздействием пойменного режима, размера и проточности водоемов и наличием поселков. На самом низком уровне – классов населения – в рассматриваемой схеме 3 из 15 выделенных подтипов населения подразделяются на 6 классов, формирование которых определяется составом растительности древесного и кустарничкового ярусов в лесных формациях.

Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов выявлена на основе максимальных значений сходства между выделенными подтипами населения птиц и отражена на структурном графе (рис. 1). Вертикальный ряд рассматриваемой схемы начинается с подтипа 1.1 – орнитокомплексов темнохвойных лесов с преобладанием буроголовой гаички, юрка и обыкновенного поползня. Он сменяется подтипом 1.2 – сообществ хвойно-мелколиственных лесов. В составе преобладающих видов здесь обыкновенного поползня сменяет пятнистый конек. По сравнению с предыдущим подтипом плотность населения птиц уменьшается примерно в 1,5 раза, их видовое богатство не изменяется. Далее следует подтип 1.4 – населения приречных мелколиственных лесов, с преобладанием садовой славки и зяблика при увеличении плотности населения. Ряд замыкается подтипом 2.1 – сообществ птиц пойменных закустаренных лугов, с преобладанием по численности видов увлажненных высокотравно-кустарниковых местообитаний (певчий сверчок и камышевка-барсучок) и дальнейшим увеличением суммарного обилия птиц (в 1,6 раза) по сравнению с орнитокомплексами темнохвойных лесов. Отклонение от этого ряда определяется пирогенной сукцессией и, в ее результате, формированием подтипа населения 1.6 – средневозрастных гарей по приречной темнохвойной тайге, зарастающих березой и осинкой. Суммарное обилие птиц здесь возрастает в 1,6 раза по сравнению с орнитокомплексами исходных темнохвойных растительных формаций, а преобладающим видом становится пеночка-зарничка.

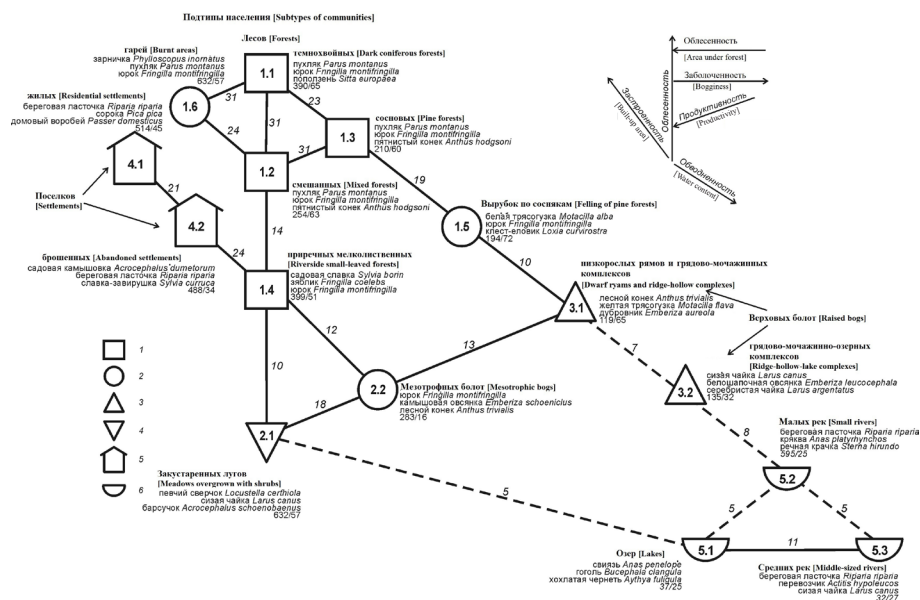


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения птиц Притымыя.

Подтипы населения: 1 – лесов, 2 – частично облесенных местообитаний, 3 – верховых болот, 4 – лугов, 5 – поселков, 6 – водно-околоводных местообитаний. Цифры внутри фигур соответствуют номерам подтипов населения представленной классификации, а между фигурами обозначают сходство этих подтипов. Сплошной линией обозначено сходство выше принятого порога значимости (10 единиц сходства), а при отсутствии такового прерывистой линией – максимальное сходство ниже порога. Граф построен в обратном масштабе: чем выше сходство – тем ближе подтипы. Рядом с названием подтипа приведено три преобладающих вида, плотность населения (особей/км²) / общее число встреченных видов. Стрелками указаны направления усиления воздействия основных структурообразующих факторов среды

[Fig. 1. Space and typological structure of bird communities of Pritymve]

Subtypes of communities: 1 - forests, 2 - partially forested habitats, 3 - upper swamps, 4 - meadows, 5 - settlements, 6 - aqueous and near-aqueous habitats. Numbers inside the figures correspond to the numbers of community subtypes of the represented classification, and between the figures they designate the similarity of these subtypes. The solid line marks the similarity higher than the significance threshold (10 similarity units), and in the absence of thereof, the broken line shows the maximum similarity lower than the threshold. The graph is built in the opposite scale: the higher the similarity, the closer the subtypes. Next to the subtype name, three predominating species, community density (individuals/km²) / the total number of encountered species are given. The arrows indicate the directions of strengthening the impact of the basic structure-forming environmental factors]

Второй ряд, наклонный по отношению к рассмотренному, начинается при переходе от сообществ темновойных и смешанных лесов (подтипы 1.1 и 1.2) к таковым сосняков. При этом состав преобладающих видов по сравнению со смешанными лесами сохраняется, но суммарное обилие птиц несколько уменьшается. Далее в этом ряду следует подтип 1.5 – вырубок по соснякам, с явным преобладанием белой трясогузки и значительно меньшим

участием наиболее многочисленных лесных видов (юрок, клест-еловик). Плотность населения птиц здесь вдвое меньше по сравнению с орнитокомплексами темной тайги, но видовое богатство наибольшее по отношению ко всем выделенным типам орнитосообществ (72 вида). Это определяется тем, что, наряду с некоторыми видами открытых пространств, здесь отмечены многие виды лесных местообитаний, хотя и с невысоким обилием. Следующий в рассматриваемом ряду подтип 3.1 сформирован населением низкорослых рямов и грядово-мочажинных комплексов верховых болот. Суммарное обилие птиц здесь и далее неуклонно снижается по сравнению с рассмотренными типами населения, но их видовое богатство по-прежнему остается высоким и сопоставимым с таковым в хвойных и смешанных лесах за счет совместного обитания здесь лугово-болотных, лесотундровых, опушечных, кустарниковых и некоторых лесных видов птиц. Преобладающими видами становятся лесной конек, желтая трясогузка и дубровник.

Нижний наклонный ряд определяется переходом от орнитокомплексов пойменных закустаренных лугов к сообществам мезотрофных березово-кустарниковых болот (подтип 2.2). Плотность населения птиц и их видовое богатство на этих болотах уменьшаются соответственно в 2,3 и 3,6 раза по сравнению с пойменными лугами, а в качестве преобладающих видов наиболее характерны юрок, камышовая овсянка, лесной конек и певчий сверчок. Рассматриваемый ряд заканчивается подтипом населения 3.1 – сфагново-сосновых олиготрофных болот, для орнитокомплексов которых характерно дальнейшее уменьшение суммарного обилия птиц (в 2,4 раза) по сравнению с мезотрофными болотами.

В результате три рассмотренных основных ряда изменений населения птиц формируют треугольную конфигурацию структурного графа в его части, представляющей территориальные изменения природных наземных орнитокомплексов. Вершины треугольника соответствуют орнитосообществам темной тайги, пойменных лугов и верховых болот.

Имеется 2 отклонения от этой основной части рассматриваемой схемы, которые ориентированы по диагонали рассматриваемого прямоугольного факторного пространства. Первое, наиболее значительное, отклонение определяется переходом от наземных к наземно-водным орнитокомплексам. Последние представлены подтипом 3.2 – населением грядово-мочажинно-озерных комплексов верховых болот, с преобладанием сизой и серебристой чаек и белошапочной овсянки. Далее следуют водно-околоводные орнитосообщества, представленные населением птиц озер (подтип 5.1), малых рек (подтип 5.2) и средних рек (подтип 5.3). На озерах в составе населения птиц преобладают утки: свиязь, гоголь и хохлатая черныш. Самый многочисленный вид на реках – береговая ласточка, а также на малых реках – крачка и речная крачка, на средних реках – перевозчик и сизая чайка. Видовое богатство населения в водно-околоводных сообществах птиц примерно вдвое меньше, чем в наземных. Плотность населения птиц на наиболее крупных

водоемах – озерах и средних реках – тоже значительно уменьшается, однако на малых реках суммарное обилие птиц примерно такое же, что и в наземных сообществах.

Второе диагональное отклонение на рассматриваемой схеме связано с переходом от орнитокомплексов приречных мелколиственных лесов (подтип 1.4) к таковым жилых и брошенных поселков (подтипы 4.1 и 4.2). В них последовательно возрастает суммарное обилие птиц за счет увеличения численности синантропных видов, но уменьшается видовое богатство. Для поселков характерно преобладание береговой ласточки. Кроме того, в брошенных поселениях преобладают кустарниковые виды: садовая камышевка и славка-завирушка, а в жилых – синантропы: сорока и домовый воробей.

Таким образом, на рассматриваемой схеме в вертикальном направлении прослеживаются изменения населения птиц, связанные с уменьшением облесенности, в том числе «таежности» местообитаний, которые, в свою очередь, определяются постепенной сменой темнохвойных лесообразующих пород на мелколиственные и воздействием пойменного режима. При этом продуктивность биоценозов и суммарное обилие птиц возрастают.

В горизонтальном направлении слева направо на структурном графе прослеживается смена сообществ птиц, которая в целом тоже определяется снижением облесенности, в основном при возрастании олиготрофной заболоченности, уменьшении продуктивности биоценозов и обеднении минерального питания фитоценозов. Совокупное действие этих факторов и более локальное влияние вырубки сосняков приводят к значительному снижению плотности населения птиц. В диагональном направлении на той же схеме прослеживаются изменения орнитокомплексов, связанные с наличием селитебных ландшафтов (застроенностью) при возрастании суммарного обилия и снижении видового богатства населения птиц. В том же направлении отражена смена сообществ, связанная с увеличением обводненности при переходе от наземных к водным местообитаниям и увеличении размеров рек, что определяет уменьшение количества видов и особей.

Выполненная оценка воздействия факторов среды на пространственную неоднородность летнего населения птиц Притымья показала иерархию влияния наиболее значимых из них (таблица). Факторы в таблице ранжированы по убыванию их воздействия на формирование орнитокомплексов. Наиболее значимы степень облесенности и отличия в составе лесообразующих пород. Менее значимы обводненность, продуктивность и (или) кормность, степень развития кустарникового яруса и богатство минерального питания фитоценозов. Еще менее значимы мезорельеф или геоморфологическое положение местообитаний и их заболоченность. Антропогенные факторы (застроенность и наличие гарей и вырубок) имеют весьма малое значение по сравнению с природными факторами. Более сложные сочетания природных и антропогенных факторов, использованные при классификации населения птиц и выявлении его пространственно-типологической структуры (клас-

сификационные и структурные режимы), примерно столь же значимы, что и «простые» факторы среды. Совокупность этих антропогенно-природных режимов и факторов учитывает высокую долю исходной дисперсии коэффициентов сходства всех обследованных вариантов населения (87%), что позволяет считать достаточно полными и исчерпывающими приведенные характеристики пространственной организации населения птиц на современном этапе наших исследований.

Оценка воздействия факторов среды на пространственную неоднородность населения птиц Притымья
[Assessment of the impact of environmental factors on spatial heterogeneity of bird communities of Pritymye]

Факторы и режимы [Factors and regimes]	Доля учтенной дисперсии [Percentage of the accounted dispersion], %
1. Природные факторы [Natural factors]	80
1.1. Облесенность [Forestation]	62
1.2. Состав лесобразующих пород [Composition of forest species]	59
1.3. Обводненность [Water content]	32
1.4. Продуктивность и (или) кормность [Productivity and (or) food capacity]	31
1.5. Развитие кустарникового яруса [Development of the shrub layer]	29
1.6. Богатство минерального питания фитоценозов [Richness of the mineral nutrition of phytocoenoses]	28
1.7. Мезорельеф (геоморфологическое положение) [Mesorelief (geomorphologic location)]	14
1.8. Заболоченность [Swampiness]	10
2. Антропогенные факторы [Anthropogenic factors]	3
2.1. Застроенность [Overbuilding]	2
2.2. Наличие вырубок и гарей [Presence of felling and burned forest areas]	0,6
3. Все факторы [All factors]	81
4. Структурные режимы [Structural regimes]	74
5. Классификационные режимы [Classification regimes]	67
6. Структурные и классификационные режимы [Structural and classification regimes]	79
7. Все факторы и режимы [All factors and regimes]	87

В прилежащих к рассматриваемой территории долинах Кети и Васюгана и на Кеть-Тымском междуречье отмечены сходные пространственные тренды орнитосообществ и определяющие их факторы среды [17–19]. Имеются отличия лишь в некоторых показателях сообществ птиц. Так, в лесах с продвижением к югу в составе преобладающих видов обыкновенного поползня сменяют более теплолюбивые зяблик и обыкновенная горихвостка. Видовое богатство и суммарное обилие птиц почти не изменяются в южном направлении, но становятся больше на наиболее лесистых и менее нарушенных

территориях. В луговых орнитокомплексах эти показатели увеличиваются в южном направлении, а на верховых болотах – в северном. Ранее сходные тенденции отмечались для всей лесной зоны Западной Сибири [1], теперь они подтверждаются и для отдельно рассматриваемой среднетаежной подзоны.

Заключение

Смена темнохвойных пород мелколиственными и пойменный режим определяют снижение облесенности, возрастание мозаичности и продуктивности биоценозов, что, в свою очередь, приводит к увеличению плотности населения птиц. Противоположная тенденция – обеднение сообществ птиц по количеству особей – прослеживается при смене темнохвойных и смешанных лесов сосняками и далее – вырубками и верховыми болотами, а также при переходе от приречных мелколиственных лесов и закустаренных лугов к мезотрофным березово-кустарниковым болотам и далее – к верховым болотам. Эта тенденция определяется обеднением минерального питания и упрощением ярусной структуры фитоценозов, развитием олиготрофного заболачивания и, как следствие, уменьшением облесенности и продуктивности биоценозов. Видовое богатство населения птиц не имеет направленных тенденций изменений. Его наибольшие показатели отмечены в протяженных или мозаичных местообитаниях (темнохвойные и смешанные леса, вырубки и верховые болота), средние значения характерны для сосняков, мелколиственных лесов и закустаренных лугов, а минимальные – для мезотрофных болот. Более частная тенденция пространственных изменений орнитокомплексов связана с селитебной трансформацией ландшафтов и выражается в уменьшении видового разнообразия и увеличении суммарного обилия птиц за счет облигатных и факультативных синантропов. Значительное обеднение населения птиц по числу видов и количеству особей отмечено при переходе от наземных к водным местообитаниям.

Орнитокомплексы Притымья в наибольшей степени формируются под влиянием облесенности и состава лесообразующих пород, несколько меньше воздействие обводненности, а также продуктивности биоценозов, кормности антропогенных местообитаний, развития кустарникового яруса и минерального питания фитоценозов; значительно меньше влияют мезорельеф и заболоченность. Из антропогенных факторов наиболее значима застроенность и наименее – наличие вырубок и гарей, а их суммарное воздействие на формирование сообществ в 27 раз меньше, чем природных факторов.

При сравнении с аналогичными данными по прилежащим с юга бассейнам Кети и Васюгана отмечено, что в лесных ландшафтах видовое богатство и суммарное обилие птиц больше на наиболее лесистых и менее нарушенных территориях, в луговых орнитокомплексах эти показатели увеличиваются в южном направлении, а на верховых болотах – в северном.

Литература

1. Вартапетов Л.Г., Цыбулин С.М., Миловидов С.П. Сезонные особенности зональных изменений населения птиц Западно-Сибирской равнины // Зоологический журнал. 2003. Т. 82, № 1. С. 52–61.
2. Вартапетов Л.Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1998. 327 с.
3. Юдкин В.А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 2002. 488 с.
4. Торопов К.В., Шор Е.Л. Птицы южной тайги Западной Сибири: 25 лет спустя. Новосибирск : Наука, 2012. 636 с.
5. Gregory R.D. Development of breeding bird monitoring in the United Kingdom and adopting its principles elsewhere // The Ring. 2000. Vol. 22. PP. 35–44.
6. Svensson S.E. European bird monitoring: geographical scales and sampling strategies // The Ring. 2000. Vol. 22. PP. 3–23.
7. Sanderson F.J., Donald P.F., Paln D.J., Burfield I.J., van Bommel F.P. Long term population declines in Afro-Palearctic migrant birds // Biological Conservation. 2006. Vol. 131. PP. 93–105.
8. Gregory R.D., Vorisek P., Van Strien A., Meyling W.G., Jiguet F., Fornasari L., Reif J., Chylarecki P., Burfield I.J. Population trends of widespread woodland birds in Europe // Biological Conservation. 2007. Vol. 149. PP. 78–97.
9. Гармаев Е.Ж., Намжилова Л.Г., Ананин А.А., Бешенцев А.Н. Разработка программы мониторинга биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях в бассейне озера Байкал // География и природные ресурсы. 2016. № 5. С. 247–254.
10. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука, 2008. 204 с.
11. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Академкнига, 2003. 807 с.
12. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 256 с.
13. Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902. Vol. 38. PP. 69–130.
14. Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края : дис. ... канд. биол. наук. М. : Ин-т медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского, 1964. 149 с.
15. Трофимов В.А. Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации / ред. Б.Г. Миркин. Новосибирск : Изд-во Новосиб. ун-та, 1978. С. 91–106.
16. Vartapetov L.G., Preobrazhenskaya E.S. The spatial organization of winter bird communities in the East European and West Siberian plains // Biology Bulletin. 2010. Vol. 37, is. 3. PP. 288–297.
17. Железнова Т.К., Леппа В.А. Птицы Томского Прикетья. М. : Проспект, 2016. 234 с.
18. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Кети (Томская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 14 (36). С. 110–126.
19. Железнова Т.К. Птицы в нефтегазоносных районах Привасюганья. М. : У Никитских ворот, 2017. 120 с.

*Поступила в редакцию 04.08.2017 г.; повторно 30.08.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Вартанетов Лев Гуренович – д-р биол. наук, заместитель директора по научной работе Института систематики и экологии СО РАН (Россия, 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

E-mail: lev@eco.nsc.ru

Железнова Татьяна Константиновна – д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии факультета зоотехнии и биологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (Россия, 127422, Москва, Тимирязевская ул., 49).

E-mail: larus-minutus@yandex.ru

For citation: Vartapetov LG, Zheleznova TK. Spatial organization of bird communities of Prytymye. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:116-131. doi: 10.17223/19988591/40/7 In Russian, English Summary

Lev G. Vartapetov¹, Tatiana K. Zheleznova²

¹ *Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

² *Russian State Agrarian University - Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation*

Spatial organization of bird communities of Prytymye

The aim of our research was to establish the main tendencies of territorial changes of bird communities of Pritymye and environmental factors determining these tendencies. Pritymye, until recently, has remained one of the least investigated areas of Western Siberia in ornithological respect. The ecological state of most landscapes and ornithocomplexes of this area is little disturbed. Therefore, the evaluation of spatial diversity of bird communities of Pritymye can be used to identify anthropogenic changes of bird communities in other areas in the middle taiga of Western Siberia, more susceptible to industrial and economic use.

We counted birds on constant routes with recalculation of the square according to average detection distances (Ravkin, Livanov, 2008) mainly in the valley of the Tym river in the North-Eastern part of Tomsk region from 16 may to 15 July 1985 and 2006-2007. We investigated 31 habitats (500 km of overland and 300 km of water routes) in the valley of the Tym river and the adjacent interfluvium at 3 sites. The first of these was located in the lower flow of the Tym river (59°30'N, 80°20'E), the second - in the middle (59°53'N, 82°00'E) and the third - in the upper flow of this river (60°23'N, 84°14'E). We estimated spatial organization (regularity, structuring) of bird communities by dispersion of similarity coefficients between ornithocomplexes, accounted by environmental factors and their combinations selected in classification and structural constructions (Vartapetov, 1998). Methods for bird counting, calculation algorithms, and principles of classification and construction of graphs have been described in detail earlier (Ravkin, Livanov, 2008; Vartapetov, Preobrazenskaya, 2010).

We established total territorial changes of bird communities connected with a decrease in forestation, a change of dark-coniferous forest species to small-leaved ones and the impact of floodland regime. At the same time, the productivity of biocenoses and the total abundance of birds increased. The total density of bird communities decreases during reduction of the productivity of biocenoses, depletion of the mineral nutrition of phytocoenoses, and cutting down of pine forests. More specific trends in ornithocomplexes are associated with the presence of villages (total abundance of birds increases, and their species richness reduces); with water content increasing the number of species and individuals in bird communities reduces (See Fig. and Table). When comparing with bird communities in the Ket and Vasyugan river basins, adjacent to

the territory under consideration from the south, we noted, that in forest landscapes the species richness and the total abundance of birds is greater in the most wooded and less disrupted territories; in meadow ornithocomplexes these parameters increase southwards, whereas in raised swamps – northwards.

The article contains 1 Figure, 1 Table and 19 References.

Key words: environmental factors; West Siberia; middle taiga; density of communities; species richness.

Funding: This work was supported by the Grants of the Russian Foundation for Basic Research (No 17-04-00088-a and 15-29-02479 OFI-M).

References

1. Vartapetov LG, Tsybulin SM, Milovidov SP. Zonality and seasonal peculiarities of bird communities in the West-Siberian Plain. *Zoologicheskii zhurnal = Zoological Journal*. 2003;82:52-61. In Russian
2. Vartapetov LG. Ptitsy severnoy taygi Zapadno-Sibirskoy ravniny [Birds of the northern taiga of the West Siberian Plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1998. 327 p. In Russian
3. Yudkin VA. Ptitsy podtaezhnykh lesov Zapadnoy Sibiri [Birds of subtaiga forests of West Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2002. 488 p. In Russian
4. Toropov KV, Shor EL. Ptitsy yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri: 25 let spustya [Birds of the southern taiga of West Siberia: 25 years later]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2012. 636 p. In Russian
5. Gregory RD. Development of breeding bird monitoring in the United Kingdom and adopting its principles elsewhere. *The Ring*. 2000;22:35-44. Available at: <http://www.wbwp-fund.eu/ring/pdf/22-2/greg.pdf> (accessed 21.07.2017).
6. Svensson SE. European bird monitoring: geographical scales and sampling strategies. *The Ring*. 2000;22:3-23. Available at: <http://lup.lub.lu.se/record/153158> (accessed 21.07.2017).
7. Sanderson FJ, Donald PF, Paln DJ, Burfield IJ, van Bommel FP. Long term population declines in Afro-Palearctic migrant birds. *Biological Conservation*. 2006;131:93-105. doi: 10.1016/j.biocon.2006.02.008
8. Gregory RD, Vorisek P, Van Strien A, Meyling WG, Jiguet F, Fornasari L, Reif J, Chylarecki P, Burfield IJ. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Biological Conservation*. 2007;149:78-97. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00698.x
9. Garmaev EZh, Namzhilova LG, Ananin AA, Beshentsev AN. Development of the program of biodiversity monitoring on specially protected natural territories within the Lake Baikal drainage basin. *Geografiya i prirodnye resursy = Geography and natural resources*. 2016;5:247-254. doi: 10.21782/GiPR0206-1619-2016-5(247-254) In Russian
10. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations]. Vartapetov LG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
11. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy (v granitsakh SSSR kak istoricheskoy oblasti) [Abstract of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region)]. Moscow: Akadembook Publ.; 2003. 807 p. In Russian
12. Koblik EA, Red'kin YaA, Arkhipov VYu. Spisok ptits Rossiyskoy Federatsii [Checklist of birds of the Russian Federation]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2006. 256 p. In Russian
13. Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.* 1902;38:69-130. In France

14. Naumov RL. *Ptitsy v ochagakh kleshchevogo entsefalita Krasnoyarskogo kraya* [Birds in the outbreaks of tick-borne encephalitis in Krasnoyarsk region. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: EI Marcinovskiy Institute of medical parasitology and tropical medicine; 1964. 149 p. In Russian
15. Trofimov VA. Kachestvennyy faktornyy analiz matrits svyazey v prostranstve razbieniyy so strukturoy [Qualitative factor analysis of connection matrices in the space of partitions with the structure]. In: *Modeli agregirovaniya sotsial'no-ekonomicheskoy informatsii* [Models for aggregating social and economic information]. Mirkin BG, editor. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 1978. pp. 91-106. In Russian
16. Vartapetov LG, Preobrazhenskaya ES. The spatial organization of winter bird communities in the East European and West Siberian plains. *Biology Bulletin*. 2010;37(3):288-297. doi: 10.1134/S1062359010030106
17. Zheleznova TK, Leppa VA. Ptitsy Tomskogo Priket'ya [Birds of Tomsk Priket'ye]. Moscow: Prospekt Publ.; 2016. 234 p. In Russian
18. Milovidov SP, Nekhoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of Ket' River tributaries (Tomsk oblast). *Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;14(36):110-126. doi: 10.17233/19988591/36/7 In Russian, English Summary
19. Zheleznova TK. Ptitsy v neftegazonosnykh rayonakh Privasyugan'ya [Birds in oil and gas regions of Privasyugan'ye]. Moscow: IPO «U Nikitskikh vorob» Publ.; 2017. 120 p. In Russian

*Received 04 August 2017; Revised 30 August 2017;
Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017*

Author info:

Vartapetov Lev G, Dr. Sci. (Biol.), Deputy Director for Science, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: lev@eco.nsc.ru

Zheleznova Tatiana K, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Zoology, Russian State Agrarian University - Moscow Timiryazev Agricultural Academy, 49 Timiryazevskiy Str., Moscow 127422, Russian Federation.

E-mail: larus-minutus@yandex.ru

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 612.017.2:613.13

doi: 10.17223/19988591/40/8

И.В. Аверьянова, А.Л. Максимов

Научно-исследовательский центр «Арктика» ДВО РАН, г. Магадан, Россия

Особенности сердечно-сосудистой системы и вариабельности кардиоритма у юношей Магаданской области с различными типами гемодинамики

Установлено, что преобладающими типами центральной гемодинамики в изученной выборке юношей г. Магадана являются гипокинетический (47%) и эукинетический (41%). Лица с гиперкинетическим типом составляли всего 12%. При этом гемодинамическое и вегетативное обеспечение уровня функционирования сердечно-сосудистой системы у юношей с различными типами кровообращения достигалось различными путями. Так, в группе с гипокинетическим типом на фоне активности сосудистого компонента в регуляции системы кровообращения и активности парасимпатического звена в регуляции сердечного ритма регистрировались статистически значимо более высокие показатели артериального давления. Для группы с гиперкинетическим типом гемодинамики отличительной чертой в обеспечении системы кровообращения являлось повышение объемных параметров гемодинамики (ударного и минутного объема крови) на фоне высоких показателей систолического артериального давления и частоты сердечных сокращений. При этом для представителей данной группы отмечалось наличие равновесного состояния в вегетативном обеспечении (нормотония) регуляции ритма сердца с признаками активизации центрального регуляторного контура. У юношей с эукинетическим типом центральной гемодинамики показатели состояния сердечно-сосудистой системы и вариабельности сердечного ритма занимали промежуточное положение.

Ключевые слова: Север; тип гемодинамики; система кровообращения; кардиоритмограммы.

Введение

Различный вклад сердечного и сосудистого компонентов в значение показателей артериального давления, отражающих функциональное состояния сердечно-сосудистой системы практически здоровых лиц, позволяет в состоянии покоя разделить их на три исходных гемодинамических типа регуляции кровообращения (гипокинетический, эукинетический и гиперкинетический), явля-

ющихся вариантами физиологической нормы [1–2] Диапазон variability гемодинамических значений выявляется уже в детском возрасте, что дает возможность предположить его генетическое происхождение [3]. Таким образом, даже среди сопоставимого по большинству характеристик здорового населения имеются лица, отличающиеся разнонаправленностью функционирования сердечно-сосудистой системы, что позволяет выявлять у них особенности типов регуляции гемодинамики в конкретных условиях жизнедеятельности.

Существуют различные точки зрения на уровень функциональных резервов у людей с разным типом гемодинамики. Так, в ряде исследований последних лет установлено, что обследуемые с разными типами кровообращения различаются по показателям физического развития [4]; степени диапазона ответных реакций организма; лабильности гемодинамической системы в ответ на физические нагрузки [5–6]; уровню работоспособности [7] и даже по ответной реакции на психоэмоциональные нагрузки [8]. Подчеркнем, что все типы гемодинамики являются вариантами физиологической нормы, но различаются особенностями показателей системы кровообращения и механизмами нейрогуморальной регуляции в ее деятельности [1–2].

Целью данной работы явилось определение особенностей величин показателей гемодинамики и variability кардиоритма в зависимости от исходного типа центральной гемодинамики, в основе определения которого лежат величины сердечного индекса.

Материалы и методики исследования

В исследованиях в период с 2013 по 2015 г. приняли участие 486 юношей-студентов Северо-Восточного Государственного университета (г. Магадан) в возрасте от 17 лет до 21 года ($18,8 \pm 0,1$ лет) со средней массой тела $68,2 \pm 0,4$ кг, длиной тела $177,8 \pm 0,2$ см. У испытуемых определяли показатели систолического (САД) и диастолического (ДАД) артериального давления (мм рт. ст.) и частоты сердечных сокращений (ЧСС, уд./мин) автоматическим тонометром «Nessei DS-1862» (Япония) в состоянии покоя (сидя). Площадь тела (см^2) определяли по формуле Дюбуа (S): $S = 71,84 \times \text{МТ}^{0,425} \times \text{ДТ}^{0,725}$, а также рассчитывали ударный объем крови: УО (мл) = $[(101 + 0,5 \text{ ПД}) - 0,6 \text{ ДАД}] - 0,6 \text{ возраст}$, где ПД – это пульсовое давление, равное разнице между систолическим и диастолическим давлением; МТ – масса тела, кг; ДТ – длина тела, см. Расчет минутного объема кровообращения (МОК, л/мин) проводили по формуле: $\text{МОК} = \text{УО} \times \text{ЧСС}$.

На основе данных показателей по формуле $\text{МОК}/S$ производили расчет сердечного индекса (СИ, л/мин/ м^2) [9].

С учетом значений сердечного индекса проведена дифференциация всей изученной выборки на три типа кровообращения: гипокинетический (ГКТ), СИ менее $2,7$ л/мин/ м^2 ; эукинетический (ЭКТ), СИ от $2,7$ до $3,5$ л/мин/ м^2 , и гиперкинетический (ГрКТ), СИ более $3,5$ л/мин/ м^2 [2, 10].

Кардиоритм записывался с помощью прибора «Варикард» и программного обеспечения VARICARD-KARDi (Россия) в положении сидя [11] с учетом методических рекомендаций группы Российских экспертов [12]. Общая суммарная мощность спектра кардиоритма (TP) рассчитывалась без учета ультранизкочастотной составляющей (ULF) исходя из требований корректности применения анализа коротких временных рядов с использованием метода Фурье-преобразования [13]. В дальнейшем анализировались следующие показатели ВСП: мода (Mo, мс) – наиболее часто встречающиеся значения R-R интервала; разность между максимальным и минимальным значениями кардиоинтервалов (MxDMn, мс); квадратный корень из суммы разностей последовательного ряда кардиоинтервалов (RMSSD, мс); число пар кардиоинтервалов с разницей более 50 мс в % к общему числу кардиоинтервалов (pNN50, мс); стандартное отклонение полного массива кардиоинтервалов (SDNN, мс); амплитуда моды при ширине класса 50 мс (AMo50%, мс); индекс напряжения регуляторных систем (SI, усл. ед.); суммарная мощность спектра сердечного ритма (TP, мс²), мощность спектра высокочастотного компонента вариабельности сердечного ритма в диапазоне 0,4–0,15 Гц (дыхательные волны) (HF, мс²); мощность спектра низкочастотного компонента вариабельности сердечного ритма в диапазоне 0,15–0,04 Гц (LF, мс²); мощность спектра очень низкочастотного компонента вариабельности ритма сердца в диапазоне 0,04–0,015 Гц (VLF, мс²); индекс напряжения регуляторных систем (SI, усл. ед.); отношение низкочастотного и высокочастотного компонентов вариабельности сердечного ритма (LF/HF, усл. ед.); индекс централизации (IC, усл. ед.); показатель активности регуляторных систем (ПАРС, усл. ед.).

Тип исходной вегетативной регуляции определяли в состоянии покоя на основании значений следующих показателей: MxDMn, SI, TP, где диапазон эйтонии (нормотонии) для MxDMn мы учитывали равным от 200 до 300 мс, для SI – от 70 до 140 усл. ед., для TP – от 1000 до 2000 мс² [14]. Если исследуемые показатели MxDMn и TP находились ниже данных диапазонов, то вегетативный баланс оценивали как симпатотонический, при повышении величин данного коридора – как ваготонический. Напротив, относительно показателей SI при повышении его значений до 140 усл. ед. (с учетом 2 других показателей) вегетативный баланс оценивался как баланс с симпатикотонической направленностью, а понижение до значений менее 70 усл. ед. – с ваготонической. В связи с немногочисленностью в выборке симпатотоников функциональные показатели юношей данного типа в этой серии исследований не анализировались. В выборку для статистического анализа включались лица с вагонормотоническим (ваготоники и нормотоники) типом вегетативной регуляции.

Все обследования проводились в помещении при комфортной температуре 19–21°C в первой половине дня. Исследование выполнено в соответствии с принципами Хельсинской Декларации. Протокол исследования

одобрен Этическим комитетом медико-биологических исследований при СВНЦ ДВО РАН (№ 004/013 от 10.12.2013). До включения в исследование у всех участников получено письменное информированное согласие.

Результаты подвергнуты статистической обработке с применением пакета прикладных программ StatSoft STATISTICA 7.0. Проверка на нормальность распределения измеренных переменных осуществлена на основе теста Шапиро–Уилка. Результаты непараметрических методов обработки представлены в виде медианы (Me) и интерквартильного размаха в виде 25 и 75 перцентилей, а параметрических – как среднее значение и его ошибка ($M \pm m$). Статистическая значимость различий определена с помощью дисперсионного анализа с последующим попарным сравнением на основе критерия Штеффе для выборок с параметрическим распределением и непараметрического критерия Манна–Уитни – для выборок с распределением, отличающимся от нормального. Критический уровень значимости (p) в работе 0,05 и более [15].

Результаты исследования и обсуждения

В настоящее время сердечно-сосудистая система рассматривается как определенный индикатор адаптационных реакций целостного организма. Методы оценки и исследования функции сердечно-сосудистой системы лежат в основе анализа степени напряжения регуляторных механизмов функциональных резервов организма в целом [25]. Основные показатели сердечно-сосудистой системы и величины сердечного индекса, на основе значений которого проведено разделение обследуемой выборки, представлены в табл. 1. Из данных, приведенных в таблице, следует, что самые высокие показатели систолического артериального давления отмечены в группе с гиперкинетическим типом центральной гемодинамики, они статистически значимо выше, чем у представителей с гипо- и эукинетическими типами кровообращения. В ряду от гипо- к гиперкинетическому типу гемодинамики отмечалось статистически значимое снижение уровня диастолического артериального давления на фоне противоположной динамики значений ЧСС, более высокие величины которых зафиксировали у обследуемых с ГрКТ, а самые низкие – в группе ГКТ. Показатели минутного и ударного объемов крови имели аналогичную динамику увеличения в ряду от гипокинетического типа к гиперкинетическому, обратная динамика имеет место относительно показателя общего периферического сопротивления сосудов.

В табл. 2 приведены показатели кардиоритма у юношей с гипокинетическим, эукинетическим и гиперкинетическим состоянием гемодинамики. При сопоставлении трех сформированных нами групп выявлены статистически значимые различия в характере всех изученных характеристик ВСР. Так, значимо более высокие значения $MxDMn$, $RMSSD$, $SDNN$ отмечены в группе с ГКТ относительно обследуемых остальных групп. Показатели

pNN50 и Мо имели значимое снижение в ряду от гипокинетического к гиперкинетическому типу гемодинамики, а показатель АМо, напротив, увеличивался от 1-й к 3-й группе. У юношей с ГКТ выявлены самые низкие значения стресс-индекса относительно обследуемых с ЭКТ и ГрКТ. Анализ спектральных характеристик кардиоритма выявил следующую картину: обследуемые с ЭКТ и ГрКТ характеризовались статистически значимо более низкими значениями TP, HF, LF и VLF относительно обследуемых из группы с ГКТ. В группе юношей с гиперкинетическим типом центральной гемодинамики отмечены самые высокие показатели отношения LF/HF и ПАРС, а самые низкие значения IC выявлены в группе с гипокинетическим типом кровообращения.

Анализ распределения по типам гемодинамики показал, что преобладающими типами центральной гемодинамики в изученной выборке юношей являются гипокинетический (47%) и эукинетический (41%), а лица с гиперкинетическим типом составляли всего 12%.

Наиболее простым и удобным для практического применения методом оценки состояния различных звеньев регуляции ВНС в настоящее время является метод оценки вариабельности сердечного ритма (ВСР), анализ которого проводится по записям кардиоинтервалографии [12]. Изменение временной структуры длительности кардиоинтервалов и показателей центрального кровотока являются важным звеном в адаптации не только к факторам окружающей внешней среды, но и эндогенным условиям функционирующего организма, что позволяет использовать математические характеристики ВСР и гемодинамики для оценки состояния здоровья различных групп населения при скрининговых и мониторинговых наблюдениях. Оценку функционального состояния и физиологических резервов регуляторных систем организма можно проводить дифференцированно, исходя из индивидуальных типологических характеристик обследуемых лиц. Выявленное преобладание в обследуемой популяции юношей с гипо- и эукинетическим типами кровообращения, по мнению ряда исследователей, отражает биологически детерминированное поддержание оптимального гемодинамического обеспечения двигательной активности и жизнедеятельности человека в процессе реализации репродуктивного и социального поведения [16].

У студентов, обследованных в период с 2004 по 2009 г., отмечалось иное распределение выборки с учетом особенностей гемодинамики: гипокинетический тип отмечен в 24% случаев, эукинетический – в 39 и у 37% испытуемых мы выявляли гиперкинетический тип кровообращения [4]. Отметим, что если в ранее обследованную выборку входили как уроженцы Магаданской области, так и мигранты, то в представленных в настоящий момент в исследованиях участвовали только уроженцы Магаданской области в 1–3-м поколении. Полученные результаты указывают на то, что за прошедший период в популяции юношей г. Магадана увеличилась доля лиц с гипокинетическим типом кровообращения за счет снижения в выборке гиперкинетического типа. Это

можно расценивать как благоприятную тенденцию адаптивных процессов в популяции уроженцев Магаданской области и состоянии их сердечно-сосудистой системы за изучаемый период времени. Отметим, что представленные в данной работе результаты проведенной типизации отличаются от исследований других авторов. Так, в работе С.В. Власовой и соавт. (2011) у юношей г. Сургута Ханты-Мансийского автономного округа гипокинетический тип отмечен в 65% случаев, эукинетический – в 11% и гиперкинетический в 24% [17]. В работе И.О. Халявкиной и соавт. (2011) гиперкинетический тип регуляции кровообращения отмечен у 42% юношей г. Ростова-на-Дону, эукинетический – у 38% и гипокинетический – у 20% испытуемых [18].

Таблица 1 [Table 1]

**Основные морфофункциональные показатели юношей Магадана
с различными типами кровообращения**
[Basic morphofunctional parameters in Magadan young males
with different types of blood flow] (m±M)

Изучаемые показатели [Studied parameters]	Тип гемодинамики [Hemodynamic type]			Уровень значимости различий [Difference reliability]		
	Гипокинетический [Hypokinetic] (1)	Эукинетический [Eukinetic] (2)	Гиперкинетический [Hyperkinetic] (3)	1–2	2–3	1–3
Абсолютное и относительное количество обследуемых, n [Absolute and relative number of subjects, n]	227 (47%)	200 (41%)	59 (12%)			
САД, мм. рт. ст. [BP _s , mmHg]	129,6±0,5	129,2±0,5	133,1±0,5	p=0,52	p<0,001	p<0,001
ДАД, мм рт. ст. [BP _d , mmHg]	80,7±0,4	76,2±0,4	69,1±0,5	p<0,001	p<0,001	p<0,001
ЧСС, уд./мин [HR, beats per min]	67,8±0,4	79,2±0,4	87,6±0,5	p<0,001	p<0,001	p<0,001
УО, мл [SV, mL]	65,5±0,4	70,8±0,4	80,6±0,6	p<0,001	p<0,001	p<0,001
МОК, л/мин [CO, L/min]	4401,7±28,3	5547,8±22,7	6994,9±51,0	p<0,001	p<0,001	p<0,001
ОПСС, дин · с · см ⁻⁵ [TPVR, dyne ² s cm ⁻⁵]	1903,9±24,3	1430,1±7,0	1122,2±7,4	p<0,001	p<0,001	p<0,001
S, см ² [S, cm ²]	19625,2± 167,8	18575,6± 56,2	17809,4± 59,1	p<0,001	p<0,001	p<0,001
СИ, л/мин/м ² [CI, L/min/m ²]	2,3±0,1	3,0±0,1	3,9±0,1	p<0,001	p<0,001	p<0,001

Примечание. САД – систолическое артериальное давление, ДАД – диастолическое артериальное давление, ЧСС – частота сердечных сокращений, УО – ударный объем крови, МОК – минутный объем кровообращения, S – площадь тела, СИ – сердечный индекс, ОПСС – общее периферическое сопротивление сосудов.

[Note. BP_s - Systolic blood pressure, BP_d - Diastolic blood pressure, HR - Heart rate, SV - Stroke volume, CO - Cardiac output, S - Body surface area, CI - Cardiac index, TPVR - Total peripheral vascular resistance].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]
Основные показатели вариабельности сердечного ритма юношей Магадана с различными типами кровообращения
[Basic heart rate variability parameters in Magadan young males with different types of blood flow]

Изучаемые показатели [Studied parameters]	Тип гемодинамики [Hemodynamic type]			Уровень значимости различий [Difference reliability]		
	Гипокинетический [Hypokinetic] (1)	Эукинетический [Eukinetic] (2)	Гиперкинетический [Hyperkinetic] (3)	1–2	2–3	1–3
MxDMn, ms	378,1 (300,9;481,7)	301,2 (230,0;402,8)	320,9 (221,0;464,0)	p<0,001	p=0,58	p<0,05
RMSSD, ms	46,1 (35,0;67,4)	35,3 (26,4;52,4)	34,1 (25,5;50,4)	p<0,001	p=0,34	p<0,001
pNIN50, %	21,1 (12,1;39,5)	11,8 (4,8;23,1)	9,0 (3,5;16,5)	p<0,001	p<0,05	p<0,001
SDNN, ms	66,1 (51,2;84,4)	54,0 (41,3;68,9)	53,8 (38,5;62,3)	p<0,001	p=0,21	p<0,001
Mo, ms	826,4 (729,5;926,1)	727,6 (677,0;823,6)	676,3 (623,0;778,8)	p<0,001	p<0,001	p<0,001
AMo, ms	31,4 (25,4;41,2)	37,9 (30,7;44,9)	40,7 (34,2;49,4)	p<0,001	p<0,05	p<0,001
SI, conv. units	47,8 (29,9;78,4)	79,9 (47,3;132,5)	88,5 (51,8;161,3)	p<0,001	p=0,36	p<0,001
TP, ms ²	2972,5 (1885,2;5144,4)	2013,1 (1218,4;3456,6)	2087,2 (1071,6;2866,9)	p<0,001	p=0,41	p<0,001
HF, ms ²	882,8 (464,1;1753,0)	627,9 (279,1;1135,4)	574,9 (229,4;881,7)	p<0,001	p=0,24	p<0,001
LF, ms ²	1418,8 (858,2;2100,3)	864,6 (547,5;1483,5)	1125,9 (453,8;1525,8)	p<0,001	p=0,73	p<0,001
VLF, ms ²	545,1 (301,1;881,2)	354,2 (179,1;614,9)	365,5 (141,9;575,4)	p<0,001	p=0,74	p<0,001

О к о н ч а н и е т а б л. 2 [Table 2 (end)]

Изучаемые показатели [Studied parameters]	Тип гемодинамики [Hemodynamic type]		Уровень значимости различий [Difference reliability]	
	Гипокинетический [Hypokinetic] (1)	Эукинетический [Eukinetic] (2)	Гиперкинетический [Hyperkinetic] (3)	1-2 2-3 1-3
LF/HF, ms ²	1,6 (0,8;2,6)	1,7 (0,9;3,1)	2,0 (1,3;3,1)	p=0,47 p<0,05
IC, conv. units	2,4 (1,3;3,9)	2,5 (1,2;4,1)	2,7 (1,8;4,5)	p=0,45 p<0,05
IARS, conv. units	4,0 (3,0;6,0)	4,0 (3,0;6,0)	5,0 (4,0;7,0)	p=0,32 p<0,05 p<0,001

Примечание. MxDMn – разность между максимальным и минимальным значениями кардиоинтервалов, RMSSD – квадратный корень из суммы разностей последовательного ряда кардиоинтервалов, pNN50 – число пар кардиоинтервалов с разницей более 50 мс в % к общему числу кардиоинтервалов, SDNN – стандартное отклонение полного массива кардиоинтервалов, Mo – наиболее часто встречающееся значение, AMo – амплитуда моды при ширине класса 50, SI – индекс напряжения регуляторных систем, TP – суммарная мощность спектра кардиоритма, HF – мощность спектра высокочастотного компонента вариальности сердечного ритма в диапазоне 0,4–0,15 Гц (дыхательные волны), LF – мощность спектра низкочастотного компонента вариальности сердечного ритма в диапазоне 0,15–0,04 Гц, VLF – мощность спектра очень низкочастотного компонента вариальности ритма сердца в диапазоне 0,04–0,015 Гц, LF/HF – отношение низкочастотного и высокочастотного компонентов вариальности сердечного ритма, IC – индекс централизации, IARS – показатель активности регуляторных систем.

[Note. MxDMn - Difference between the maximum and minimum values of RR intervals, RMSSD - Square root of the sum of differences in the series of RR intervals, pNN50 - Number of pairs of RR intervals with a difference of more than 50 ms as % of the total number of RR intervals, SDNN - Standard deviation of the full array of RR intervals, Mo - The most common value, AMo - Amplitude of the mode with class width 50, SI - Stress Index of regulatory systems, TP - Total Power of the heart rate spectrum, HF - Power of high-frequency component of the heart rate variability spectrum in the range 0.4-0.15 Hz (respiratory waves), LF - Power of low-frequency component of the heart rate variability spectrum in the range 0.15-0.04 Hz, VLF - Power of a very low-frequency component of the heart rate variability spectrum in the range 0.04-0.015 Hz, LF/HF - Ratio of low-frequency and high-frequency components of heart rate variability, IC - Centralization Index, IARS - Activity Index of Regulatory Systems].

Таким образом, наблюдаемые особенности распределения сопоставимых обследуемых контингентов по типам кровообращения, как нам представляется, могут свидетельствовать о региональных адаптивных характеристиках формирования вариаций центральной гемодинамики при воздействиях на человека факторов окружающей среды и образа жизни.

Известно, что артериальное давление является важнейшим физиологическим показателем, определяющим состояние не только сердечно-сосудистой системы, но и всего организма в целом. При анализе результатов установлено, что самые высокие величины систолического артериального давления характерны для представителей гиперкинетического типа кровообращения, тогда как в группе с гипокINETическим типом центральной гемодинамики выявлены более высокие показатели диастолического артериального давления. Полученные величины САД во всех изученных группах и уровень ДАД у юношей с гипотоническим типом кровообращения следует интерпретировать как стадию «предгипертензии» и высокого нормального артериального давления, что следует из рекомендаций Объединенного национального комитета по предотвращению, определению, оценке и лечению высокого артериального давления (JNC 7) [19], Европейского общества гипертензии и Европейского общества кардиологии (АГ) [20]. В настоящее время российскими кардиологами стадия предгипертензии не рассматривается как патологическое состояние, однако ее наличие считают показанием к осуществлению мероприятий по изменению образа жизни, профилактике вероятной артериальной гипертензии и риска развития сердечно-сосудистых заболеваний [21]. В последних рекомендациях российских кардиологов подчеркивается необходимость начала медикаментозной терапии у лиц, имеющих ВНАД, при наличии сопутствующих факторов риска [22]. По нашему мнению, лиц, устойчиво демонстрирующих ВНАД, следует рассматривать как находящихся в донологическом состоянии, хотя в процессе перехода от гипокINETического типа к гиперкинетическому происходит статистически значимое увеличение (на 20 уд/мин) частоты сердечных сокращений, которая в среднем достигает $87,6 \pm 0,5$ уд/мин. Известно, что ЧСС более 80 уд/мин в состоянии покоя является значимым предиктором ряда сердечно-сосудистых заболеваний [23], так как высокая частота сердцебиения потенциально не выгодна для нормального кровообращения ввиду уменьшения периода диастолы, в результате чего поддержание МОК при определенном артериальном давлении обходится организму метаболически «дороже» [24].

В то же время к выявленным особенностям функционального состояния сердечно-сосудистой системы у юношей с ГКТ следует отнести низкие показатели ЧСС. Урежение сердцебиений дает возможность сохранять хронотропный резерв сердца, что расширяет, при прочих равных условиях, диапазон ответных реакций сердечно-сосудистой системы, а также способствует снижению энергетических трат миокарда [25]. В группе юношей с

зукинетическим типом кровообращения величины ЧСС достигали верхней границы оптимума для данной характеристики.

Высокие показатели общего периферического сопротивления сосудов выявлены в группе юношей с гипокинетическим типом кровообращения, что указывает на преобладание сосудистого компонента в регуляции артериального давления. В группе с гиперкинетическим типом кровообращения поддержание уровня артериального давления обеспечивается по большей части объемными компонентами кровообращения: минутным и ударным объемами крови, величины которых превышают верхние границы нормальной вариации данных показателей [26]. Высокие значения минутного объема кровообращения у лиц гиперкинетического типа обусловлены как повышением ударного объема крови за счет расходования его резервной части, так и увеличением ЧСС, что в целом отражает неэкономный и энергозатратный уровень функционирования сердечно-сосудистой системы.

Наименьшие показатели МОК характерны для юношей с гипокинетическим типом гемодинамики. Известно, что при уменьшении величин минутного объема кровообращения происходит снижение стимуляции барорецепторов, что ведет к рефлекторному повышению сосудистого тонуса. Это, в свою очередь, приводит к повышению общего периферического сопротивления сосудов и САД [27]. По мнению авторов, данный тип является более экономичным, при котором сердечно-сосудистая система обладает большим функциональным диапазоном за счет активного участия механизма Франка–Старлинга [3]. Показатели сердечно-сосудистой системы у обследованных нами юношей с зукинетическим типом центральной гемодинамики занимают промежуточное положение в ряду рассмотренных выше данных.

Анализ показателей variability кардиоритма показывает, что наиболее сбалансированный вариант влияния симпатического и парасимпатического звена ВНС на регуляцию сердечных сокращений также характерен для лиц с ГТК. Так, более высокие величины вариационного размаха ($MxDMn$), отражающие степень вариативности значений кардиоинтервалов, обусловленную физиологической дыхательной аритмией, наблюдались у юношей с ГКТ. На это же указывали статистически более высокие значения Mo , $SDNN$ и высокочастотной составляющей мощности спектра кардиоритма (HF) относительно аналогичных величин у обследуемых с ЭКТ и ГрКТ типами кровообращения. Известно, что среднее значение $SDNN$ у здоровых людей в возрасте 25 лет составляет $70,0 \pm 10,0$ мс [28], это связывают с величиной ЧСС [12].

Рядом авторов получено среднее значение $RMSSD$ для здоровых людей в возрасте до 25 лет, оно равняется $49,0 \pm 15,23$; при проявлении артериальной гипертензии эти же авторы указывают на связь сниженных менее 29,0% значений $pNN50\%$ [28]. В наших исследованиях показатели $SDNN$ достигали нормативных величин лишь в группе с ГКТ и снижались в остальных группах обследуемых, что, по-видимому, объясняется высокими значениями ча-

стоты сердечных сокращений. Это характерно для группы с эукинетическим и гиперкинетическим типом гемодинамики, что обусловлено более высокими значениями артериального давления [28]. В наших исследованиях это наиболее ярко проявляется в группе с гиперкинетическим типом, где данный показатель снижается более чем в 2 раза относительно лиц с гипокинетическим типом гемодинамики, составляя всего 9,0%. Подчеркнем, что величина индекса напряжения (SI) в этой группе более чем 1,5 раза превышала значения, регистрируемые у юношей с гипокинетическим типом кровообращения.

Общая мощность спектра (TP), отражающая суммарный уровень активности регуляторных систем организма, статистически значимо выше в группе обследуемых с гипокинетическим типом гемодинамики, при этом вклад высокочастотных колебаний (HF) не опускался ниже 30%. В литературе имеются данные, что умеренное преобладание дыхательных волн (HF) в структуре спектра ВСР согласуется с представлениями об адапционно-трофическом защитном действии блуждающих нервов на сердце и рассматривается как физиологическая норма, отражающая высокие адаптационные возможности организма [29]. В условиях относительного покоя экономичность функций организма и биоэнергетических процессов связана с повышением парасимпатической регуляции и наоборот, чем выше исходный уровень симпатикотонии, тем в более напряженном состоянии находится система, тем меньший адаптационный диапазон реакций возможен при действии возмущающих факторов [29].

По данным Р.М. Баевского и соавт. (2001), у наших обследуемых отмечались достаточно высокие значения низкочастотной составляющей (LF), которая у лиц с гиперкинетическим типом достигала 55% в общей структуре спектральной мощности [12]. В работе Н.Б. Панковой (2010) указывается, что увеличение доли низких частот в спектре вариабельности сердечного ритма ведет к формированию повышенных значений артериального давления [30], что в целом согласуется и с представленными в данном исследовании результатами.

Самые высокие абсолютные значения очень низкочастотной составляющей спектра (VLF) отмечены у юношей с ГКТ, однако в процентном соотношении во всех группах этот показатель не отличался, находясь в пределах 18%. Согласно исследованиям А.Н. Флейшмана (1999), снижение мощности в VLF-диапазоне в определенных случаях может являться чувствительным индикатором наличия энергодефицитного состояния организма (гипоксия, метаболические нарушения) и, в свою очередь, отражает связь автономных (сегментарных) уровней регуляции с надсегментарными, в том числе с гипоталамо-гипофизарным и корковым уровнями [31]. В этой связи, несмотря на практическое совпадение процентного представительства VLF волн в общей мощности спектрального диапазона, наименьшая абсолютная величина этого показателя отмечалась в группе лиц с гиперкинетическим типом кровообращения, в определенной степени отражая возможное состояние энергодефицита.

Анализируя особенности регуляции кардиоритма у обследуемых из группы с гиперкинетическим типом гемодинамики, необходимо отметить достаточно высокие показатели соотношения мощностей низких и высоких частот (LF/HF) и индекса централизации (IC), превышающие значения нормы Международного стандарта (LF/HF 1,5–2,0; IC 0,3–2,5) [32]. Данный факт является свидетельством преобладания церебральных эрготропных влияний на регуляцию сердечного ритма у лиц с ГрКТ кровообращением. Известно, что в оптимальном состоянии ЦНС почти не влияет на управление деятельностью кардиоритма, но по мере роста напряжения системы регуляторных процессов вмешательство корковых отделов ЦНС возрастает и происходит централизация управления ритмом сердечных сокращений [33]. По мнению Н.И. Шлык, состояние регуляторных механизмов сердечного ритма у обследуемых с преобладанием центральной регуляции нельзя отнести к физиологической норме [29], что в большей степени проявляется у испытуемых с гиперкинетическим типом центральной гемодинамики, где значения величины ПАРС достигает 5 ед. Согласно классификации Р.М. Баевского (1979), «Светофор» отражает выраженное донозологическое состояние [34].

Заключение

Проведенные исследования показали, что гипокинетический и эукинетический типы гемодинамики среди обследованной выборки студентов, уроженцев Магаданской области, занимают наибольшую долю, соответственно составляя 47 и 41%, при этом на лиц с гиперкинетическим типом приходится 12%. Такое распределение типов гемодинамики может отражать региональные особенности адаптивных перестроек системы центрального кровообращения, сформировавшиеся среди постоянных молодых жителей области из числа европеоидов – уроженцев Севера. При этом гемодинамическое и вегетативное обеспечение уровня функционирования сердечно-сосудистой системы у юношей с различными типами кровообращения достигается различными путями. У юношей с гипокинетическим типом гемодинамики преобладает парасимпатическая активность ВНС, влияющая на структуру variability сердечного ритма и обеспечивающая поддержание оптимального уровня функциональной системы кровообращения посредством активации периферического нервно-рефлекторного звена регуляции и относительно (по сравнению с другими оттипизированными лицами) более высокого уровня диастолического артериального давления. В группе лиц с преобладанием гиперкинетического типа кровообращения кардиогемодинамическое обеспечение фонового уровня функционирования достигается путем увеличения ударного и минутного объемов крови на фоне повышенных значений ЧСС и САД. Такой уровень состояния системы кровообращения у обследуемых данной группы сопряжен с активацией симпатотонического звена ВНС и центрального

регуляторного контура с активным подключением надсегментарных звеньев ЦНС.

Литература

1. Шхвацабая И.К., Константинов Е.Н., Гундаров И.А. О новом подходе к пониманию гемодинамической нормы // Кардиология. 1981. № 3. С. 10–14.
2. Гундаров И.А., Пушкарь Ю.Т., Константинов Е.Н. О нормативах центральной гемодинамики, определяемых методом тетраполярной грудной реографии // Терапевтический архив. 1983. № 4. С. 26–28.
3. Апанасенко Г.Л. Попова Л.А. Медицинская валеология. Ростов н/Д : Феникс, 2000. 248 с.
4. Суханова И.В., Соколов А.Я. Взаимосвязь морфофункциональных показателей и типов гемодинамики у юношей Северо-Востока России // Экология человека. 2008. № 5. С. 36–39.
5. Наумова В.В., Земцова Е. С. Показатели кровообращения и вариабельность сердечного ритма при трех типах гемодинамики в юношеском возрасте // Вестник Российской АМН. 2008. № 3. С. 6–9.
6. Оляшев Н.В., Варенцова И.А., Пушкина В.Н. Показатели кардиореспираторной системы у юношей с разными типами кровообращения // Экология человека. 2014. № 4. С. 28–32.
7. Дзизинский А.А., Черняк Б.А., Куклин С.Г. Толерантность к физическим нагрузкам и особенности её гемодинамического обеспечения у здоровых людей в зависимости от типа гемодинамики // Кардиология. 1984. № 2. С. 68–72.
8. Николаев В.И., Денисенко Н.П., Денисенко М.Д., Хегай М.Д., Горнушкина Е.Ю. Особенности адаптивных реакций у людей с разным типом гемодинамики // Таврический медико-биологический вестник. 2012. № 3. С. 183–186.
9. Гуминский А.А., Леонтьева Н.Н., Маринова К.В. Руководство к лабораторным занятиям по общей и возрастной физиологии. М. : Просвещение, 1990. 240 с.
10. Аринчин Н.И., Горбачевич А.И., Кононцев В.И. Экспресс-метод интегральной оценки и классификации кровообращения в норме и патологии // Доклады АН БССР. 1978. Т. 22, № 6. С. 569–570.
11. Комплекс для анализа вариабельности сердечного ритма «Варикард». Рязань : ЮИМН, 2005. 45 с
12. Баевский Р.М., Иванов Г.Г., Чирейкин Л.В., Гаврилушкин А.П., Довгалецкий П.Я., Кукушкин Ю.А., Миронова Т.Ф., Прилуцкий Д.А., Семенов А.В., Федоров В.Ф., Флейшман А.Н., Медведев М.М. Анализ вариабельности сердечного ритма при использовании различных электрокардиографических систем (методические рекомендации) // Вестник аритмологии. 2001. № 24. С. 65–83.
13. Витязев В.В. Анализ неравномерных временных рядов. СПб; СПбГУ, 2001. 48 с.
14. Максимов А.Л., Аверьянова И.В. Информативность показателей кардиогемодинамики и вариабельности сердечного ритма у юношей с различным уровнем гипоксическо-гиперкапнической устойчивостью // Ульяновский медико-биологический журнал. 2014. № 2. С. 90–95.
15. Боровиков В.П. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. 2-е изд. СПб. : Питер, 2003. 688 с.
16. Дилениан Л.Р., Белкания Г.С., Багрий А.С., Миюзов В.С., Рыжаков Д.И., Чубаров В.К., Пухальская Л.Г., Дилениан А.Л., Короленко А.Г. Антропofизиологическая характеристика типологического отражения общей синдромальной структуры циркуляторного состояния сердечно-сосудистой системы // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 3. С. 198.

17. Власова С.В., Нифонтова О.Л., Соколовская Л.В. Адаптация сердечно-сосудистой системы студентов к физическим нагрузкам // *Фундаментальные исследования*. 2012. № 11 С. 1320–1323.
18. Халявкина И.О., Гнездилова О.В., Пономарёва Е.Н., Хананашвили Я.А. Сравнительная характеристика гемодинамических реакций у юношей с разными типами регуляции кровообращения // *Кубанский научный медицинский вестник*. 2011. № 3. С. 182–185.
19. Chobanian A.V., Bakris G.L., Black H.R. Cushman, W.C., Green, L.A. The seventh report of the Joint National Committee on prevention, detection, evaluation, and treatment of high blood pressure: the JNC 7 report // *JAMA*. 2003. Vol. 289. PP. 2560–2572.
20. Mancia G., De Backer G., Dominiczak A. Cifkova, R., Fagard, R., Germano, G. Guidelines for the Management of Arterial Hypertension: The Task Force for the Management of Arterial Hypertension of the European Society of Hypertension (ESH) and of the European Society of Cardiology (ESC) // *J. Hypertens*. 2007. Vol. 25. PP. 1105–1187.
21. Бурцев В.И. Актуальные вопросы артериальной гипертензии в клинической медицине // *Клиническая медицина*. 2005. № 8. С. 25–31.
22. Кобалава Ж.Д., Моисеев В.С. Новое в последних международных рекомендациях по артериальной гипертензии // *Клиническая фармакология и терапия*. 2004. № 13 (3). С. 10–18.
23. Свистунов А.А., Головачева Т.В., Скворцов К.Ю., Вервикишко О.С. Частота сердечных сокращений как фактор риска развития сердечно-сосудистых заболеваний // *Артериальная гипертензия*. 2008. № 4. С. 324–331.
24. Мошич П.С., Сидельников В.М., Кривченя Д.Ю. Кардиология детского возраста. Киев : Здоров'я, 1986. 550 с.
25. Палкина О.А., Гудков А.Б., Шаренкова Л.А. Динамика показателей деятельности сердечно-сосудистой системы студентов в течение пятилетнего обучения в вузе // *Экология человека*. 2007. № 2. С. 22–25
26. Солодков А.С., Сологуб Е.Б. Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная. М. : Спорт, 2015. 620 с.
27. Бисярина В.П., Яковлев В.М., Кукса П.Я. Артериальные сосуды и возраст. М. : Медицина, 1986. 224 с.
28. Бабунц И.В., Мириджанян Э.М., Мшаех Ю.А. Азбука variability сердечного ритма. Ставрополь : Принтмастер, 2002. 112 с.
29. Шлык Н. И. Сердечный ритм и тип регуляции у детей, подростков и спортсменов. Ижевск : Удмуртский университет, 2009. 255 с.
30. Панкова Н.Б., Алхинова И.Б., Афанасьева Е.В. Функциональные характеристики сердечно-сосудистой системы у подростков с предгипертензией // *Физиология человека*. 2010. №36(3). С.82–89.
31. Флейшман А.Н. Медленные колебания гемодинамики. Новосибирск : Наука, 1999. 264 с.
32. Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology. Heart Rate Variability. Standards of Measurements, Physiological interpretation, and Clinical Use // *Circulation*. 1996. № 93. PP. 1043–1065.
33. Баевский Р.М. Берсенева А.П. Введение в донозологическую диагностику. М. : Слово, 2008. 174 с.
34. Баевский Р.М. Прогнозирование состояний на грани нормы и патологии. М. : Медицина, 1979. 298 с.

*Поступила в редакцию 14.12.2016 г.; повторно 31.07.2017 г.;
принята 19.09.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Аверьянова Инесса Владиславовна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологии экстремальных состояний НИЦ «Арктика» ДВО РАН, Россия, 685000, г. Магадан, пр. Карла Маркса, д. 24.

E-mail: Inessa1382@mail.ru

Максимов Аркадий Леонидович – чл.-корр. РАН, главный научный сотрудник лаборатории физиологии экстремальных состояний НИЦ «Арктика» ДВО РАН, Россия, 685000, г. Магадан, пр. Карла Маркса д. 24.

E-mail: arktika@online.magadan.su

For citation: Averyanova IV, Maksimov AL. Cardiovascular profiles and heart rate variability observed in young male residents of Magadan region having different hemodynamic types. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:132-149. doi: 10.17223/19988591/40/8 In Russian, English Summary

Inessa V. Averyanova, Arkadyi L. Maksimov

Federal State Institution of Science Scientific Research Center "Arktika", Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russian Federation

Cardiovascular profiles and heart rate variability observed in young male residents of Magadan region having different hemodynamic types

The aim of the study was to determine the profiles of hemodynamic parameters and heart rate variability depending on the original type of the central hemodynamics among young male Caucasoids born in Magadan region. We studied the basic parameters of the cardiovascular system and heart rate variability in the above mentioned subjects (See Table 1). 486 young men-students from North-Eastern State University, Magadan (aged 17-21 years, with average body weight 68.2 ± 0.4 kg and body length 177.8 ± 0.2 cm) took part in the studies in 2013-2015. In subjects, we determined the parameters of systolic and diastolic arterial pressure (mmHg) and heart rate (HR, bpm). We measured the body surface area (cm^2) using the Dubois formula, and also calculated stroke volume and minute volume of blood circulation. On the basis of these parameters, we calculated the cardiac index (CI , $\text{l} / \text{min} / \text{m}^2$). Having analyzed the hemodynamic data, we observed that hypokinetic, eukinetic and hyperkinetic types had been demonstrated by 47%, 41% and 12% of all 486 examinees, respectively (See Table 2). Such ratio of blood flow types in young males is, apparently, conditioned by region-related adaptive changes typical of Caucasoids born in Magadan region.

We found out that hemodynamic and autonomic supply of the cardiovascular functioning in subjects with different blood flow types was performed in different ways. Thus, hypokinetic examinees demonstrated the parasympathetic link of autonomic nervous system as prevailing one in their heart rate regulation, and were expressively high in the peripheral link activity (increased total peripheral vascular resistance) as well as in systolic and diastolic blood pressure parameters. Hyperkinetic subjects' cardiovascular system functioning was performed with increased, compared to the norm, parameters of stroke volume, cardiac output, heart beats and systolic blood pressure, while a balance state in autonomic providing of the heart rate regulation and signs of centralization in managing the heart rate was observed. As for examinees with eukinetic type of the central hemodynamics, their studied values for the level of cardiovascular system functioning and heart rate variability proved to be intermediate.

The article contains 2 Tables and 34 References.

Key words: North; hemodynamic type; blood circulation system; cardiorthytmograms.

Funding: The research was financed from the budget of the Scientific Research Center “Arktika”, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences.

References

1. Shkhvatsabaya IK, Konstantinov EN, Gundarov IA. O novom podkhode k ponimaniyu gemodinamicheskoy normy [On a new approach to understanding hemodynamic norm]. *Kardiologiya* 1981;21(3):10-14. In Russian
2. Gundarov IA, Pushkar' YuT, Konstantinov EN. O normativakh tsentral'noy gemodinamiki, opredelyaemykh metodom tetrapolyarnoy grudnoy reografii [On the norms of central hemodynamics determined by the method of tetrapolar thoracic rheography]. *Trapevricheskij arkhiv*. 1983;55(4):26-28. In Russian
3. Apanasenko GL, Popova LA. Meditsinskaya valeologiya [Medical valeology]. Rostov-na-Donu: Feniks Publ.; 2000. 248 p. In Russian
4. Sukhanova IV, Sokolov AY. Relationship morphofunctional parameters and typological profiles of hemodynamics in young males of the North-east of Russia. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2008;5:36-39. In Russian
5. Naumova VV, Zemtsova ES. Circulation and heart rate variability at three hemodynamic patterns of juvenile age. *Vestnik Rossiiskoi akademii meditsinskikh nauk = Annals of the Russian academy of medical sciences*. 2008;3:6-9. In Russian
6. Olyashev NV, Varentsova IA, Pushkina VN. Cardiorespiratory system's indices in young men with different blood circulation types. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2014;4:28-32. In Russian
7. Dzizinskiy AA, Chernyak BA, Kuklin SG. Tolerantnost' k fizicheskim nagruzkam i osobennosti ee gemodinamicheskogo obespecheniya u zdorovykh lyudey v zavisimosti ot tipa gemodinamiki [Tolerance to physical exercises and its hemodynamic supply in healthy people depending upon their hemodynamics types]. *Kardiologiya*. 1984;24(2):68-72. In Russian
8. Nikolaev VI, Denisenko NP, Denisenko MD, Hegay MD, Gornushkina EYu. Osobennosti adaptivnykh reaktsiy u lyudey s raznym tipom gemodinamiki [Features of adaptive reactions at people with different type of haemodynamics]. *Tavricheskij mediko-biologicheskij vestnik*. 2012;3:183-186. In Russian
9. Guminskiy AA, Leontyeva NN, Marinova KV. Rukovodstvo k laboratornym zanyatiyam po obshchey i vozrastnoy fiziologii [Guidelines for laboratory classes on general and age physiology]. Moscow: Prosveshchenie Publ.; 1990. 240 p. In Russian
10. Arinchin NI, Gorbachevich AI, Konontsev VI. Ekspress-metod integral'noy otsenki i klassifikatsii krovoobrashcheniya v norme i patologii [Express-method of integral assessment and classification of blood circulation in norm and pathology]. *Doklady Akademii nauki Belorusskoy Sovetskoy Sotsialisticheskoy Respubliki* [Proceedings of the AS BSSR]. 1978;22(6):569-570. In Russian
11. *Kompleks dlya analiza variabel'nosti serdechnogo ritma «Varikard»* [The “Varicard” complex unit for heart rate variability analysis]. Ryazan': YuIMN; 2005. [Electronic resource]. Available at: <http://www.ramena.ru/page.php?7> (accessed 10.09.2017). In Russian
12. Baevskiy RM, Ivanov GG, Chireykin LV, Gavrilushkin AP, Dovgalevskiy PYa, Kukushkin YuA, Mironova TF, Prilutskiy DA, Semenov AV, Fedorov VF, Fleyshman AN, Medvedev MM. Analiz variabel'nosti serdechnogo ritma pri ispol'zovanii razlichnykh elektrokardiograficheskikh sistem (metodicheskie rekomendatsii) [Analysis of heart rate variability when using different electrocardiographic systems (methodical recommendations)]. *Vestnik aritmologii = Journal of arrhythmology*. 2001;24:65-83. In Russian

13. Vityazev VV. Analiz neravnomernykh vremennykh ryadov [Analysis of nonuniform time series]. Saint Petersburg: SPbGU Publ.; 2001. 48 p. In Russian
14. Maksimov AL, Averyanova IV. Informative value of cardiohemodynamics and heart rate variability indices observed in young males with different levels of hypoxia-hypercapnia resistance. *Ulyanovskiy mediko-biologicheskii zhurnal = Ulyanovsk Medico-biological Journal*. 2014;2:90-95. In Russian
15. Borovikov VP. Statistica. Iskustvo analiza dannykh na komp'yutere: dlya professionalov [Statistica. The art of data analysis using computer: For professionals]. Saint Petersburg: Piter Publ.; 2003. 688 p. In Russian
16. Dilenyan LR, Belkaniya GS, Miyuzov VS, Ryzhakov DI, Chubarov VK, Pukhalskaya LG, Dilenyan AL, Korolenko AG, Bagriy AS. Anthropophysiological characteristics of typological reflection of general structure of the cardiovascular system. *Sovremennye Problemy Nauki i Obrazovaniya*. 2016;3:784. In Russian
17. Vlasova SV, Nifontova OL, Sokolovskaya LV. Adaptation of the cardiovascular system of students to physical exercise. *Fundamental'nye Issledovaniya*. 2012;11-6:1320-1323. In Russian
18. Khalyavkina IO, Gnezdilova OV, Ponomareva EN, Khananashvili YA. The comparative characteristic of haemodynamic reactions at young men with different types of regulation of blood circulation. *Kubanskij nauchnyj medicinskij vestnik*. 2011;3:182-185. In Russian
19. Chobanian AV, Bakris GL, Black HR, Cushman WC, Green LA et al. The seventh report of the Joint National Committee on prevention, detection, evaluation, and treatment of high blood pressure: the JNC 7 report. *JAMA*. 2003;289:2560-2572. doi: [10.1001/jama.289.19.2560](https://doi.org/10.1001/jama.289.19.2560)
20. Mancia G, De Backer G, Dominiczak A, Cifkova R, Fagard R, Germano G et al. Guidelines for the Management of Arterial Hypertension: The Task Force for the Management of Arterial Hypertension of the European Society of Hypertension (ESH) and of the European Society of Cardiology (ESC). *J. Hypertens*. 2007;28(12):1462-1536. doi: [10.1093/eurheartj/ehm236](https://doi.org/10.1093/eurheartj/ehm236)
21. Burtsev VI. Topical aspects of arterial hypertension in clinical medicine. *Klinicheskaya meditsina = Clinical Medicine (Russian Journal)*. 2005;83(8):25-31. In Russian
22. Kobalava ZhD, Moiseev VS. Novoe v poslednikh mezhdunarodnykh rekomendatsiyakh po arterial'noy gipertonii [New in the latest international recommendations on arterial hypertension]. *Klinicheskaya Farmakologiya i Terapiya*. 2004;13(3):10-18. In Russian
23. Svistunov AA, Golovacheva TV, Skvortsov KYu, Vervikishko OS. Heart rate as a risk factor for cardiovascular diseases: A Review. *Arterial'naya Gipertenziya = Arterial Hypertension*. 2008;14(4):324-331. In Russian
24. Moshchich PS, Sidel'nikov VM, Krivchenya DYU. Kardiologiya detskogo vozrasta [Childhood cardiology]. Kiev: Zdorovya Publ.; 1986. 550 p. In Russian
25. Palkina OA, Gudkov AB, Sharenkova LA. Dynamics of indices of cardio-vascular system activity in girls- student during 5 year studies at higher educational institution. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2007;2:22-25. In Russian
26. Solodkov AS, Sologub EB. Fiziologiya cheloveka. Obshchaya. Sportivnaya. Vozrastnaya [Human physiology. General. Sport. Age-specific]. Moscow: Sport Publ.; 2015. 620 p. In Russian
27. Bisyarina VP, Yakovlev VM, Kuksa PYa. Arterial'nye sosudy i vozrast [Arterial vessels and age]. Moscow: Meditsina Publ.; 1986. 224 p. In Russian
28. Babunts IV, Miridzhanyan EM, Mshakh YuA. Azbuka variabel'nosti serdechnogo ritma [The ABC of heart rate variability]. Stavropol': Printmaster Publ.; 2002. 112 p. In Russian
29. Shlyk NI. Serdechnyi ritm i tip regulyatsii u detei, podrostkov i sportsmenov [Heart rate and type of regulation in children, teenagers and sportsmen]. Izhevsk: Udmurt University Publ.; 2009. 255 p. In Russian

30. Pankova NB, Alchinova IB, Afanaseva EV, Karganov MY. Functional characteristics of the cardiovascular system in adolescents with high normal blood pressure. *Human Physiology*. 2010;36(3):319-324. doi: [10.1134/S0362119710030102](https://doi.org/10.1134/S0362119710030102)
31. Fleishman AN. Medlennye kolebaniya gemodinamiki [Slow fluctuations in hemodynamics]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1999. 264 p. In Russian
32. *Heart Rate Variability: Standards of Measurements, Rhythmic Interpretation, and Clinical Use*. Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology. *Circulation*. 1996;93:1043-1065. PMID: [8598068](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8598068/)
33. Baevskiy RM, Berseneva AP. Vvedenie v donozologicheskuyu diagnostiku [Introduction to prenosological diagnostics]. Moscow: Slovo Publ.; 2008. 174 p. In Russian
34. Baevskiy RM. Prognozirovanie sostoyanii na grani normy i patologii [Prediction of conditions on the verge of norm and pathologies]. Moscow: Meditsina Publ.; 1979. 298 p. In Russian

*Received 14 December 2016; Revised 21 July 2017;
Accepted 19 September 2017; Published 26 December 2017*

Author info:

Averyanova Inessa V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Physiology of Extreme Conditions Laboratory, "Arktika" Scientific Research Center, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 24 Karl Marks Str., Magadan 685000, Russian Federation.

E-mail: Inessa1382@mail.ru

Maksimov Arkady L, Corresp. Member of the Russian Academy of Sciences, Chief Researcher, Physiology of Extreme Conditions Laboratory, "Arktika" Scientific Research Center, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 24 Karl Marks Str., Magadan 685000, Russian Federation.

E-mail: arktika@online.magadan.su

УДК 612.616.31(470.1/2)
doi: 10.17223/19988591/40/9

К.Е. Киприянова, Е.В. Типисова, И.Н. Горенко

*Федеральный исследовательский центр комплексного изучения
Арктики РАН, г. Архангельск, Россия*

Эндокринные аспекты репродуктивной функции мужчин 22–35 лет – постоянных жителей Крайнего Севера и г. Архангельска

С помощью иммуноферментного и радиоиммунологического методов анализа в крови у мужчин – постоянных жителей г. Архангельска и Крайнего Севера возрасте 22–35 лет – определяли уровни фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов, пролактина, прогестерона, общих и свободных фракций тестостерона, эстрадиола, дегидроэпиандростерон-сульфата и глобулина, связывающего половые гормоны. Установлено, что у жителей Крайнего Севера в период увеличения продолжительности светового дня наблюдаются более высокие уровни ФСГ, прогестерона, пролактина, более низкие значения эстрадиола и индекса ЛГ / ФСГ при повышении индекса тестостерон / эстрадиол и тестостерон / ЛГ по сравнению с архангелогородцами. В исследуемых группах выявлено значительное количество уровней тестостерона и эстрадиола, превышающих нормативные значения, и аномально низких концентраций глобулина, связывающего половые гормоны, общих и свободных фракций тестостерона. Ведущим фактором в корреляционных взаимодействиях между уровнями репродуктивных гормонов у мужчин – жителей Крайнего Севера и г. Архангельска – является содержание тестостерона. У мужчин г. Архангельска показаны отрицательные корреляционные связи фактора «возраст» с содержанием глобулина, связывающего половые гормоны, и тестостерона и положительная – с содержанием ФСГ. У жителей Крайнего Севера корреляций с фактором «возраст» не выявлено.

Ключевые слова: *половые гормоны; глобулин, связывающий половые гормоны; Европейский Север.*

Введение

Сохранение репродуктивного потенциала является одной из наиболее острых проблем для территорий Арктической зоны Российской Федерации. На протяжении уже нескольких десятилетий на Севере России складывается неблагоприятная демографическая ситуация, которая, наряду с высоким миграционным оттоком населения, характеризуется также высокой смертностью и низкой рождаемостью. Известно, что благодаря воздействию негативных климато-экологических факторов Севера у его постоянных обита-

телей происходит раннее истощение функциональных резервов организма, что приводит к преждевременному старению, возникновению и развитию возраст-ассоциированной патологии, ранней смертности [1, 2]. Климат северных территорий обеспечивает значительное количество нарушений в сфере репродукции как у женщин, так и у мужчин. Как известно, половые гормоны (гонадотропины, андрогены, эстрогены) не только обеспечивают способность к деторождению, но и активно участвуют в метаболических процессах организма и являются маркерами старения человека [3], а также участвуют в развитии таких распространенных патологий, как остеопороз, онкологические и сердечно-сосудистые заболевания, эндокринопатии и др., которые наряду с заболеваниями репродуктивной сферы являются «маркерными» болезнями для территорий Севера [4]. Общеизвестно, что состояние эндокринной системы жителей Севера отличается значительной степенью нестабильности, что обуславливает преждевременное ее старение и, следовательно, более раннее развитие возрастной патологии, в том числе патологий репродуктивной системы.

Возраст 22–35 лет относится к первому периоду зрелости, когда эндокринная система функционирует наиболее сбалансированно и минимизировано наличие ее дисфункций по сравнению с более поздними возрастными изменениями. Однако эндокринные аспекты функционирования репродуктивной системы мужчин Европейского Севера в возрасте 22–35 лет, т.е. на пике ее активности, рассматривались в единичных работах [5–8]. Кроме того, эти исследования проводились либо в течение года, либо в период минимальной продолжительности светового дня. Содержание гормонов в человеческом организме изменяется в зависимости от сезона года и фотопериодичности [7, 9–11]. В период увеличения продолжительности светового дня у жителей Севера активизируется система гипофиз–гонады [7, 11], что может приводить к различного рода дисбалансам, связанным как с чрезмерным повышением ее активности, так и с истощением резервов.

В связи с вышеизложенным, целью работы является исследование эндокринных аспектов репродуктивной системы мужчин Крайнего Севера в возрасте 22–35 лет. Данный возрастной диапазон выбран как первый период зрелого возраста в соответствии с возрастной периодизацией, принятой на Международном симпозиуме по возрастной периодизации в 1965 г., г. Москва, т.е. период наиболее оптимального функционирования системы гипофиз–гонады. Также важным представляется проведение исследования в отдельно взятый фотопериод года (период увеличения светового дня).

Материалы и методики исследования

С 2009 по 2015 г. обследованы 40 мужчин, относящихся к первому периоду зрелого возраста (22–35 лет) [12], родившихся и постоянно проживающих на территории Крайнего Севера, а именно в приполярных и заполярных

районах Архангельской области (пос. Пинега, 64°42' с. ш., Пинежский район; дер. Сояна, 65°46' с. ш., дер. Совполье 65°17' с. ш. и дер. Долгощелье, 66°05' с. ш., Мезенский район), Ненецкого автономного округа (пос. Нельмин Нос, 67°58' с. ш.), а также 54 мужчин того же возраста, постоянно проживающих в г. Архангельске (64°32' с. ш.), который приравняется к территориям Крайнего Севера. Практически все исследуемые территории относятся к Арктической зоне Российской Федерации, за исключением пос. Пинега Пинежского района Архангельской области, который относится к территории Крайнего Севера. Обследование проведено в один и тот же фотопериод года – период увеличения продолжительности светового дня – с целью исключения влияния внутригодовых флуктуаций уровней гормонов на результаты исследования. Жители г. Архангельска относятся к европеоидному населению, жители Крайнего Севера представлены европеоидным и аборигенным населением (30 и 70% соответственно). Средний возраст в исследуемых группах – 28 лет.

Все участвующие в обследовании лица в обязательном порядке подписывали информированное добровольное согласие на обследование. Каждого участника исследования осматривал врач-терапевт, и на основании его заключения сделан вывод о состоянии здоровья испытуемых. С целью сбора анамнестических данных использовали метод анкетирования. Критерии исключения из исследования: наличие у обследуемого эндокринопатий или обострения соматических заболеваний на момент кровосдачи, индекс массы тела менее 17 кг/м² и более 25 кг/м², прием гормональных препаратов.

Забор крови – с 8.00 до 11.00 натошак из локтевой вены в пробирку типа «IMPROVACUTER» с активатором свертывания SiO₂. Образцы крови центрифугировали, полученные сыворотки замораживали при температуре –20°C. Определение уровней гормонов проводили с использованием РИА-анализатора Ариан ООО «ВИТАКО» (Москва, автор-разработчик А.С. Кауфман) и автоматического планшетного ИФА-анализатора ELISYS Uno Human GmbH (Германия). Методами иммуноферментного анализа определяли уровни гормонов системы гипофиз–гонады – лютеинизирующего (ЛГ) и фолликулостимулирующего (ФСГ) гормонов, тестостерона, дегидроэпандростерон-сульфата (ДГЭА-С), глобулина, связывающего половые гормоны (ГСПГ), – с использованием коммерческих наборов фирмы Human GmbH (Германия). Уровни эстрадиола определяли методом радиоиммунологического анализа с использованием наборов фирмы Immunotech (Чехия, Франция). За нормативные принимали значения, указанные в инструкциях к используемым наборам.

Статистическая обработка полученных данных проведена при помощи пакета прикладных программ StatSoft STATISTICA 10.0. В связи с выявленной частичной асимметрией рядов распределения использовали непараметрические методы анализа. Статистическую значимость различий между выборками определяли с помощью *U*-критерия Манна–Уитни. Для оценки

линейной связи между количественными признаками применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r). Также использовали описательную статистику с определением медиан, квартилей, 10 и 90 процентилей. Для выявления доли значений, отклоняющихся от нормативных, проведен анализ частот.

Результаты исследования и обсуждение

Жители определенных территорий имеют однотипные черты сходства физиологических параметров, что обусловлено продолжительным воздействием неблагоприятных средовых факторов, характерных для данной местности. Дисбаланс половых гормонов является критерием экологического неблагополучия популяции.

Уровни репродуктивных гормонов в исследуемых группах лиц отображены на рис. 1. Показано, что уровни гонадотропинов и пролактина у мужчин в возрасте 22–35 лет, проживающих как на территориях Крайнего Севера, так и в г. Архангельске, находились в пределах нормативных значений. Тем не менее гипофизарная активность у данных групп лиц имела свои отличительные особенности, проявляющиеся в различном содержании относящихся к репродуктивной сфере гормонов аденогипофиза. У жителей Крайнего Севера содержание ФСГ и пролактина превышало таковое у архангелогородцев ($p = 0,013$ и $p < 0,001$ соответственно), лимит варьирования ЛГ сужался в сторону наименьших значений. При этом у мужчин г. Архангельска наблюдали противоположную зависимость: смещение уровней ФСГ в сторону нижних границ нормы при нормальных показателях ЛГ. Соотношение ЛГ / ФСГ у мужчин Крайнего Севера составляло 0,52, что ниже его значений у мужчин г. Архангельска (0,87; $p = 0,015$). В исследовании Ю.В. Антипиной и А.В. Ткачева (1997) выявлялись низкие значения ФСГ и признаки дисфункции гормонотропина у жителей Заполярья [7]. Нарушение баланса ЛГ и ФСГ у мужчин-жителей Севера по сравнению с жителями средних широт отмечалось и в других работах [4]. Смещение диапазона колебаний ФСГ к нижним границам нормы у жителей Севера может стать причиной дисфункции сперматогенеза в клетках Сертоли, так как известно о связи уровней ФСГ с долей подвижных сперматозоидов категории А [13]. Пролактин в физиологических концентрациях способствует выработке тестостерона, а также отвечает за образование и правильное развитие сперматозоидов [14]. Расширение пределов колебаний уровня пролактина в сторону верхних границ нормы у мужчин Заполярья по сравнению с группой архангелогородцев отмечалось и в более ранних работах без учета фотопериода [11].

В группе жителей г. Архангельска содержание тестостерона превышало принятые нормативы у 17,4% обследованных, у мужчин Крайнего Севера выявлялось расширение диапазонов колебания общих и свободных его фракций наряду с более высокими концентрациями прогестерона и ГСПГ ($p = 0,058$ и $p = 0,080$ соответственно).

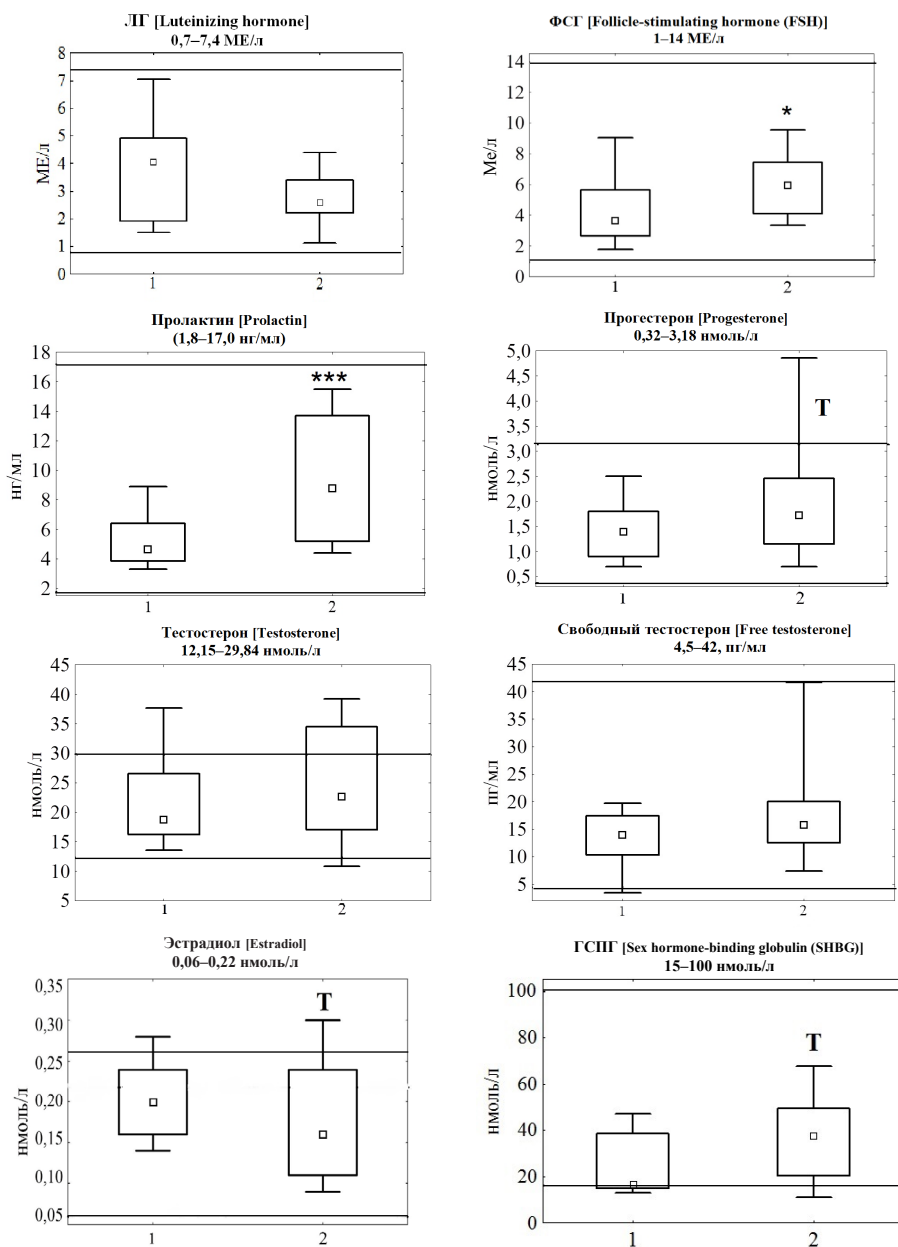


Рис. 1. Уровни половых гормонов и ГСПГ у жителей г. Архангельска (1) и Крайнего Севера (2). Обозначения: □ – медиана и ее значение; □ – диапазон колебаний 25–75%; I – диапазон колебаний 10–90%, по оси Y – содержание в крови определяемого вещества

Fig. 1. Levels of sex hormones and SHBG in the residents of Arkhangelsk (1) and the Far North (2). Legend: □ - the median and its value; □ - 25-75% fluctuation range; I - 10-90 % fluctuation range.

On the Y-axis- analyte concentration in blood

Содержание общего тестостерона у мужчин, проживающих на территориях Крайнего Севера, превышало норму у 38,2% лиц ($p = 0,018$ по сравнению с таковым у архангелогородцев) и имело значения ниже нормы у 11,8% обследованных; концентрации прогестерона превышали установленные нормативы у 16,7% обследованных. В обеих рассматриваемых группах отмечалось значительное количество вариаций с содержанием ГСПГ ниже нормативного уровня – 28,6% у жителей г. Архангельска и 17,2% у жителей Крайнего Севера, а у жителей г. Архангельска 17,6% низких значений свободного тестостерона. Уровни эстрадиола у жителей Крайнего Севера принимали более низкие значения по сравнению с мужчинами г. Архангельска ($p = 0,074$) и превышали установленные нормативы у 14,7 и 11,1% лиц соответственно. Содержание ДГЭА-С среди мужчин г. Архангельска и Крайнего Севера (медиана, 10 и 90 процентиля – 6,13 (5,17; 9,27) и 6,18 (4,63; 9,60) мкмоль/л соответственно) не показало значимых различий.

Известно, что тестостерон и ЛГ взаимодействуют между собой по принципу отрицательной обратной связи, таким образом, высокие показатели тестостерона могут быть причиной низкого содержания ЛГ у мужчин Крайнего Севера. Индекс тестостерон / эстрадиол как показатель избыточной продукции эстрогенов у жителей Крайнего Севера выше, чем у жителей Архангельска (159,4 и 101,2 соответственно, $p = 0,07$), аналогичная динамика характерна для соотношения тестостерон / ЛГ (9,2 и 7,9 соответственно), которое является маркером активности и чувствительности клеток Лейдига к гонадотропину [15]. Тестостерон включается в обменные процессы человека на Севере, играет анаболическую роль, обеспечивает пластические и репаративные процессы [16]. Таким образом, сверхнормативные показатели тестостерона вкупе со сниженными значениями ЛГ могут быть следствием длительной (на протяжении нескольких поколений) адаптации организма к неблагоприятным климато-экологическим условиям Крайнего Севера. Более высокие концентрации тестостерона у жителей Крайнего Севера могут быть также обусловлены повышением уровней прогестерона, поскольку он является субстратом в биосинтезе андрогенов. Однако выявленные частоты аномально высоких концентраций тестостерона, прогестерона и низкие значения общего и свободного тестостерона могут свидетельствовать о срыве механизмов адаптации у жителей Крайнего Севера и являться одним из факторов развития как нарушений со стороны репродуктивной системы, так и различных соматических заболеваний.

Высокое содержание эстрадиола у жителей северных территорий отмечалось в более ранних исследованиях [6, 11] и может быть связано с процессами долговременной адаптации и необходимостью в усиленных анаболических процессах для организма проживающих на Севере мужчин. В то же время случаев с высоким содержанием эстрадиола и низким уровнем тестостерона, которые являются причинами развития ожирения, инфаркта миокарда и т.д., не выявлено. Однако повышенное содержание эстрадиола у

жителей Севера также является фактором риска возникновения доброкачественной гиперплазии предстательной железы. Нижние пределы колебаний глобулина, связывающего половые гормоны, во всех исследуемых группах выходят за границу нормы, что не отмечалось в проводимых ранее исследованиях в период минимальной продолжительности светового дня [17].



Рис. 2. Корреляционные взаимодействия уровней гормонов, ГСПГ и возраста

Fig. 2. Correlation interactions of hormone levels, SHBG and age

Тестостерон играет ведущую роль в межгормональных взаимодействиях в системе гипофиз–гонады у жителей Арктики исследуемого возраста, что подтверждается максимальным количеством корреляций с его содержанием в обеих исследуемых группах (рис. 2). С содержанием тестостерона у жителей г. Архангельска регистрировали положительные связи уровней про-

гестерона и свободного тестостерона и отрицательные – содержания ФСГ и переменной «возраст», что объясняется физиологическими закономерностями. У мужчин Крайнего Севера выявлялись положительные связи содержания тестостерона с концентрациями пролактина и свободного тестостерона и отрицательная связь – с уровнем эстрадиола, что также закономерно. Существенная роль в корреляционных взаимоотношениях уровней гормонов у мужчин Архангельска отмечалась у переменной «возраст», с которой образовывались отрицательные связи содержания ГСПГ и тестостерона и положительная – количества ФСГ. У жителей Крайнего Севера корреляций уровней гормонов с переменной «возраст» не отмечалось. С содержанием прогестерона в крови в рассматриваемых группах выявлено наличие положительных связей уровней общих и свободных фракций тестостерона у мужчин Архангельска и количества ФСГ и ГСПГ у жителей территорий Крайнего Севера.

По данным, полученным при обследовании мужчин в период минимальной продолжительности светового дня [8, 17], показана сходная динамика в изменении уровней половых гормонов у мужчин разных территорий Севера. Так, выявлены более высокие уровни общего и свободного тестостерона, ФСГ, ГСПГ при более низком содержании эстрадиола у жителей Заполярья по сравнению с жителями г. Архангельска. Выявленная закономерность указывает на достоверность полученных данных вне зависимости от фотопериода года.

В то же время при анализе содержания гормонов, обеспечивающих репродуктивную функцию мужчин г. Архангельска и территорий Крайнего Севера в возрасте 22–35 лет, в период увеличения продолжительности светового дня, несмотря на выявленные различия гормональных показателей, отмечены общие признаки эндокринного дисбаланса, заключающиеся в значительном проценте высоких значений эстрадиола и тестостерона и низких – глобулина, связывающего половые гормоны, тестостерона и свободного тестостерона. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости разработки комплекса профилактических мероприятий, направленных на сохранение мужской фертильности у жителей северных регионов.

Выводы

1. У мужчин – постоянных жителей Крайнего Севера в возрасте 22–35 лет – в период увеличения светового дня отмечается увеличение соотношения тестостерон / эстрадиол и тестостерон / ЛГ, уровней фолликулирующего гормона, пролактина, прогестерона, глобулина, связывающего половые гормоны, и снижение лимита варьирования лютеинизирующего гормона, уровней эстрадиола, индекса ЛГ / ФСГ по сравнению с жителями г. Архангельска.

2. Признаки эндокринного дисбаланса у мужчин Крайнего Севера и г. Архангельска заключаются в выявлении высоких значений тестостерона (у 38,2 и

17,4% соответственно), прогестерона (16,7 и 0%) и эстрадиола (у 14,7 и 11,1%) и низких – глобулина, связывающего половые гормоны (у 17,2 и 28,6%), тестостерона (у 11,8 и 0%) и свободного тестостерона (0 и 17,6%).

3. Ведущим фактором корреляционных взаимодействий в обеих исследуемых группах лиц является содержание общих фракций тестостерона. У мужчин г. Архангельска показаны отрицательные корреляционные связи фактора «возраст» с содержанием ГСПГ, тестостерона и положительные – с уровнями ФСГ. У жителей Крайнего Севера корреляций с фактором «возраст» не выявлено.

Литература

1. Хаснулин В.И., Чететкина И.И., Хаснулин П.В., Собакин А.К. Экологически обусловленный стресс и старение человека на Севере // *Экология человека*. 2006. № 4S1. С. 16–21.
2. Хаснулин В.И., Хаснулин П.В. Современные представления о механизмах формирования северного стресса в высоких широтах // *Экология человека*. 2012. № 1. С. 3–11.
3. Ким Л.Б., Русских Г.С., Геворгян М.М., Путятин А.М., Воронина М.П., Кожин М.П., Козарук Т.В., Цыпышева О.Б., Долгова Н.А., Розуменко А.А. Половые гормоны и кардиоваскулярный риск у мужчин-горнорабочих в условиях Европейского Севера // *Физиология человека*. 2016. Т. 42, № 2. С. 92–99.
4. Доршакова Н.В., Карапетян Т.А. Особенности патологии жителей Севера // *Экология человека*. 2004. № 6. С. 48–52.
5. Антипина Ю.В., Ткачев А.В. Особенности гормональных взаимодействий системы гипотиз–гонады у мужчин на Севере // *Физиологические закономерности гормональных, метаболических, иммунологических изменений в организме человека на Европейском Севере* / под ред. Ю.Г. Солонина. Сыктывкар : Изд-во Коми научного центра УрО РАН, 1997. С. 18–33.
6. Bjørnerem A., Straume B., Midtby M., Fønnebo V., Sundsfjord J., Svartberg J., Acharya G., Øian P., Rosvold Berntsen G.K. Endogenous Sex Hormones in Relation to Age, Sex, Lifestyle Factors, and Chronic Diseases in a General Population: The Tromsø Study // *The Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*. 2004. Vol. 89, is. 12. PP. 6039–6047.
7. Юрьев Ю.Ю., Типисова Е.В. Возрастные аспекты эндокринного статуса у мужчин – постоянных и приезжих жителей города Архангельска // *Экология человека*. 2009. № 7. С. 15–19.
8. Горенко И.Н., Типисова Е.В. Сравнительная характеристика состояния системы гипотиз–гонады и уровня дофамина у мужчин различных территорий Европейского Севера // *Журнал медико-биологических исследований*. 2013. № 4. С. 12–20.
9. Meriggiola M.C., Noonan E.A., Paulsen C.A., Bremner W.J. Annual patterns of luteinizing hormone, follicle stimulating hormone, testosterone and inhibin in normal men // *Human reproduction*. 1996. Vol. 11, is. 2. PP. 248–252.
10. Типисова Е.В. Реактивность и компенсаторные реакции эндокринной системы у мужского населения Европейского Севера. Екатеринбург : УрО РАН, 2009. 202 с.
11. Kauppila A., Kivelä A., Pacarinen A., Vaccari O. Inverse Seasonal Relationship Between Melatonin and Ovarian Activity in Humans in a Region With a Strong Seasonal Contrast in Luminosity // *The Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*. 2016. Vol. 65, is. 5. PP. 823–828.
12. *Возрастная анатомия, физиология и гигиена : учеб. пособие* / Р.И. Айзман, Н.Ф. Лысова, Я.Л. Завьялова. М. : КНОРУС, 2016. 404 с.

13. Молодовская И.Н., Клещев М.А., Типисова Е.В., Осадчук Л.В. Возрастные аспекты взаимосвязи гормонов систем гипофиз–щитовидная железа и гипофиз–гонады с показателями спермограммы у мужчин – жителей г. Архангельска // Проблемы репродукции. 2012. № 3. С. 72–77.
14. Hair W.M., Gubbay O., Jabbour H.N., Lincoln G.A. Prolactin receptor expression in human testis and accessory tissues: localization and function // Molecular Human Reproduction. 2002. Vol. 8, is. 7. PP. 606–611.
15. Andersson A.M., Jørgensen N., Frydelund-Larsen L., Rajpert-De Meyts E., Skakkebaek N.E. Impaired Leydig cell function in infertile men: a study of 357 idiopathic infertile men and 318 proven fertile controls // The Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism. 2004. Vol. 89, is. 7. PP. 3161–3167.
16. Bhasin S., Woodhouse L., Casaburi R., Singh A.B., Bhasin D., Berman N., Chen X., Yarasheski K.E., Magliano L., Dzekov C., Dzekov J., Bross R., Phillips J., Sinha-Hikim I., Shen R., Storer T.W. Testosterone dose-response relationships in healthy young men // American Journal of Physiology – Endocrinology and Metabolism. 2001. Vol. 281, is. 6. PP. 1172–1181.
17. Типисова Е.В., Елфимова А.Э., Горенко И.Н., Попкова В.А. Эндокринный профиль мужского населения России в зависимости от географической широты проживания // Экология человека. 2016. № 2. 36–41.

*Поступила в редакцию 01.07.2017 г.; повторно 05.09.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Киприянова Ксения Евгеньевна – м.н.с. лаборатории эндокринологии имени проф. А.В. Ткачева Института физиологии природных адаптаций ФГБУН ФИЦКИА РАН (Россия, 163001, г. Архангельск, пр. Ломоносова, 249).

E-mail: nonsens1986@rambler.ru

Типисова Елена Васильевна – д-р биол. наук, заведующая лабораторией эндокринологии имени проф. А.В. Ткачева Института физиологии природных адаптаций ФГБУН ФИЦКИА РАН (Россия, 163001, г. Архангельск, пр. Ломоносова, 249).

E-mail: tipisova@rambler.ru

Горенко Ирина Николаевна – м.н.с. лаборатории эндокринологии имени проф. А.В. Ткачева Института физиологии природных адаптаций ФГБУН ФИЦКИА РАН (Россия, 163001, г. Архангельск, пр. Ломоносова, 249).

E-mail: pushistiy-86@mail.ru

For citation: Kipriyanova KE, Tipisova EV, Gorenko IN. Endocrine aspects of reproductive function in men (aged 22-35 years) - residents of the Far North and Arkhangelsk. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:150-162. doi: 10.17223/19988591/40/9 In Russian, English Summary

Kseniya E. Kipriyanova, Elena V. Tipisova, Irina N. Gorenko

Institute of Environmental Physiology, Federal Center for Integrated Arctic Research, Arkhangelsk, Russian Federation

**Endocrine aspects of reproductive function in men
(aged 22-35 years) - residents of the Far North and Arkhangelsk**

It is known that due to the negative impact of climatic and environmental factors of the North its permanent residents experience an early depletion of functional body reserves, which leads to premature aging, the emergence and development of age-related

diseases, and premature death. The study of the pituitary-gonadal system functioning in men aged 22-35 years, i.e. at the peak of its activity, helps to reveal early reproductive dysfunction signs in the endocrine system.

Each participant (residents of Arkhangelsk and the Far North aged 22-35 years) was examined by a physician, and on the basis of his conclusions, the health condition of the participants was judged. Exclusion criteria from the study: the presence of endocrinopathies in the examinee or exacerbation of somatic diseases at the moment of blood test, the body mass index less than 17 kg/m² and more than 25 kg/m², and intake of hormonal medicines. Using immunoenzymatic and radioimmunoassay analysis methods, we determined the levels of follicle-stimulating and luteinizing hormones, prolactin, progesterone, total and free fractions of testosterone, estradiol, dehydroepiandrosterone-sulfate, and sex hormone-binding globulin in the blood of men. The examination was conducted during the period of increasing daylight hours (See Fig. 1). It was mandatory for all the people participating in the study to sign an informed consent.

It was discovered that the residents of the Far North showed higher levels of FSH, progesterone, prolactin, testosterone/estradiol and testosterone/LH ratios, and lower levels of estradiol and LH/FSH ratio compared to the residents of Arkhangelsk. The leading factor in the correlation interactions between the levels of sex hormones in men was testosterone both in the Far North and in Arkhangelsk. The "age" factor has negative correlations with the content of sex hormone-binding globulin and testosterone and positive - with FSH level in men of Arkhangelsk. The residents of the Far North have no correlations with the "age" factor (See Fig. 2). At the same time, in spite of the revealed differences in hormonal levels in residents of Arkhangelsk and the Far North aged 22-35 years, the analysis of hormones supporting reproductive function in men shows common signs of endocrine imbalance, which is a significant percentage of high progesterone (16.7% and 0%), estradiol (14.7% and 11.1%) and testosterone (11.8% and 0%) values, and low sex hormone-binding globulin (17.2% and 28.6%), testosterone (11.8% and 0%) and free testosterone (0% and 17.6%) values. The obtained results suggest developing a complex of preventive measures aimed at fertility preservation in male residents of the northern regions.

The article contains 2 Figures and 17 References.

Keywords: sex hormones; sex hormone-binding globulin; European North.

References

1. Khasnulin VI, Chechetkina II, Khasnulin PV, Sobakin AK. Ekologicheskii obuslovlennyy stress i starenie cheloveka na Severe [Environmentally induced stress and human aging in the North]. *Human Ecology*. 2006;4S1:16-21. In Russian
2. Khasnulin VI, Khasnulin PV. Modern concepts of the mechanisms forming northern stress in humans in high latitudes. *Human Ecology*. 2012;1:3-11. In Russian
3. Kim LB, Russkikh GS, Gevorgian MM, Putyatina AM, Voronina MP, Kozhin MP, Kozaruk TV, Tsypysheva OB, Dolgova NA, Rozumenko AA. Sex hormones and cardiovascular risk in male mining workers living in the European North. *Human Physiology*. 2016;42(2):195-202. doi: [10.1134/S0362119716020080](https://doi.org/10.1134/S0362119716020080)
4. Dorshakova NV, Karapetjan TA. Features of northern inhabitants pathology. *Human Ecology*. 2004;6:48-52. In Russian
5. Antipina YV, Tkachev AV. Osobennosti gormonal'nykh vzaimodeystviy sistemy gipofiz-gonady u muzhchin na Severe [Features of hormonal interactions of the pituitary-gonadal system in men in the North]. In: *Fiziologicheskie zakonomernosti gormonal'nykh, metabolicheskikh, immunologicheskikh izmeneniy v organizme cheloveka na Evropeyskom*

- Severe* [Physiological principles of hormonal, metabolic, and immunologic changes in the human body in the European North]. Solonin YG, editor. Syktyvkar: Komi nauchnyy tsentr UB RAS Publ.; 1997. pp. 18-33. In Russian
6. Bjørnerem A, Straume B, Midtby M, Fønnebø V, Sundsfjord J, Svartberg J, Acharya G, Øian P, Rosvold Berntsen GK. Endogenous sex hormones in relation to age, sex, lifestyle factors, and chronic diseases in a general population: The Tromsø Study. *J Clin Endocrinol Metab.* 2004;89(12):6039-6047. doi: [10.1210/jc.2004-0735](https://doi.org/10.1210/jc.2004-0735)
 7. Yurjev YuYu, Tipisova EV. Age aspects of endocrine status in men permanent and newly arrived residents of city of Archangelsk. *Human Ecology.* 2009;7:15-19. In Russian
 8. Gorenko IN, Tipisova EV. Comparative analysis of the state of the pituitary-gonadal axis and dopamine levels in men from subpolar and polar areas of the European North. *Zhurnal medico-biologicheskikh issledovaniy = J Medical and Biological Research.* 2013;4:12-20. In Russian
 9. Meriggiola MC, Noonan EA, Paulsen CA, Bremner WJ. Annual patterns of luteinizing hormone, follicle stimulating hormone, testosterone and inhibin in normal men. *Human reproduction.* 1996;11(2):248-252. doi: [10.1093/HUMREP/11.2.248](https://doi.org/10.1093/HUMREP/11.2.248)
 10. Tipisova EV. Reaktivnost' i kompensatornye reaktsii endokrinnoy sistemy u muzhskogo naseleniya Evropeyskogo Severa [Reactivity and compensatory responses of the endocrine system in the male population of the European North]. Yekaterinburg: UB RAS Publ.; 2009. 202 p. In Russian
 11. Kauppila A, Kivelä A, Pacarinen A, Vaccuri O. Inverse seasonal relationship between melatonin and ovarian activity in humans in a region with a strong seasonal contrast in Luminosity. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism.* 2016;65(5):823-828. doi: [10.1210/jcem-65-5-823](https://doi.org/10.1210/jcem-65-5-823)
 12. Ayzman RI, Lysova NF, Zav'yalova YL. Vozrastnaya anatomiya, fiziologiya i gigiena: uchebnoe posobie [Age anatomy, physiology and hygiene: Textbook]. Moscow: KNORUS Publ.; 2016. 404 p. In Russian
 13. Molodovskaia IN, Kleshchev MA, Tipisova EV, Osadchuk LV. Age-related aspects of the relationship between pituitary, thyroid and sex hormones and semen parameters in men from Arkhangelsk. *Problemy reproduktivnoy = Russian Journal of Human Reproduction.* 2012;3:72-77. In Russian
 14. Hair WM, Gubbay O, Jabbour HN, Lincoln GA. Prolactin receptor expression in human testis and accessory tissues: Localization and function. *Mol Hum Reprod.* 2002;8(7):606-611. doi: [10.1093/molehr/8.7.606](https://doi.org/10.1093/molehr/8.7.606)
 15. Andersson A-M, Jørgensen N, Frydelund-Larsen L, Rajpert-De Meyts E, Skakkebaek NE. Impaired Leydig cell function in infertile men: A study of 357 idiopathic infertile men and 318 proven fertile controls. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism.* 2004;89(7):3161-3167. doi: [10.1210/jc.2003-031786](https://doi.org/10.1210/jc.2003-031786)
 16. Bhasin S, Woodhouse L, Casaburi R, Singh AB, Bhasin D, Berman N, Chen X, Yarasheski KE, Magliano L, Dzekov C, Dzekov J, Bross R, Phillips J, Sinha-Hikim I, Shen R, Storer TW. Testosterone dose-response relationships in healthy young men. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism.* 2001;281(6):1172-1181. PMID: [11701431](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11701431/)
 17. Tipisova EV, Elfimova AE, Gorenko IN, Popkova VA. Endocrine profile of the male population in Russia depending on the geographic latitude of occupation. *Human Ecology.* 2016;2:36-41. In Russian, English Summary

Received 01 July 2017; Revised 05 September 2017;
Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Kipriyanova Kseniya E, Junior Researcher, Laboratory of Endocrinology named after Professor AV Tkachev, Institute of Environmental Physiology, Federal Center for Integrated Arctic Research, 249 Lomonosova Pr., Arkhangelsk 163001, Russian Federation.

E-mail: nonsens1986@rambler.ru

Tipisova Elena V, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Endocrinology named after Professor AV Tkachev, Institute of Environmental Physiology, Federal Center for Integrated Arctic Research, 249 Lomonosova Pr., Arkhangelsk 163001, Russian Federation.

E-mail: tipisova@rambler.ru

Gorenko Irina N, Junior Researcher, Laboratory of Endocrinology named after Professor AV Tkachev, Institute of Environmental Physiology, Federal Center for Integrated Arctic Research, 249 Lomonosova Pr., Arkhangelsk 163001, Russian Federation.

E-mail: pushistiy-86@mail.ru

УДК 57.087.1:574.587
doi: 10.17223/19988591/40/10

Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк, В.К. Шитиков

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, Россия

Особенности пространственного распределения донных сообществ равнинной реки бассейна Средней Волги

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 17-44-630197 «Экосистемное разнообразие равнинных рек бассейна Средней Волги в современных условиях изменения климата и антропогенного воздействия»; № 15-04-03341 «Особенности гидролого-гидрохимических, гидробиологических характеристик и функционирования равнинных рек различных ландшафтных зон бассейна Средней и Нижней Волги и их изменения под влиянием процессов аридизации водосборов».

Рассмотрены закономерности структурной изменчивости донных сообществ на участках равнинной реки Уса бассейна Средней Волги. В результате статистической обработки проб макрозообентоса на 9 станциях выявлен характер пространственного распределения видов по продольному профилю реки. С использованием теста Дики–Фуллера для большинства рядов обобщенных гидробиологических показателей и численности основных таксономических групп подтверждена гипотеза о нестационарном характере их биотопического распределения и существовании закономерных трендов. Методом случайного зондирования Пилу показана статистическая значимость детерминированной тенденции в изменении структуры донного сообщества по продольному градиенту реки. Выполнен сравнительный анализ скоростей изменения видового богатства и оценок бета-разнообразия для сезонного, многолетнего и пространственного вариантов комбинирования наблюдений. С использованием многомерного неметрического шкалирования осуществлена ординация видов и выделены группы станций, соответствующие характерным зонам реки. Из сформированного набора абиотических факторов среды произведен отбор значимых параметров, определяющих комплексный продольный градиент (насыщение кислородом, скорость течения и содержание фосфора). Показано, что пространственное распределение видов макрозообентоса экосистемы р. Уса объясняется механизмами сложного объединения трех концепций: «нейтрального» водотока, речного континуума и «мозаики пятен».

Ключевые слова: сообщество макрозообентоса; видовое богатство; речной континуум; статистические гипотезы; многомерная ординация.

Введение

Анализ закономерностей пространственно-временного распределения сообществ гидробионтов относится к фундаментальным задачам экологии и

гидробиологии [1–2]. Для лотических систем ведущая роль отводится проблеме гетерогенности видовой структуры сообществ по продольному профилю реки [3–4], где сильное влияние оказывают гидрологические (в первую очередь ширина и скорость течения водотока) и ландшафтно-геоморфологические факторы. При этом обычно рассматривается одна из трех, часто взаимно исключающих, научных гипотез: 1) виды по течению распределены случайно; 2) видовой состав сообществ непрерывно и закономерно изменяется от истоков к устью; 3) в реке можно выделить обособленные, существенно различающиеся между собой «процессные зоны» [5] с характерным видовым комплексом. В работе понятие «гипотеза» рассматривается в статистическом контексте, т.е. подразумевается, что в любой реке в той или иной мере присутствуют и детерминированная, и стохастическая составляющие изменчивости сообществ [6].

Исследования комплекса факторов и условий, определяющих функционирование экосистемы, привели к обоснованию ряда научных концепций, основными из которых являются теории речного континуума [7], экологической ниши [8] и ландшафтных фильтров [9]. Согласно теории речного континуума водоток рассматривается как целостная экосистема, в которой видовая структура сообществ представляет собой непрерывную последовательность экоморф с закономерной сменой доминантных комплексов. При этом основной движущей силой процесса, регулирующего таксономическую организацию сообществ, является транспорт органических макрочастиц (сестона), концентрация которых определяет *U*-образную кривую изменения составляющих энергетического баланса первичной продукции [10]. Концепция экологической ниши декларирует, что видовую структуру сообщества на каждом участке континуума определяет конкретная совокупность экологических условий (в частности, факторов среды в сочетании с особенностями межвидовой конкуренции). На этой основе разрабатываются модели пригодности среды обитания (HSMs – *habitat suitability models*), оценивающие обеспеченность ресурсами, необходимыми для формирования и развития устойчивых ассоциаций гидробионтов в соответствии с функциями каждого из видов и его способности к адаптации [11].

На фоне общей континуальной закономерности в большинстве водотоков наблюдается локальная биотопическая изменчивость, определяемая в первую очередь особенностями геоморфологии ландшафта. Эти факторы могут иметь различные формы проявления, масштабы и шкалы: например, интенсивная эрозия берегов вызывает переформирование русел, появление отмелей и изменение гидродинамического режима; сброс техногенных сточных вод сопровождается аккумуляцией токсичных веществ и изменением характеристик грунтов; особенности рельефа могут менять условия освещенности, вызывать температурные перепады и т.д. Все это вызывает мозаичный характер размещения популяций гидробионтов. То есть при формировании специфического комплекса видов происходит извлечение из регионального пула (из всех воз-

можных видов [12]) наиболее приспособленных гидробионтов, которые проходят отбор через многоуровневую систему «ландшафтных фильтров» [9].

Среди немногих публикаций, посвященных проверке перечисленных предположений, в которых приводятся методики отбора и статистического анализа ключевых показателей, можно отметить работы по планктонным и донным сообществам рек Южной Африки и равнинной реки Арканзас в США [13, 14].

Целью настоящей статьи является анализ пространственной структурированности речных экосистем на примере сообществ донных организмов р. Уса – типичной равнинной реки лесостепной зоны Среднего Поволжья. Особое внимание уделяется использованию различных статистических методов, для чего вводится понятие «экологической последовательности», т.е. цепочки срезов состояния экосистемы по продольному профилю реки от верховий до эстуария (зона смешения вод р.Уса и Куйбышевского водохранилища).

Материалы и методики исследования

Река Уса берет начало на Волжско-Свияжском водоразделе недалеко от пос. Гремячий ($53^{\circ}26'32.2''$ с. ш., $48^{\circ}09'26.5''$ в. д.) и впадает в Усинский залив Куйбышевского водохранилища у северо-западной оконечности Жигулевских гор (рис. 1). Длина реки – 76 км, водосборная площадь – 2 240 км², максимальная глубина – 3 м, скорость течения – 0,7 м/с, прозрачность воды – от 40 до 60 см. Рельеф водосбора волнистый, местами пересечен крутыми и обрывистыми оврагами. Долина реки пойменная, шириной до 2,5–4 км. Склоны долины высотой 20–30 м пологие, супесчаные, открытые. Русло реки умеренно извилистое, слабо деформирующееся, зарастающее водной растительностью. Среднемесячная температура воды в реке в вегетационный период колеблется от 2,8°C в мае до 4,8°C в октябре, с максимальной температурой в июле 18,7°C.

Состояние экосистемы реки определяется особенностями водосборной площади, масштабом хозяйственного, бытового и сельскохозяйственного использования. Качество воды в реке оценивается как «загрязненная»: гидрохимический индекс загрязнения воды составляет 3,2; определяющий компонент загрязнения – железо [15].

Объект исследований – сообщества макрозообентоса, отдельные таксоны которых обладают признанными биоиндикационными свойствами и являются наиболее стабильными и разнообразными компонентами лотических экосистем [16]. Исходный материал получен по результатам обработки 85 гидробиологических проб, взятых в разные месяцы вегетационного периода 1989 г. и рекогносцировочных исследований в 2009, 2010, 2012, 2015 гг. на 9 станциях р. Уса с учетом участков, расположенных ниже и выше притоков Камышинская, Тереньгулька (см. рис. 1). Образцы макрозообентоса

собирали в рипали и медиали рек дночерпателем Экмана–Берджи по два подъема на станции или гидробиологическим скребком (длина ножа – 20 см, протягивание скребка – 0,5 м) с усреднением численности и биомассы. Грунт промывали через капроновое сито с размером ячеек 300–333 мкм. Фиксацию организмов и последующую камеральную обработку собранного материала проводили согласно общепринятым гидробиологическим методикам [17].

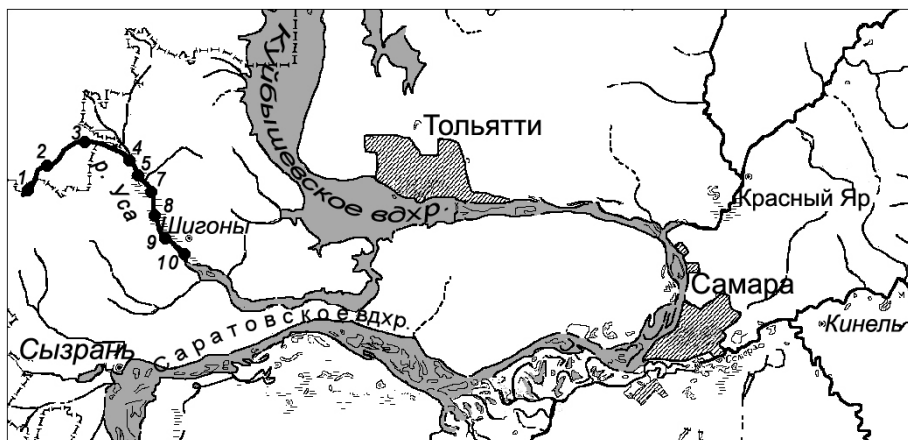


Рис 1. Расположение станций наблюдений на р. Уса
[Fig. 1. Location of observation sites along the Usa River]

При выполнении статистического анализа необходимо было выявить выраженность изменений гидробиологических показателей по продольному градиенту реки и дать оценку статистической значимости гипотезы о случайном характере пространственного распределения видов, а также определить характерные таксономические группы, определяющие продольную изменчивость бентосных сообществ. Кроме того, из числа наблюдаемых гидрологических, гидрохимических и геоморфологических факторов осуществлялся отбор наиболее существенных параметров среды, определяющих комплексный градиент.

Для проведения расчетов на основании выполненных проб отобрали 9 последовательных композиций сообществ, включающих 89 видов и таксонов донных организмов.

Экологическую последовательность интерпретировали как направленный ряд независимых величин $Y(r)$, принимающих случайные значения в дискретных срезах r продольного профиля реки. Для оценки статистической значимости распределения по градиенту проверялась гипотеза о стационарности анализируемой последовательности, в условиях которой математическое ожидание $m_Y(r)$, дисперсия $D_Y(r)$ и автоковариация остаются неизменными на всей траектории точек, а вариация экологических данных в ряду определяется случайной компонентой ϵ_r типа «белого шума». Проверка предположения о

нестационарности ряда, вызванного комбинацией случайного блуждания с закономерным линейным трендом $y_r = \alpha + \rho y_{r-1} + \mu r + \varepsilon_r$, осуществлялась с использованием теста Дики–Фуллера [18]. Для оценки нулевой гипотезы H_0 : $\rho = 1$, $\mu = 0$, состоящей в том, что ряд нестационарен, рассчитывали критерий $t = (\rho - 1)/s_y$, который сравнивали с табличными критическими значениями $t_{\text{крит}}$, полученными методом Монте-Карло. Если t -статистика незначима и соответствующее ей p -значение $> 0,05$, то принимали нулевую гипотезу, а ряд считали нестационарным. Таким способом проверяли наличие закономерностей изменения по течению реки в рядах показателей видового разнообразия и обилия отдельных таксономических групп макрозообентоса.

Для оценки скорости изменения видового богатства S_r в каждой точке пространства использовали среднее значение $\Delta S_r / \Delta x$, где Δx – величина шага наблюдений в единицах длины, времени или иных факторов среды [19]. Выполняли $(n - 1)$ шагов, продвигаясь от первого узла экологической последовательности к последнему, и рассчитывали число видов, появляющихся S_{+i} и исчезающих S_{-i} на каждом i -м шаге, а также интенсивность оборота видов $I_{si} = (S_{+i} + S_{-i})/2$. Среднее значение I_s в точности совпадает с формулой индекса видового β -разнообразия Уиттекера **вдоль анализируемого экологического градиента** [20].

Чтобы объективно судить, насколько статистически значима детерминированная тенденция в изменении структуры всего сообщества в целом вдоль продольного профиля реки, использовали метод случайного зондирования Пиелу [2, 21]. Результаты мониторинга представляли таблицей, в строках которой расположены $S = 87$ обнаруженных видов, в столбцах – $n = 9$ выделенных участков водотока, а в ячейки заносилась численность каждого вида. «Случайный зонд» (random skewer), проходящий сквозь эту $S \times n$ -мерную структуру, представлял собой произвольно ориентированный вектор со случайными координатами, на который проецируются экспериментальные точки. Процедуру «пронизывания данных зондом» проводили многократно (в частности, 500 раз), и каждый раз рассчитывали коэффициент ранговой корреляции τ Кендалла: если его значение близко к 1 (или -1), то некоторый многомерный «профиль» донного сообщества, определяемый направлением зонда, закономерно упорядочен по продольному градиенту водотока. Формировали частотное распределение значений τ , и если рассчитанный доверительный интервал не включал значение 0, то нулевая гипотеза о случайном распределении видов отклонялась.

Выделение характерных зон водотока и сопряженных с ними таксономических комплексов макрозообентоса проводилось с использованием многомерной ординации сообществ, которая заключается в оптимальном проецировании результатов гидробиологической съемки на плоскость с латентными осями S_1 и S_2 [22]. Исходную таблицу численностей таксонов предварительно преобразовывали с использованием χ^2 -трансформации [23], которая позволяет наиболее разумным образом учесть как удельное

влияние таксонов-доминантов с высокой популяционной плотностью, так и несомненную роль в сообществе комплекса редких видов. По формуле Брея–Кёртиса рассчитывалась матрица **D** расстояний между каждой парой станций реки в многомерном пространстве разнообразия таксонов бентоса.

Ординация сообществ осуществлялась с использованием алгоритма неметрического многомерного шкалирования (NMDS – nonmetric multidimensional scaling [24]). При этом находился минимум «стресса» Δ , который отражает степень искажения взаимных расстояний между станциями при сокращении исходного многомерного пространства до двумерной плоскости. Далее оценивались средневзвешенные координаты s_1 и s_2 отдельных таксонов макрозообентоса на NMDS-проекции, определяющие их положение по естественным градиентам, и строилась ординационная диаграмма.

В качестве факторов среды, объясняющих продольный экологический градиент, рассматривался комплекс показателей, описывающих гидрологию реки (ширина, скорость течения и т.д.), морфологию прилегающего рельефа и гидрохимический состав воды. Базовые геоморфологические величины (высота, площадь сбора, крутизна и освещенность склонов) рассчитывались по данным SRTM разрешения 90 м в точках, соответствующих станциям наблюдений [25].

Факторы среды использовались для интерпретации распределения композиций видов вдоль построенных дополнительных осей, которые добавлены к осям непрямой ординации. Расположение этих векторов на ординационной диаграмме определялось моделью множественной регрессии, в которой каждый фактор среды использовался как зависимая переменная, а координаты станций s_1 и s_2 – как независимые. Значимость предикторов модели проверялась пермутационной процедурой.

Все вычисления выполнялись с использованием статистической среды R v. 3.02 и пакета *vegan* [26].

Результаты исследования и обсуждение

Статистический анализ последовательностей гидробиологических показателей по продольному градиенту р. Уса с использованием теста Дики–Фуллера, представленный в табл. 1, показал, что наличие линейного тренда в сочетании со случайным распределением характерно для рядов общей биомассы макрозообентоса, индекса разнообразия Шеннона и численностей организмов таких таксонов, как поденки (семейство Baetidae), малощетинковые черви (семейство Tubificidae), личинки жуков (семейство Elmidae), личинки двукрылых семейств Limoniidae и Chironomidae (подсемейства Prodiamesinae и трибы Tanytarsini). Пространственное распределение остальных гидробиологических показателей трактуется как однородное (стационарное).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Результаты проверки гипотезы о нестационарности рядов гидробиологических показателей и численности отдельных таксонов макрозообентоса по продольному градиенту р. Уса с использованием теста Дики–Фуллера
[Results of testing the hypothesis of non-stationary nature of some hydrobiological parameters and the abundance of some macrozoobenthos taxa along the longitudinal gradient of the Usa River using the Dickey-Fuller test]

Наименование показателей [Parameters]	Среднее значение [Mean values]	t-критерий [t-test]	p-значение [p-values]
Общая численность макрозообентоса, экз./м ² [Total abundance of macrozoobenthos, ind/m ²]	2 088 ± 501	–6,04	< 0,01
Общая биомасса, г/м ² [Total biomass, g/m ²]	3,77 ± 0,878	–2,94	0,212
Индекс видового разнообразия Шеннона, биты/экз. [Shannon diversity index, bits/ind.]	2,06 ± 0,108	–0,861	0,941
Baetidae, экз./м ² [ind/m ²]	53,3 ± 32,6	–3,48	0,067
Elmidae, экз./м ² [ind/m ²]	45,5 ± 29,6	–2,96	0,209
Hydropsychidae, экз./м ² [ind/m ²]	24,4 ± 16,9	–38,3	0,01
Limoniidae, экз./м ² [ind/m ²]	107 ± ,54	–0,776	0,952
Tubificidae, экз./м ² [ind/m ²]	1 076 ± ,522	–1,79	0,652
Orthoclaadiinae, экз./м ² [ind/m ²]	153 ± ,60	–4,38	0,01
Prodiamesinae, экз./м ² [ind/m ²]	40 ± 22	–0,457	0,977
Tanypodinae, экз./м ² [ind/m ²]	142 ± ,66	–6,54	0,01
Chironomini, экз./м ² [ind/m ²]	143 ± ,50	–7,59	0,01
Tanytarsini, экз./м ² [ind/m ²]	186 ± ,108	–2,36	0,433

Нестационарность продольного распределения экологических последовательностей проявлялась по-разному. Характер изменения индекса разнообразия Шеннона и обилия некоторых основных таксономических групп по участкам реки представлен на рис. 2. Для удобства интерпретации графиков значения численностей групп были преобразованы путем приведения к χ^2 -дистанции [23] и построены сглаживающие аддитивные модели GAM [27]. Очевидно, что высокая численность Limoniidae наблюдается в верховьях реки, тогда как присутствие лимнофильных таксонов Tanypodinae и Tubificidae характерно для заиленных участков в среднем течении (ст. 5–8), а стационарность плотности реофильных представителей Orthoclaadiinae выражена ее периодическим трендом. Интересно, что к сходным результатам приходят авторы исследования, посвященного распределению органического вещества и бактериопланктона на разных биотопах в р. Енисей [28], что свидетельствует о возможной общей тенденции пространственного распределения биоты для большинства равнинных водотоков.

Особый интерес представляет анализ «скоростей» изменения таксономического состава, в ходе которого вычисляется количество таксонов, появляющихся и исчезающих по сравнению с предыдущим наблюдением. Например, на графике рис. 3, А в пробе бентоса после впадения притока в июне зарегистрировано 5 таксонов, ранее не отмеченных, и не выявлено 8 видов, характерных для майских проб, т.е. интенсивность «видооборота» I_s составляет 6,5. Среднее значение этого показателя для наблюдений по продоль-

ному профилю ($I_s = 10,3$, рис. 3, С) значительно превышает интенсивность сезонных изменений ($I_s = 5,3$, рис. 3, А), но уступает динамичности видового состава в процессе многолетней динамики на ст. 10 ($I_s = 12,4$, рис. 3, В). Однако нетрудно установить, что водоток в продольном направлении можно разделить на две зоны: верхнее течение (ст. 01–04) с высокой вариабельностью («турбулентностью») видовой структуры ($I_s = 14,6$) и нижнее течение (ст. 06–10), где таксономический состав макрозообентоса весьма стабилен ($I_s = 5,9$).

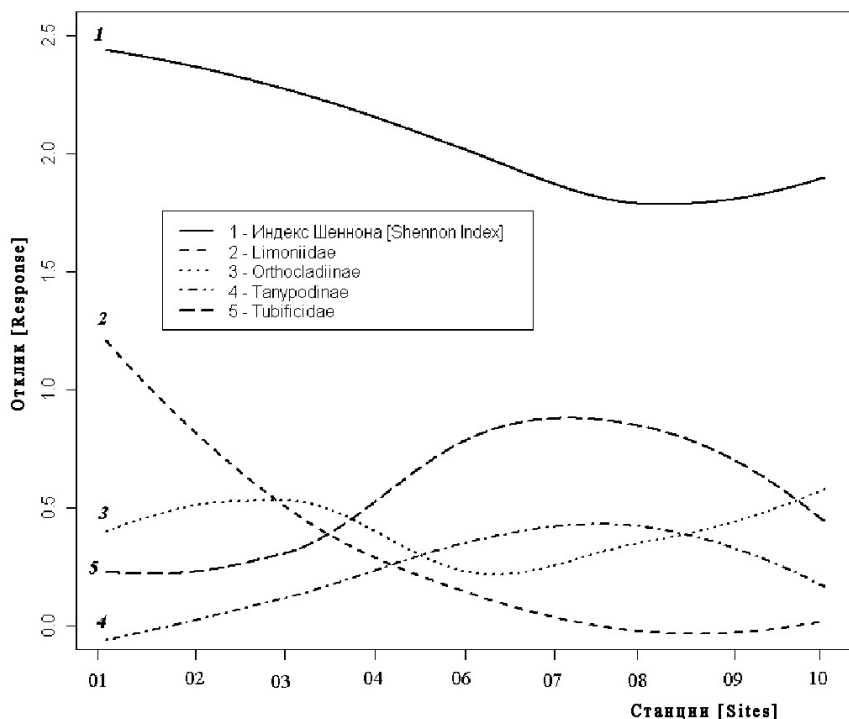


Рис. 2. Сглаженные модели распределения индекса разнообразия Шеннона и трансформированной численности отдельных основных

таксономических групп макрозообентоса по продольному градиенту р. Уса

[Fig. 2. The smoothed models of Shannon diversity index distribution and the transformed abundance of the major taxonomic groups of macrozoobenthos along the longitudinal gradient of the Usa river]

Представленные выше методы анализа использовались без проверки гипотезы об изменчивости донного сообщества. В дополнение с использованием теста случайного зондирования Пиелу вычислено среднее значение коэффициента ранговой корреляции $\tau = -0,051$ и оценены процентильным методом 95%-ные его доверительные интервалы от $-0,042$ до $-0,06$. Поскольку найденный доверительный интервал не включает значение 0, то делается вывод, что ориентация достаточно большого числа направлений случайного зонда совпадает с главными осями многомерного эллипсоида

«облака» точек всего массива эмпирических данных по численностям видов и таксонов. Тем самым можно отклонить гипотезу о случайном характере распределения видов по продольному профилю реки.

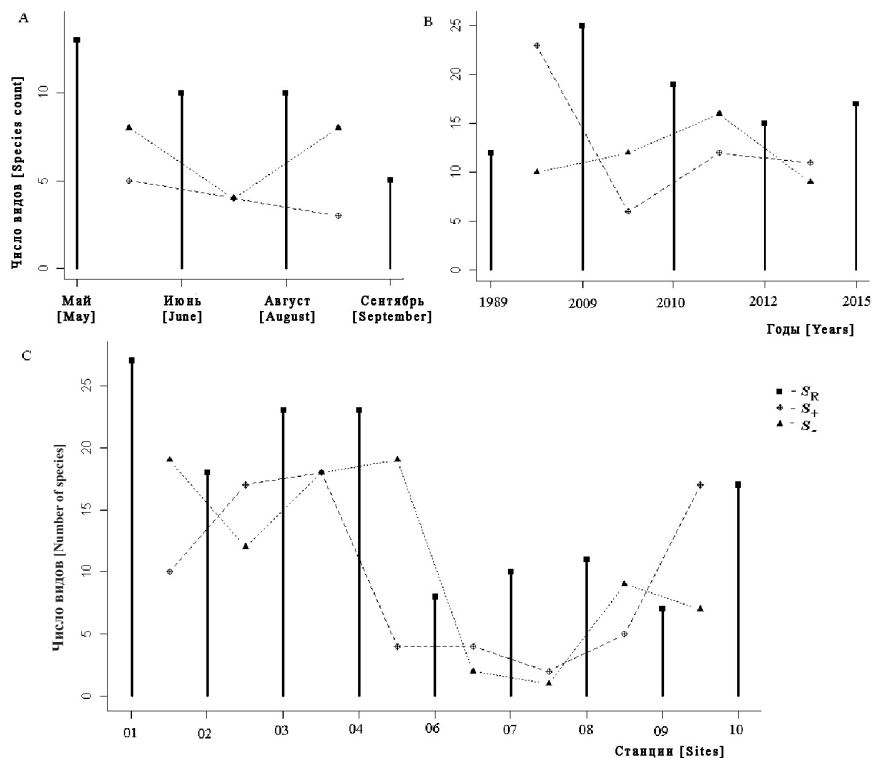


Рис. 3. Сезонная (A), многолетняя (B) и пространственная (C) изменчивость видового богатства сообществ макрозообентоса на р. Уса; S_R – наблюдаемое число видов, S_+ – появляется и S_- – исчезает видов при переходе к следующему наблюдению [Fig. 3. Seasonal (A), long-term (B) and spatial (C) variability of species richness of macrozoobenthos communities in the Usa River; S_R - Observable number of species, S_+ - Species which appear and S_- - Species which disappear during transition to the following observation]

Ординационная диаграмма в латентных осях S_1 – S_2 на рис. 4, A, выполненная методом многомерного неметрического шкалирования, позволяет выделить две характерные группы станций в верхнем (ст. 01–04) и среднем (ст. 06–08) течении реки. Например, в верхнем течении сообщество макрозообентоса формируется в значительной степени случайно, с преобладанием механизмов нейтральной теории, т.е. «организмы всех видов обладают экологической идентичностью и имеют равную вероятность выжить, размножиться и заселить новое местообитание» [29]. Вследствие этого таксономический состав на биотопически разнородных станциях верхнего течения существенно различается.

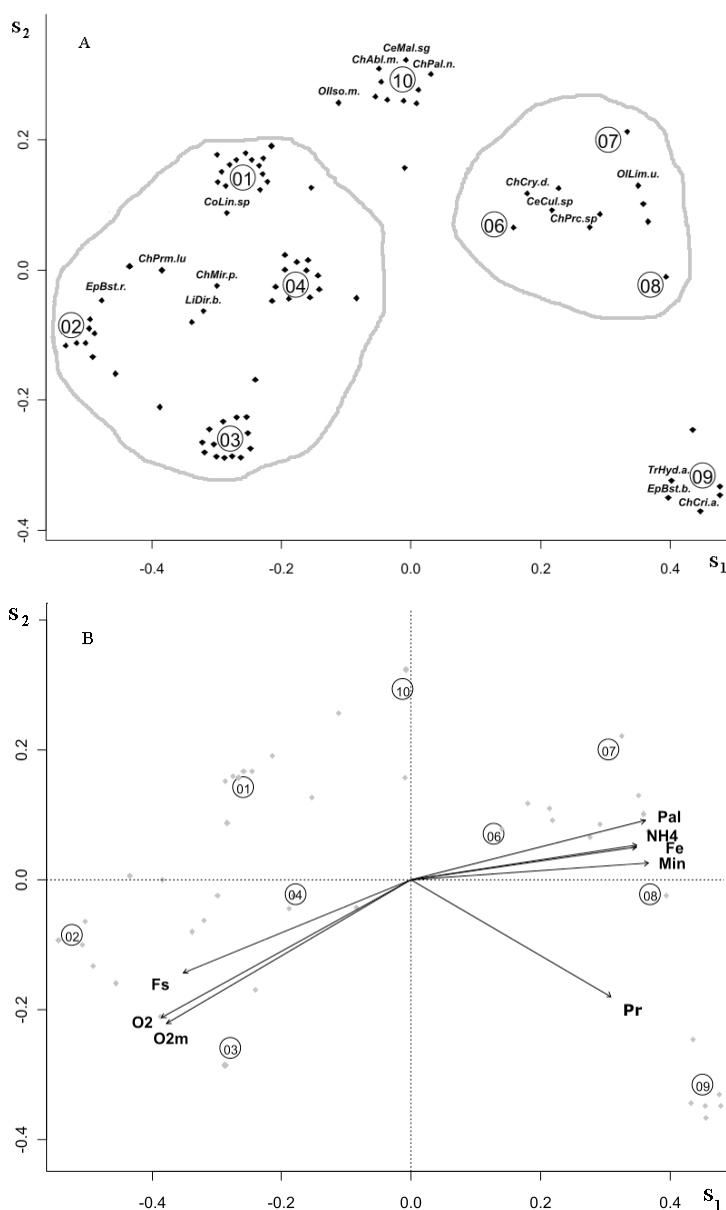


Рис. 4. Ординационные диаграммы в осях S_1 - S_2 многомерного неметрического шкалирования, отражающие группировку видов / станций (А) и направление градиентов физических факторов (В); расшифровка аббревиатур видов дана в тексте, показателей среды – в табл. 2

[Fig. 4. Ordination diagrams in axes S_1 - S_2 of nonmetric multidimensional scaling, defining grouping of species/sites (A) and the direction of gradients of physical factors (B); decoding of species abbreviation is given in the text, and that of environmental factors is in Table 2]

С группировкой станций тесно связано положение видов бентоса на диаграмме, которое определяется средневзвешенными координатами нескольких его возможных местообитаний. Выделены виды и таксоны, которые являются индикаторами участков: в верхнем течении – *Baetis rhodani* (EpBst.r.), *Dicranota bimaculata* (LiDir.b.), *Micropsectra* gr. *praecox* (ChMir.p.), *Parametriocnemus lundbecki* (ChPrm.lu), *Limnius* sp. (CoLin.sp), в среднем течении – *Culicoides* sp. (CeCul.sp), *Cryptochironomus* gr. *defectus* (ChCry.d.), *Procladius* sp. (ChPrc.sp), *Limnodrilus udekemianus* (OlLim.u.). Происходит активный обмен видами, возможно, вследствие прямого и обратного дрейфа, обусловленного впадением притока и заселением видами из рефугиумов. Таксономическая структура последовательности сообществ в своей периферической части перекрывается, и поэтому велика доля общих видов, что соответствует теории речного континуума.

Станция 09 в нижнем течении реки характеризуется низким видовым богатством бентоса с преобладанием личинок хирономид, поденок и ручейников: *Cricotopus* gr. *algarum* (ChCri.a.), *Baetis* gr. *fuscatus* (EpBst.b.), *Hydropsyche angustipennis* (TrHyd.a.). Особенность условий участка в зоне подпора водами Куйбышевского водохранилища (ст. 10) проявляется в доминировании как лимнофильных, так и реофильных видов: *Mallochohelea setigera* (CeMal.sg), *Ablabesmyia monilis* (ChAbl.m.), *Paralauterborniella nigrohalteralis* (ChPal.n.), *Isohaetides michaelsoni* (Ollso.m.). В устьевом участке (ст. 09, 10) при кумулятивном воздействии внешних факторов среды в составе донных сообществ характерными становятся виды и таксоны речных вод и Куйбышевского водохранилища. Континуальность сообщества нарушается, уступая место явлению «изолированной мозаичности» [30].

Для проведения на диаграмме дополнительных осей физических градиентов, отражающих характер и силу влияния каждого показателя, рассчитывались коэффициенты корреляции между изученными факторами среды и осями S_1 – S_2 видовой структуры (табл. 2). Установлена (на 5%-ном уровне значимости) изменчивость видового состава макрозообентоса, связанная со скоростью течения реки (**Fs**), насыщением кислородом (**O₂** и **O_{2m}**) и концентрацией фосфатов (**Pal**), а на 10%-ном уровне значимости – с прозрачностью (**Pr**), минерализацией воды (**Min**), содержанием железа (**Fe**) и аммонийного азота (**NH₄**).

Проведенные на рис. 4, В дополнительные оси абиотических факторов образуют с проекциями биотических объектов единый корреляционный комплекс: если провести вектор, например, из точки ст. 09 к началу координат, то косинус угла между ним и осью прозрачности (**Pr**) равен коэффициенту их корреляции и близок к 1. Это позволяет дать частное объяснение причин изменчивости видового состава на ст. 01 и 09 (для ст. 01 корреляция с прозрачностью воды также высока, но имеет обратный знак).

Именно прозрачностью и, отчасти, содержанием кислорода объясняется вариация точек относительно второй главной оси S_2 . Поскольку остальные

стрелки факторных нагрузок на рис. 4, *B* примерно близки по направлению и длине, то можно сделать вывод, что абиотические показатели, определяющие продольный градиент в реке, образуют взаимосвязанный мультиколлинеарный комплекс.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Оценка значимости связи отдельных факторов среды
с ординационной структурой видов макрозообентоса**
[Significance of ordination structure connection of individual environmental
factors with the ordination structure of macrozoobenthos species]

Наименование показателей [Parameters]	Среднее значение [Mean values]	Коэффициенты корреляции [Correlation coefficients]			<i>p</i> -значение [<i>p</i> -values]
		с осью [axis] S_1	с осью [axis] S_2	общий квадрат [total square] R^2	
Расстояние до устья, км [Distance to the mouth, km] (L)	39,17 ± 7,7	−0,926	−0,377	0,465	0,151
Течение, м/с [Flow, km/s] (Fs)	0,279 ± 0,079	−0,926	−0,376	0,679	0,03
Ширина, м [Width, m] (Bs)	12,89 ± 1,829	0,995	0,097	0,483	0,127
Прозрачность, см [Transparency, cm] (Pr)	43,89 ± 6,81	0,864	−0,503	0,598	0,064
Высота, м [Elevation, m] (Z)	78,82 ± 10,9	−0,989	0,150	0,428	0,183
Площадь водосбора (преобразована) [Watershed area, m ²] (MCA)	0,994 ± 0,005	1,000	−0,006	0,502	0,12
Освещенность склонов, % [Relative slope insolation, %] (Fsc)	57,4 ± 0,46	−0,986	0,168	0,114	0,733
Крутизна склонов, град. [Slope steepness, degrees] (GA)	0,829 ± 0,294	−0,547	0,837	0,438	0,168
pH дна [Bottom pH] (pH)	8,181 ± 0,038	0,317	−0,948	0,254	0,412
Кислород дна, % [Bottom oxygen] (O₂)	78,26 ± 5,68	−0,876	−0,482	0,909	0,003
Кислород дна, мг/л [Bottom oxygen, mg/l] (O₂m)	6,836 ± 0,573	−0,862	−0,507	0,900	0,002
Фосфор общий, мг/л [Total Phosphorus, mg/l] (Pal)	0,412 ± 0,118	0,969	0,245	0,652	0,045
Азот аммонийный, мг/л [Ammonium Nitrogen, mg/l] (NH₄)	0,176 ± 0,049	0,988	0,152	0,583	0,077
Азот нитратный, мг/л [Nitrat Nitrogen, mg/l] (NO₃)	0,268 ± 0,122	0,927	0,374	0,279	0,389
Азот нитритный, мг/л [Nitrat Nitrogen, mg/l] (NO₂)	0,023 ± 0,004	0,999	0,036	0,360	0,257
Железо, мг/л [Iron, mg/l] (Fe)	0,391 ± 0,081	0,990	0,142	0,577	0,076
Минерализация, мг/л [Mineralization, mg/l] (Min)	262 ± 33,5	0,998	0,070	0,633	0,06
Нефтепродукты, мг/л [Oil products, mg/l] (Oil)	0,041 ± 0,01	0,936	−0,353	0,287	0,38

Заключение

Пространственное распределение видов в сообществах макрозообентоса экосистемы р. Уса объясняется механизмами сложного объединения трех концепций: «нейтрального» водотока, речного континуума и «мозаики пятен». Видовой состав на каждом из участков реки специфичен и формируется в соответствии с совокупностью особенностей экологических условий, связанных с действующими природными и антропогенными факторами. С использованием многомерного неметрического шкалирования осуществлено построение ординационных диаграмм видов и выполнено выделение ценозов, соответствующих характерным зонам водотока в условиях гидролого-гидрохимических факторов, определяющих комплексный градиент среды.

Авторы благодарят с.н.с., д-ра биол. наук П.А. Шарого (лаборатория физико-химии почв Института физико-химических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия) за помощь в расчете геоморфометрических величин.

Литература

1. Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // Ecology Letters. 2005. Vol. 8. PP. 993–1009.
2. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб. : Наука, 2013. 342 с.
3. Perry J.A., Schaeffer D.J. The longitudinal distributions of or riverine benthos: a river discontinuum? // Hydrobiologia. 1987. № 148. PP. 257–268.
4. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 5. С. 530–540.
5. Montgomery D.R. Process domains and the river continuum concept // J. American Water Resources Association. 1999. Vol. 35. PP. 397–410.
6. Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. 1995. № 3. С. 51–61.
7. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. The river continuum concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. Vol. 37. PP. 130–137.
8. Chase J.M., Leibold M.A. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. Chicago : The University of Chicago Press, 2003. 221 p.
9. Poff N.L. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology // J. North Am. Benthol. Soc. 1997. № 16. PP. 391–409.
10. Webster J.R. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve // J. North Am. Benthol. Soc. 2007. № 26. PP. 375–389.
11. Hirzel A.H., Le Lay G. Habitat suitability modelling and niche theory // J. Appl. Ecol. 2008. № 45. PP. 1372–1381.
12. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти : Кассандра, 2012. 257 с.
13. Dalu T., Froneman W., Richoux N. Phytoplankton community diversity along a river-estuary continuum // Transactions of the Royal Society of South Africa. 2014. № 6. PP. 1–10.

14. Ruse L.P., Herrmann S.J., Sublette J.E. Chironomidae (Diptera) species distribution related to environmental characteristics of the metal-polluted Arkansas River, Colorado // *Western North American Naturalist*. 2000. Vol. 60, № 1. PP. 34–56.
15. Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы / под ред. Г.С. Розенберга и С.В. Саксонова. Самара : Самарский научный центр РАН, 2007. 200 с.
16. Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги: (атлас). Тольятти : Кассандра, 2011. 258 с.
17. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция / под ред. Г.Г. Винберга и Г.М. Лаврентьевой. Л. : ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1983. 51 с.
18. Dickey D.A., Fuller W.A. Distribution of the estimators for autoregressive time series with a unit root // *J. American Statistical Association*. 1979. Vol. 74. PP. 427–431.
19. Дыренков С.А., Акатов В.В. Экологическое пространство второго порядка: скорости изменений функций отклика на градиенте экологических факторов // *Экология*. 1990. Т. 21, № 3. С. 13–21.
20. Wilson M.V., Shmida A. Measuring beta diversity with presence-absence data // *J. Ecol.* 1984. Vol. 72. PP. 1055–1064.
21. Pielou E.C. Probing multivariate data with random skewers: a preliminary to direct gradient analysts // *Oikos*. 1984. Vol. 42. PP. 161–165.
22. Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F., van Tongeren O.F.R. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Wageningen : Pudoc, 1987. 299 p. [Пер. с англ.: Джонгман Р.Г.Г., тер Браак С.Дж.Ф., ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М. : РАСХН, 1999. 306 с.].
23. Legendre P., Legendre L. *Numerical Ecology*. Amsterdam : Elsevier Sci. BV, 2012. 1006 p.
24. McCune B., Grace J.B., Urban D.L. *Analysis of Ecological Communities*. Gleneden Beach, OR : MjM Software, 2002. 285 p.
25. Шарый П.А., Пинский Д.Л. Статистическая оценка связи пространственной изменчивости содержания органического углерода в серой лесной почве с плотностью, концентрацией металлов и рельефом // *Почвоведение*. 2013. № 11. С. 1344–1356.
26. Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R. et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-2. 2011. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan> (accessed: 24.07.2017).
27. Wood S.N. *Generalized Additive Models: an Introduction with R*. Boca Raton, FL : Chapman & Hall/CRC, 2006. 410 p.
28. Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakova A.A. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? // *Limnol. Oceanogr.* 2015. Vol. 60. PP. 1314–1331.
29. Hubbell S.P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Univ. Press, 2001. 448 p.
30. Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. North Amer. Benthological Soc.* 1989. Vol. 8. PP. 36–50.

*Поступила в редакцию 25.08.2017 г.;
принята 19.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Зинченко Татьяна Дмитриевна – д-р биол. наук, профессор, заведующая лабораторией экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

E-mail: tdz@mail333.com

Головатюк Лариса Владимировна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

E-mail: gollarisa@mail.ru

Шитиков Владимир Кириллович – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

E-mail: stok1946@gmail.com

For citation: Zinchenko TD, Shitikov VK, Golovatyuk LV. Spatial distribution features of bottom communities of a plain river in the Middle Volga river basin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:163-180. doi: 10.17223/19988591/40/10
In Russian, English Summary

Tatiana D. Zinchenko, Vladimir K. Shitikov, Larisa V. Golovatyuk

Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, Russian Federation

Spatial distribution features of bottom communities of a plain river in the Middle Volga river basin

Spatial distribution of hydrobiont communities depends on heterogeneous environmental conditions and is accompanied by formation of their specific determined patterns. For lotic ecosystems, various theories are devoted to their generalization: river continuum, flow neutrality, patch dynamics, ecological niches, landscape filters, etc. The aim of this work was to consider structural variability patterns of bottom communities at different sites of the water flow using the example of the Usa river - a typical plain river in the Middle Volga river basin discharging into the Kuybyshev water reservoir at the northwest extremity of the Zhiguli mountains (See Fig. 1). We used statistical methods to assess whether the listed theoretical constructions are applicable to explain the variation of the observed data.

We carried out hydrobiological sampling during several years at 9 sites of the river, determined species composition, and estimated the number and biomass of 89 species (taxa) of macrozoobenthos. With the use of the Dickey-Fuller test, the hypothesis of the non-stationary character of the majority of population density series of the main taxonomic groups and generalized hydrobiological parameters and the existence of regular trends concerning the sequence of sites is confirmed (See Table 1). With the use of the Pielou's method of random skewers, statistical significance of the determined tendency in changing the structure of the entire community as a whole along the longitudinal gradient of the river is shown. We made a comparative analysis of rates of species richness change and estimated the beta-diversity for seasonal, long-term and spatial variants of combining observations (See Fig. 3). Using nonmetric multidimensional scaling, we constructed ordination diagrams of species and separated site groups corresponding to the characteristic zones of the watercourse (See Fig. 4). From the set of hydrological, hydrochemical and geomorphological environmental factors, we selected the most significant parameters defining the complex gradient of the river (oxygen saturation, flow velocity, and the phosphorus content (See Table 2).

We showed that macrozoobenthos spatial distribution in the Usa River ecosystem is explained by the mechanisms of complex combination of all three concepts: "neutral pipe", "river continuum" and "patch mosaic". In the upper course, there is a high turnover of species and a considerable difference in taxonomic structure of bottom communities among sites, which is characteristic of neutral pipe. In the middle reaches, the balance of primary production is stabilised and there is an active exchange of species owing to direct and reverse drift. The taxonomic structure of biocenoses sequence in

its peripheral part is strongly blocked and, consequently, a share of common species is great, which corresponds to the theory of the river continuum. In the lower reaches and estuary, the impact of external environmental factors becomes critical, and migration of species with waters from the Kuybyshev water reservoir is great, therefore a specific benthos structure is characteristic of “isolated zones”.

The article contains 4 Figures, 2 Tables and 30 References.

Key words: Macrozoobenthos communities; species richness; statistical hypotheses; multidimensional ordination.

Funding: The research was partially supported by the Russian Federal Property Fund Grants No 17-44-630197 “Ecosystem diversity of plain rivers of the Middle Volga river basin under current climate change and anthropogenic impact” and № 15-04-03341 “Features of hydrological, hydrochemical, hydrobiological characteristics and functioning of plain rivers of different landscape zones in the Middle and Lower Volga river basin and their changes under the influence of watershed aridization processes”.

Acknowledgment: We thank Petr A. Shary, Dr.Sci. (Biol.) (Laboratory of Physical Chemistry of Soils, Federal State Budgetary Institution of Science Institute of Physical and Chemical Problems of Soil Science, RAS, Pushchino, Russia) for assistance in calculating geomorphometric values.

References

1. Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. 2005;8:993-1009. doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x)
2. Alimov AF, Bogatov VV, Golubkov SM. Produktionnaya gidrobiologiya [Production hydrobiology]. Saint Petersburg: Nauka Publ.; 2013. 343 p. In Russian
3. Perry JA, Schaeffer DJ. The longitudinal distributions of or riverine benthos: a river discontinuum? *Hydrobiologia*. 1987;148:257-268. doi: [10.1007/BF00017528](https://doi.org/10.1007/BF00017528)
4. Shitikov VK, Zinchenko TD. Statistical analysis of structural variations of benthic communities and testing the hypothesis of river continuum. *Water Resources*. 2014;41(5):543-552. doi: [10.1134/S0097807814050121](https://doi.org/10.1134/S0097807814050121)
5. Montgomery DR. Process domains and the river continuum. *J. American Water Resources Association*. 1999;35:397-410. doi: [10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1999.tb03598.x)
6. Bogatov VV. Kombinirovannaya kontseptsiya funktsionirovaniya rechnykh ekosistem [The combined concept of river ecosystem functioning]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk*. 1995;3:51-61. In Russian
7. Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980;37:130-137. doi: [10.1139/f80-017](https://doi.org/10.1139/f80-017)
8. Chase JM, Leibold MA. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. Chicago, USA: The University of Chicago Press; 2003. 221 p.
9. Poff NL. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *J North Am Benthol Soc*. 1997;16:391-409.
10. Webster JR. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve. *J North Am Benthol Soc*. 2007;26:375-389. doi: [10.1899/06-095.1](https://doi.org/10.1899/06-095.1)
11. Hirzel AH, Le Lay G. Habitat suitability modelling and niche theory. *J Appl Ecol*. 2008;45:1372-1381. doi: [10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x)
12. Shitikov VK, Zinchenko TD, Rozenberg GS. Makroekologiya rechnykh soobshchestv: kontseptsii, metody, modeli. [Macroecology of river communities: concepts, methods, and models]. Togliatti: Kassandra Publ.; 2012. 257 p. In Russian

13. Dalu T, Froneman W, Richoux N. Phytoplankton community diversity along a river-estuary continuum. *Transactions of the Royal Society of South Africa*. 2014;69:107-116. doi: [10.1080/0035919X.2014.930074](https://doi.org/10.1080/0035919X.2014.930074)
14. Ruse LP, Herrmann SJ, Sublette JE. Chironomidae (Diptera) species distribution related to environmental characteristics of the metal-polluted Arkansas River, Colorado. *Western North American Naturalist*. 2000;60(1):34-56. Available at: <https://scholarsarchive.byu.edu/wnan/vol60/iss1/4> (accessed 15.08.2017)
15. Golubaya kniga Samarskoy oblasti: Redkiye i okhranyayemyye gidrobiotsenozy [The Blue Book of Samara oblast: Rare and protected hydrobiocenoses]. Rozenberg GS and Saksonov SV, editors. Samara: Samarskiy nauchnyy tsentr RAN; 2007. 200 p. In Russian
16. Zinchenko TD. Ekologo-faunisticheskaya kharakteristika khironomid (Diptera, Chironomidae) malykh rek basseyna Sredney i Nizhney Volgi (Atlas) [Ecological and faunal review of chironomids (Diptera, Chironomidae) of small rivers in the Middle and Low Volga basin (Atlas)]. Togliatti: Kassandra Publ.; 2011. 258 p. In Russian
17. Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyemakh. Zoobentos i ego produktsiya [Methodical recommendations on collecting and processing materials in hydrobiological studies in fresh water bodies. Zoobenthos and its production]. Vinberg GG and Labrentyeva GM, editors. Leningrad: GosNIORH. ZIN AN SSSR; 1983. 51 p. In Russian
18. Dickey DA, Fuller WA. Distribution of the estimators for autoregressive time series with a unit root. *J American Statistical Association*. 1979;74:427-431. doi: [10.2307/2286348](https://doi.org/10.2307/2286348)
19. Direnkov SA, Akatov VV. Ekologicheskoye prostranstvo vtorogo poriyadka: skorosti izmeneniy funktsiy otklika na gradiyente ekologicheskikh faktorov [Ecological space of the second order: the change rate of the response function along the gradient of environmental factors]. *Ekologia*. 1990;21(3):13-21. In Russian
20. Wilson MV, Shmida A. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J Ecol*. 1984;72:1055-1064. Available at: <http://www.bio.huji.ac.il/upload/E036-C%20%20Measuring%20beta%20diversity.pdf> (accessed 15.08.2017)
21. Pielou EC. Probing multivariate data with random skewers: a preliminary to direct gradient analysts. *Oikos*. 1984;42:161-165. doi: [10.2307/3544788](https://doi.org/10.2307/3544788)
22. Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR. Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen (The Netherlands): Pudoc Publ.; 1987. 299 p. Available at: <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/fulltext/248017> (accessed 15.08.2017)
23. Legendre P, Legendre L. Numerical Ecology. Vol. 24. 3rd ed. (Developments in Environmental Modelling). Amsterdam: Elsevier Sci. BV; 2012. 1006 p.
24. McCune B, Grace JB., Urban DL. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach (Oregon): MjM Software; 2002. 285 p.
25. Shary PA, Pinskiy DL. Statistical evaluation of the relationships between spatial variability in the organic carbon content in gray forest soils, soil density, concentrations of heavy metals, and topography. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(11):1076-1087. doi: [10.1134/S1064229313090044](https://doi.org/10.1134/S1064229313090044)
26. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R. et al. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-2. 2011. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan> (accessed 24.07.2017)
27. Wood SN. Generalized Additive Models: An introduction with R. Boca Raton, Florida: Chapman & Hall/CRC; 2006. 410 p.
28. Gladyshev MI, Kolmakova OV, Tolomeev AP, Anishchenko OV, Makhutova ON, Kolmakova AA. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? *Limnol. Oceanogr*. 2015;60:1314-1331. doi: [10.1002/lno.10097](https://doi.org/10.1002/lno.10097)
29. Hubbell SP. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Univ. Press; 2001. 448 p.

30. Townsend CR. The patch dynamics concept of stream community ecology. *J North Amer Benthol Soc.* 1989;8:36-50.

Received 25 August 2017;

Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Zinchenko Tatiana D, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory of Ecology of Small Rivers, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, 10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russian Federation.

E-mail: tdz@mail333.com

Golovatyuk Larisa V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Ecology of Small Rivers, 10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russian Federation.

E-mail: gollarisa@mail.ru

Shitikov Vladimir K, Dr.Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Ecology of Small Rivers, 10 Komzina Str., Togliatti 445003, Russian Federation.

E-mail: stok1946@gmail.com

УДК 630*114.521.6/.7:551.3(235.222)

doi: 10.17223/19988591/40/11

С.А. Николаева, М.Н. Белова (Диркс)

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

Фитоценотическая оценка местообитаний в местах схода селей и лавин в верховьях р. Актру

В верховьях р. Актру (Горный Алтай) проведена фитоценотическая оценка местообитаний растительности в местах схода лавин и селей. Установлено, что состав растительных сообществ (экологические группы, жизненные формы) и характеристики их экотопов (увлажнение, трофность, аэрируемость и холодность субстрата) наиболее сильно зависят от высотного пояса (лесной пояс или лесотундровый экотон) и в меньшей мере – от геоморфологических особенностей участков склона. Увеличение частоты и / или мощности лавин и селей приводит к (1) исчезновению древесного яруса, снижению покрытия мохового, увеличению покрытия кустарникового яруса (зона аккумуляции лавины), (2) снижению проективного покрытия всех нижних ярусов (зона транзита селя), (3) увеличению участия (по количеству и / или покрытию) отдельных экологических групп растений в составе сообществ: психрофитов, мезогигрофитов, гигрофитов и отчасти петрофитов, (4) локальным изменениям параметров среды. Ряд участков по степени воздействия геоморфологических факторов на экосистемы следующий: ненарушенные – селевые (зона аккумуляции) – лавинные (зона аккумуляции) – селевые (зона транзита).

Ключевые слова: лавинный комплекс; селевой бассейн; растительность; экологические шкалы; экологические группы; жизненные формы; экотоп; Алтай.

Введение

Характерными для гор природными процессами являются рельефообразующие, или геоморфологические, – сели, лавины, обвалы и т.п. [1–2]. Климатические изменения, выражающиеся в увеличении температур воздуха и более интенсивном выпадении ливневых осадков, способствуют усилению этих процессов в высокогорьях [3–5]. Согласно прогнозам [4–5], горы Алтая являются одной из территорий, где произойдет усиление их активности в первой четверти XXI в. Геоморфологические процессы изменяют организацию растительных сообществ, внешний вид и особенности роста их отдельных компонентов. У верхней границы леса на них в первую очередь реагируют деревья. На особенностях реакции видов, популяций и сообществ растений на внешние воздействия основаны методы фитоиндика-

ции факторов среды. Для определения времени наступления того или иного геоморфологического события в прошлом наиболее перспективным оказался дендрохронологический подход. Для оценки экологических условий территории, подвергающейся таким воздействиям, используется фитоценотический подход, который позволяет сравнительно быстро проводить такую оценку [1–2, 6].

Реакция растительности на геоморфологические процессы многообразна и зависит от типа, интенсивности и продолжительности воздействия этих событий, а также от параметров среды, накладывающихся на действующий процесс: метеофакторы, субстрат и т.п. [1–2, 7]. Исследования, в которых рассматриваются отдельные аспекты пространственного и / или временного изменения состава и структуры растительности под воздействием схода селей [8–11], лавин [11–14], проводились в разных горных системах с разнообразными условиями существования растительности. На основе этих работ можно сделать вывод, что основными факторами, влияющими на состав и структуру растительности, являются экологические нарушения, вызванные геоморфологическими событиями, рельеф, эдафические условия и стадии сукцессии. Причем влияние изучаемого геоморфологического фактора нередко сильно затушевывается изменениями остальных, а сами изменения растительности имеют региональный и даже локальный характер.

Для местообитаний, подвергающихся частым внешним воздействиям в горах, характерны специфические экологические условия [1, 7]. Для оценки последних разработаны фитоценотические методы, включающие разнообразные показатели, например индикаторные группы растений (экологические группы), экологические шкалы (шкалы Л.Г. Раменского и др.) и «биологические флоры» (жизненная форма, тип биоморфологической структуры подземных органов) и т.п. [2]. Так, фенологические аспекты растительности и экологические группы растений в нижних частях безлесных склонов использовались как индикаторы схода лавин и образования снежников [15], состав жизненных форм растений – для оценки относительной частоты схода лавин [6, 12, 14], а шкалы Е. Ландольта [13], Г. Эленберга [16] и экологические группы растений [14] – для оценки экологических условий местообитаний. Эти методы чаще всего используются для оценки параметров местообитаний в условиях равнинных территорий, но в горах и особенно на участках склонов, подвергающихся вышеупомянутым воздействиям, – еще недостаточно. Хотя они позволяют достаточно надежно оценивать частоту и мощность геоморфологических событий, и степень преобразования среды.

Верховья р. Актру (северный макросклон Северо-Чуйского хребта, Центральный Алтай), где находится базовый экологический полигон Института мониторинга климатических и экологических систем (ИМКЭС) СО РАН по выявлению региональных особенностей реакции экосистем на изменения среды и климата, характеризуются высокой активностью и значительной мощностью вышеперечисленных геоморфологических процессов. Здесь

выделено 37 крупных осыпей, 51 лавинный и 17 селевых очагов [5, 17–18], регулярные наблюдения за которыми, как и в целом по Алтаю, отсутствуют. Цель исследования – фитоценотическая оценка местообитаний в местах схода селей и лавин в верховьях р. Актру.

Материалы и методики исследования

Верховья р. Актру находятся в пределах одноименного горно-ледникового бассейна общей площадью около 40 км² и характеризуются значительными абсолютными высотами (максимальная 4 070 м), расположением хребта на пути влагонасыщенных воздушных масс, большим массивом оледенения. Склоны долины сложены горными породами, достаточно быстро разрушающимися и дающими большое количество обломков. В морфологическом плане долина р. Актру имеет выраженную асимметрию. Правый склон долины (западно-северо-западный) – крутой (от 40–45 до 70°), где лавины сходят относительно часто. Левый (восточно-юго-восточный) склон – более пологий (от 15–20 до 25–40°), здесь крупные лавины сходят относительно редко [17–19]. Климат района, по данным ГМС Актру (50°04' с. ш.; 87°45' в. д.; 2 150 м над ур. м.) за 1958–1994 гг., характеризуется низкими зимними (–17,2...18,6°С в декабре–феврале) и летними (7,7...9,6°С в июне–августе) температурами воздуха и годовым количеством осадков около 550 мм.

Объект исследования – растительные сообщества, расположенные в селевом бассейне и лавинном комплексе по левому склону долины р. Актру в непосредственной близости от географической станции Национального исследовательского Томского государственного университета.

В обследованных лавинном комплексе и селевом бассейне выделяется три зоны: зарождения (очаг), транзита (лоток) и аккумуляции (конус выноса). Их очаги находятся на высоте 2 500–3 000 и 3 000 м над ур. м., конусы выноса – 2 150–2 270 и 2 150–2 170 м, а площади последних составляют 86 и 9,3 тыс. м² соответственно. Врез селевого русла в делювиальные отложения склона имеет глубину 0,8–1,8 м и ширину до 3 м [19]. В селевом конусе выноса микрорельеф имеет два типа элементов: (1) русла временных водотоков, по которым в настоящее время идет основной поток весенних и дождевых вод, и (2) более или менее вытянутые валы отложений обломочного материала около стволов деревьев.

Обследованные участки растительности охватывают верхнюю часть лесного пояса и нижнюю часть лесотундрового экотона, где границу леса образуют *Pinus sibirica* Du Tour и *Larix sibirica* Ledeb. Геоботанические описания растительности сделаны по методике А.А. Корчагина [20] в 2015 г. Учетные площадки под пологом леса имели площадь 625 м² (25 × 25 м), в остальных (нелесные сообщества или фрагменты лесных) случаях – 100–150 м². Растительность представлена: 1) растительными сообществами, 2) фрагментами одного лесного сообщества, расположенными на разных элементах

микрорельефа конуса выноса селя и 3) группировками растений на участках с разреженным напочвенным покровом (далее по тексту – сообщества). Большая часть материала собрана в зоне аккумуляции одного лавинного комплекса (описания (оп.) № 1–12, 15, 19–22), в нижней части зоны транзита (оп. № 13а, 13б, 17, 23) и в зоне аккумуляции (оп. № 14, 24–28) одного селевого бассейна. Дополнительно привлекался материал из соседнего, расположенного ниже по долине, лавинного комплекса (оп. № 1/2, 2/2). Ненарушенные участки (контроль) кедровников лесного пояса расположены на левом (оп. № 5К, 16, 11К) и правом (оп. № 8К, 10К) склонах долины, кедровых сообществ (оп. № 30а, 30б, 18) и луга (оп. № 29) экотона – на левом склоне.

На основе геоботанических описаний сообществ определены увлажнение и трофность экотопов по экологическим шкалам [21]. При этом статус описания рассчитывали методом взвешенного усреднения с учетом амплитуд толерантности видов. Проведена опосредованная ординация сообществ по фитоиндикационным статусам. Дан сравнительный анализ списков видов сосудистых растений и мхов по экологическим группам с использованием данных А.В. Куминовой [22] с дополнениями [23–24] и группам жизненных форм по И.Г. Серебрякову [20]. Названия видов сосудистых растений даны в основном по «Определителю...» [25], мхов – по М.С. Игнатову, Е.А. Игнатовой [26]. Данные обработаны с помощью пакетов программ IBIS [27] и StatSoft STATISTICA 5.5. Выборки, для которых приведены средние и их ошибки, имеют распределения, близкие к нормальным. Для оценки нормальности использованы приближенные критерии – асимметрия и эксцесс.

Результаты исследования и их обсуждение

Растительность. В верховьях р. Актру фоновые леса в лесном поясе представлены старовозрастными лиственнично-кедровыми и кедровыми сообществами и пройденными пожарами лиственничными сообществами. Древостои первых состоят из двух-трех генераций деревьев при среднем возрасте от 70–130 до 460–490 лет, вторых – из одной-двух генераций в возрасте от 90–110 до 200–240 лет. В лесотундровом экотоне нелесные участки перемежаются с группами кедра 50–130-летнего возраста [28]. В лесном поясе ненарушенные сообщества представлены кедровниками разнотравными и разнотравно-зеленомошными. Они расположены в нижних частях склонов крутизной 10–25° и на абсолютных высотах 2 150–2 300 м. Проективное покрытие (пп) кустарникового яруса в большинстве случаев низкое (7–10% пп), в отдельных случаях разрастается *Juniperus sibirica* Burgsd (до 60–65% пп) (рис. 1, I, а, А). В травяно-кустарничковом ярусе (25–70% пп) преобладают разнотравье, злаки (*Calamagrostis pavlovii* Roshev., *Poa sibirica* Roshev. и др.), *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Vaccinium vitis-idaea* L., в мохово-лишайниковом ярусе (30–65% пп) – лесные виды зеленых мхов (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) (см. рис. 1, I, б,

А). В лесотундровом экотоне большая часть площади занята нелесными сообществами, меньшая – кедровыми.

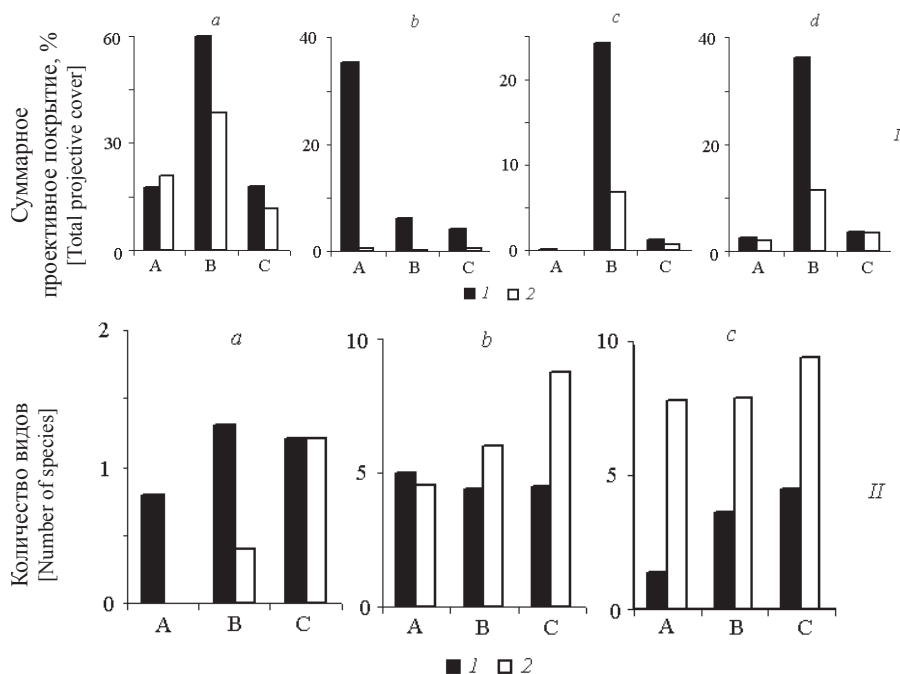


Рис. 1. Участие групп растений в составе растительных сообществ, произрастающих в местах схода селей и лавин в верховьях р. Актру. Группы растений: I – суммарное проективное покрытие кустарников (a), мхов (b), гидрофитов (c), психрофитов (d); II – количество видов гидрофитов (a), психрофитов (b) и короткокорневищных многолетних трав (c). Высотный пояс: 1 – лесной пояс, 2 – лесотундровый экотон.

Участки: A – ненарушенные, B – лавинные, C – селевые
 [Fig. 1. Plant groups in the plant communities of debris flow deposits and avalanche tracks in the Aktru headwater. Plant groups: I - Total projective cover of shrubs (a), mosses (b), hygrophytes (c), and psychrophytes (d); II - Number of hygrophytes (a), psychrophytes (b) and short-rhizome perennial herbs (c). Altitudinal belt: 1 - Forest belt, 2 - Forest-tundra ecotone. Areas: A - Undisturbed, B - Avalanche, C - Debris flow]

В последнем случае верхний ярус представлен группами деревьев (фрагменты лесных сообществ). Если на формирование и развитие кедровых сообществ в экотоне и ненарушенных кедровников в лесном поясе влияет в основном климат, то на большую часть нелесных сообществ – дополнительно факторы неклиматической природы (обвалы, лавины, сели и т.п.). Поэтому в качестве контроля на высотах 2 230–2 340 м над ур. м. подобраны три участка кедровых разнотравных и разнотравно-злаковых сообществ на склонах крутизной 35–40° и только один участок можжевельникового разнотравного луга

(крутизна 10–15°). Покрытие кустарникового (5–20, реже 40–45% пп) яруса незначительно возрастает, а травяно-кустарничкового (10–30, реже 65–70% пп) и особенно мохового (1–3% пп) ярусов по сравнению с кедровниками лесного пояса снижается (см. рис. 1, I, a, b, A).

В пределах лавинного конуса древесный ярус отсутствует, но единично встречаются деревья на его периферических участках. Взрослые с повреждениями деревья *Pinus sibirica* растут в правой части лавинного конуса по всей его длине, а подрост *P. sibirica* и *Larix sibirica* – в его нижней и левой частях. Кустарники встречаются по всей его площади (высота 2 150–2 240 м над ур. м., крутизна склона от 1–2° до 30–35°). Это – *Betula fruticosa* Pall. и *B. rotundifolia* Spach, *Juniperus sibirica*, *Lonicera altaica* Pall. ex DC., *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Spiraea media* F. Schmidt, *Salix saposhnikovii* A.K. Skvortsov и др. Они являются доминантами и содоминантами кустарниковых сообществ (50–85% пп) (оп. № 1, 3–11, 15, 19, 21) или встречаются с невысоким обилием (10–35% пп) на лугах (оп. № 12, 20, 22, 2/2) и на каменистом субстрате с разреженным напочвенным покровом (оп. № 2) (см. рис. 1, I, a, B).

Травяно-кустарничковый ярус развит на лугах (40–80% пп) только в пределах экотона, здесь представлены разнотравье, злаки (*Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., *Festuca altaica* Trin., *Calamagrostis pavlovii*), осоки (*Carex kirilovii* Turcz.), *Artemisia santholinifolia* Turcz. ex Besser. Мохово-лишайниковый ярус практически отсутствует (0–10% пп), редко довольно развит (20–25% пп), как, например, в ивняке на флювиогляциальных отложениях (оп. № 1) (см. рис. 1, I, b, B).

В селевом бассейне в пределах лесного пояса (высота 2 140–2 175 м, крутизна 10–30°) на селевых отложениях конуса выноса расположен кедровник разнотравно-зеленомошный с древостоем 170–200-летнего возраста. Обследованные участки русел и валов заняты мозаиками растений, в которых в разных сочетаниях присутствуют лесные кустарники (1–55% пп, *Lonicera altaica*, *Salix saposhnikovii*), разнотравье и злаки (5–45% пп) и зеленые мхи (5–35% пп). Флористическое сходство состава нижних ярусов между этим и соседним ненарушенным кедровником разнотравно-бруснично-зеленомошным (оп. № 16) – среднее (коэффициент Жаккара $K_j = 0,38–0,51$). Оно близко по величине к таковому между фрагментами нижних ярусов в пределах этого же кедровника ($K_j = 0,38–0,56$) и даже выше, чем сходство состава между отдельными ненарушенными кедровниками ($K_j = 0,25–0,42$). В нижней части зоны транзита селевого бассейна, что находится в пределах экотона (высота 2 210–2 260 м над ур. м., крутизна 25–35°) древесный ярус отсутствует. Кустарниковый (1–30% пп), травяно-кустарничковый (5–35% пп) и моховой (0–15% пп) ярусы развиты слабее, чем во всех других сообществах (см. рис. 1, I, a, b, C). Флористическое сходство этих сообществ с соседним ненарушенным кедровым разнотравно-злаковым (оп. № 18) низкое ($K_j = 0,11–0,39$). Оно ниже, чем таковое между отдельными сообществами в самой зоне транзита ($K_j = 0,15–0,47$) и между кедровыми ненарушенными сообществами экотона ($K_j = 0,23–0,47$).

Ординация растительных сообществ по экологическим шкалам. Обследованные растительные сообщества охватывают диапазоны увлажнения с 59 до 69 ступени и трофности – с 7 до 10,5 ступени. В целом влажность экотопов сообществ лесного пояса на две ступени больше ($66,8 \pm 0,42$), а их трофность на одну ступень меньше ($7,9 \pm 0,19$) по сравнению таковыми ($64,5 \pm 0,42$ и $9,0 \pm 0,16$ соответственно) лесотундрового экотона (рис. 2, I–2). Это подтверждается статистически значимыми отрицательными коэффициентами корреляции увлажнения ($r = -0,68$) и положительными – трофности ($r = 0,64$) экотопов изученных сообществ с высотным поясом (таблица). Величины увлажнения и трофности являются взаимозависимыми. Уравнение связи имеет линейную форму: $y = -0,38x + 33,4$; $R^2 = 0,81$. Эта зависимость подтверждается отрицательными коэффициентами корреляции между ними как для всей выборки ($r = -0,88$) (см. таблицу), так и отдельно для выборок лавинных ($r = -0,96$) и селевых ($r = -0,70$) участков (см. рис. 2, IV).

Экотопы с наибольшим увлажнением (67,2–69) и наименьшей трофностью (7–8) характерны в основном для сообществ лесного пояса. Это – 1) ненарушенные кедровники, 2) ерники из *Betula fruticosa* (оп. № 3, 4, 10, 21) и *B. rotundifolia* (оп. № 7, 15) на лавинном конусе, 3) ивняк (*Salix saposhnikovii*) на флювиогляциальных отложениях в самой нижней части лавинного конуса (оп. № 1). Они соответствуют диапазонам увлажнения (66,5–70,7 ступени) и трофности (6,9–8,2 ступени) местообитаний *Pinus sibirica* в старовозрастных лесах верховьев р. Актру [29] (см. рис. 2, I). Остальные сообщества диагностируют более сухие и богатые экотопы. При этом большая их часть соответствует левому верхнему углу квадрата с диапазонами увлажнения (63–69,6 ступени) и трофности (6,8–9,5 ступени) местообитаний *P. sibirica* в лесотундровом экотоне (рис. 2, II), где он встречается группами и одиночно [29]. При этом экотопы ненарушенных сообществ лесного пояса и экотона занимают противоположные углы этого квадрата: кедровники – наиболее увлажненные (67,2–69) и наименее богатые (7–7,5) экотопы, кедровые сообщества – менее увлажненные (63,7–64,5) и более трофные (9,1–9,2) (см. рис. 2, II, A, I–2). Экотоп одного из таких сообществ (оп. № 30а) выходит за границы этого квадрата по трофности (9,8), что позволяет расширить границы устойчивого существования кедра в лесотундровом экотоне по трофности до 10-й ступени. Два луговых сообщества (оп. № 20, 2/2) в верхней части лавинного конуса диагностируют экотопы с наименьшим увлажнением (59,1–62,4) и с наибольшей трофностью (10–10,2) (рис. 2, III). Эти сообщества находятся за пределами диапазона устойчивого существования *P. sibirica* в лесотундровом экотоне (по: [29]).

Видовое богатство сообществ. Количество видов в конкретных сообществах сильно колеблется – от 16 до 67 (в среднем $33 \pm 2,0$). Оно выше в сообществах лесотундрового экотона ($41 \pm 2,8$) по сравнению с таковыми лесного пояса ($27 \pm 1,7$). В экотоне отмечается тренд увеличения количества видов в ряду: ненарушенные (40) – лавинные (45) – селевые (50) участки, в лесном поясе – обратная картина (36, 31 и 31 соответственно).

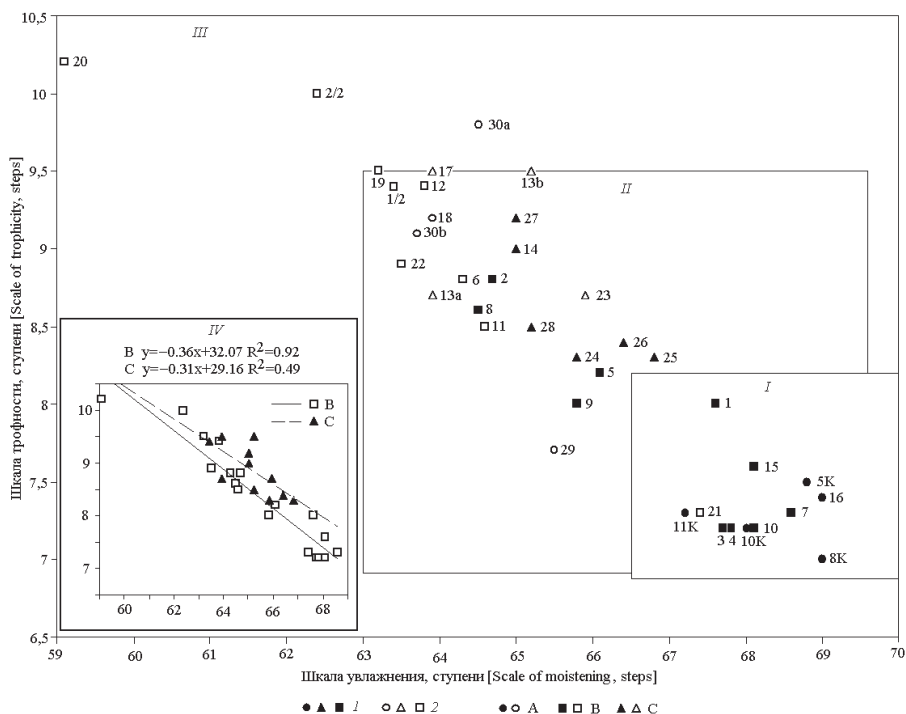


Рис. 2. Ординация растительных сообществ по увлажнению и трофичности (по: [21]) в верховьях р. Актру. Области, выделяемые по увлажнению и трофичности местообитаний *Pinus sibirica*: I – в старовозрастных лесах, II – в лесотундровом экотоне, III – за пределами диапазона его устойчивого существования (по: [29]). IV – тренды изменения увлажнения и трофичности лавинных и селевых участков. Около каждого значения – № описания. Остальные обозначения см. на рис. 1 [Fig. 2. Ordination of plant communities by moistening and trophicity [21] in the Aktru river upper reaches. Areas of moistening and trophicity of *Pinus sibirica* ecotopes: I - in primary forests, II - in the forest-tundra ecotone, III - outside the range of its stable existence [by 29]. IV - Trends of moistening and trophicity variation of the avalanche and debris flow areas. A description number is near each value. See Fig. 1 for other designations]

Экологические группы включают растения, характеризующиеся сходными потребностями в том или ином экологическом ресурсе. Для видов исследованных сообществ по отношению к фактору увлажнения выделено 5 групп. Среди них есть эдификаторы и доминанты некоторых растительных сообществ на лавинных и селевых конусах или напочвенного покрова в лесу. Ксерофиты включают 9 видов, в том числе *Rosa spinosissima* L., *Artemisia santholinifolia* Turcz. ex Besser, ксеромезофиты – 49 видов (*Juniperus sibirica*, *Cotoneaster uniflorus*, *Carex kirilovii* и др.). Мезофиты включают 141 вид, в том числе сосудистые растения (*Lonicera altaica*, *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Spiraea media*, *Salix saposhnikovii*, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) и мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*). Мезогигрофиты включа-

ют 14 видов (*Betula rotundifolia*, *Salix divaricata* Pall.), гигрофиты – 4 вида (*Ribes nigrum* L., *Betula fruticosa* и др.).

Корреляционная матрица характеристик среды и биоэкологических показателей
[Correlation matrix of environmental and bioecological parameters]

№	Показатели [Parameters]	1	2	3	4	5
Характеристики среды [Environmental characteristics]						
1	Высотный пояс (лесной пояс, экотон) [altitudinal belt (forest belt, ecotone)]	1,00	0,70**	0,01	–0,68**	0,64**
2	Абсолютная высота, м [altitude, m]	0,70**	1,00	–0,39*	–0,36*	0,20
3	Геоморфологическое явление (лавина, сель) [geomorphological event (avalanche, debris flow)]	0,01	–0,39*	1,00	–0,24	0,34*
Экологические шкалы (ступени) [Ecological scale (steps)]						
4	Увлажнение [moistening]	–0,68**	–0,36*	–0,24	1,00	–0,88**
5	Трофность [trophicity]	0,64**	0,20	0,34*	–0,88**	1,00
Экологические группы (количество видов) [Ecological groups (number of species)]						
6	Ксерофиты [xerophytes]	0,46**	0,43**	–0,05	–0,30	0,29
7	Ксеромезофиты [xeromesophytes]	0,62**	0,58**	–0,20	–0,21	0,19
8	Мезофиты [mesophytes]	0,51**	0,29	0,04	–0,33*	0,42**
9	Мезогигрофиты [mesohygrophytes]	0,51**	0,34*	0,20	–0,38*	0,43**
10	Гигрофиты [hygrophytes]	–0,35*	–0,56**	0,31	0,35*	–0,15
11	Психрофиты [psychrophytes]	0,44**	0,26	0,17	–0,13	0,18
12	Петрофиты [petrophytes]	0,40*	0,51**	–0,26	–0,01	–0,11
Группы жизненных форм (количество видов) [Groups of growth forms (number of species)]						
13	Стержнекорневые [taproot]	0,57**	0,46**	0,12	–0,33*	0,42**
14	Короткокорневищные [short-rhizome]	0,61**	0,20	0,22	–0,51**	0,62**
15	Длиннокорневищные [long-rhizome]	0,43**	0,48**	0,00	–0,18	0,26

Примечание. Объем выборки $n = 38$, число степеней свободы $k = 36$. Статистически значимые коэффициенты корреляции: * $r = 0,33$ при $p < 0,05$, ** $r = 0,42$ при $p < 0,01$.

[Note. Sample size $n = 38$, the number of degrees of freedom $k = 36$. The significant coefficients of correlation: * $r = 0.33$ if $p < 0.05$, ** $r = 0.42$ if $p < 0.01$].

В изученных сообществах по количеству видов (в лесном поясе $n = 23,6 \pm 1,34$, в экотоне $n = 32,6 \pm 2,32$) и суммарному проективному покрытию (СПП, %; СПП = $49,7 \pm 7,57$ и СПП = $28,9$ соответственно) преобладают мезофиты. Участие более засухоустойчивых видов от лесного пояса (ксерофиты: $n = 0,2$, СПП = $0,1$, ксеромезофиты: $n = 6,1$, СПП = $16,7$) к лесотундровому экотону ($n = 1,0$, СПП = $2,2$ и $n = 9,9$, СПП = $19,9$ соответственно) возрастает. Участие гигрофитов от лесного пояса ($n = 1,1$, СПП = $12,0$) к лесотундровому экотону ($n = 0,5$, СПП = $3,4$) снижается. Мезогигрофиты занимают промежуточное положение: количество видов возрастает ($n = 20,1 \pm 1,67$ и $n = 30,2 \pm 2,37$), а покрытие снижается (СПП = $7,0$ и СПП = $0,6$ соответственно). Такое распределение экологических групп растений подтверждается наличием положительных коэф-

фициентов корреляции количества видов большинства экологических групп с высотным поясом ($r = 0,46-0,62$) и абсолютной высотой ($r = 0,34-0,58$) и отрицательных – гигрофитов ($r = -0,35$ и $-0,56$). Кроме того, поскольку увлажнение экотопов при переходе от лесного пояса к экотону снижается ($r = -0,68$), а трофность возрастает ($r = 0,64$), то мезофиты и мезогигрофиты имеют отрицательные коэффициенты корреляции с увлажнением ($r = -0,33-0,38$) и положительные с трофностью ($r = 0,42-0,43$) экотопов, а гигрофиты – положительные с влажностью ($r = 0,35$). Гигрофиты также имеют самые большие положительные, но не значимые коэффициенты корреляции ($r = 0,31$) с участками склона, на которых осуществляются геоморфологические процессы (см. таблицу). Больше всего участие этих видов в ненарушенных кедровниках лесного пояса, где развит моховой покров, в ерниковых зарослях (*Betula fruticosa*, *B. rotundifolia*) на лавинном конусе и в большинстве сообществ селевого бассейна. Они полностью отсутствуют в ненарушенных сообществах экотона (см. рис. 1, I, c; II, a).

При экологическом анализе выделены еще две группы растений: психрофиты (виды холодных и влажных местообитаний) и петрофиты (виды каменистых субстратов). К психрофитам отнесен 51 вид, в том числе *Aegopodium alpestre*, *Betula rotundifolia*, *Salix divaricata*, *Ligularia altaica* DC. и др. Кроме того, к этой группе можно отнести *B. fruticosa*, которая «в условиях горного Алтая проявляет себя холодостойким видом, произрастая в долинах рек с холодной, поздно оттаивающей почвой» [22. С. 376]. К петрофитам отнесли 33 вида – *Juniperus sibirica*, *Cotoneaster uniflorus*, *Allium altaicum* Pall. и др.

Участие психрофитов ($n = 4,6 \pm 0,42$, СПП = 18,9) и петрофитов ($n = 3,7 \pm 0,48$, СПП = 12,3) по большинству показателей от лесного пояса к лесотундровому экотону ($n = 6,8$, СПП = 7,5 и $n = 5,8$, ОПП = 16,0 соответственно) возрастает. Это подтверждают положительные коэффициенты корреляции количества таких видов с высотным поясом ($r = 0,40-0,44$) и отчасти абсолютной высотой ($r = 0,51$) (см. таблицу). На селевых участках в пределах экотона количество психрофитов (рис. 1, II, b, C) и петрофитов выше. Более высокое проективное покрытие психрофитов на лавинном конусе (см. рис. 1, I, d, B) достигается за счет густых зарослей *Betula fruticosa* и *B. rotundifolia* (см. рис. 1, I, a, B).

Жизненная форма отражает приспособленность растений к определенному типу местообитаний, как правило, к комплексу факторов. Виды сосудистых растений исследованных нами сообществ относятся к следующим группам жизненных форм (по: [20]): деревья (2), кустарники (25), кустарнички (3), полукустарники (3), полукустарнички (3), травы стержнекорневые (30), короткокорневищные (41), длиннокорневищные (25), кистекорневые (14), плотнокустовые (14), рыхлокустовые (8), клубневые (4), луковичные (3), корнеотпрысковые (5), суккулентно-лиственные (2), многолетние и двулетние монокарпики (1), однолетние (3).

Наиболее распространенными жизненными формами растений в приледниковье Алтае-Саянской горной области [23], в том числе и в изучен-

ных нами сообществах, являются короткокорневищные, длиннокорневищные и стержнекорневые многолетние травы. К стержнекорневым травам отнесены *Hedysarum neglectum* Ledeb., *Cerastium pauciflorum* Stev. ex Serg., *Bupleurum multinerve* DC., к короткокорневищным – *Thalictrum minus* L., *Saussurea controversa* DC., *Geranium laetum* Ledeb., к длиннокорневищным – *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch и др. Количество этих видов в сообществах увеличивается от лесного пояса (стержнекорневые – $2,2 \pm 0,33$, короткокорневищные – $3,3 \pm 0,45$, длиннокорневищные – $0,1$) к экотону ($5,5 \pm 0,79$, $8,3$ и $1,1$ соответственно). Но проективное покрытие этих видов невелико и изменяется незначительно. Такое распределение количества видов этих жизненных форм, так же как и выше проанализированных экологических групп, в большинстве случаев подтверждается положительными коэффициентами корреляции этих видов с высотным поясом ($r = 0,43$ – $0,61$) и отчасти абсолютной высотой ($r = 0,46$ – $0,48$), трофностью экотопа ($r = 0,42$ – $0,62$) и отрицательными – с увлажнением экотопа ($r = -0,33$ – $0,51$). Иными словами, эти виды растений предпочитают селиться на участках с более сухими и богатыми почвами, которые преимущественно встречаются в лесотундровом экотоне. Особенно показательна в этом плане группа короткокорневищных трав, в которой разница в количестве видов наибольшая между участками лесного пояса и экотона. Кроме того, в этой группе наблюдается тенденция увеличения количества видов в ряду местообитаний и лесного пояса, и экотона: ненарушенные – лавинные – селевые (рис. 1, II, с).

Анализ состава растительных сообществ в верховьях р. Актру показал, что большинство изученных показателей коррелирует с высотным поясом и абсолютной высотой участка. Общее количество видов, количество, реже суммарное покрытие видов большинства экологических групп и наиболее представленных видов жизненных форм увеличиваются от лесного пояса к лесотундровому экотону, а деревьев и гигрофитов – снижаются. Это, несомненно, связано с изменением экологических условий существования растений. Но если связь факторов среды и растений определенных экологических групп (отношение к увлажнению) очевидна, то в отдельных случаях (психрофиты, наиболее представленные группы жизненных форм) она не столь ясна.

Так, психрофиты, исходя из определения, одновременно индицируют два разных параметра среды: водный (влажные) и температурный (холодные) режимы субстрата. Психрофитные виды березок образуют заросли на лавинном конусе в основном в пределах лесного пояса. Ерники с *B. rotundifolia* расположены в нижней части конуса (2 165–2 185 м, крутизна 10 – 35°) и с *B. fruticosa* поднимаются полосой по левой части конуса (2 160–2 245 м, крутизна 15 – 35°). Их экотопы являются наиболее влажными среди изученных (см. рис. 2, I). В экотоне, где количество видов психрофитов возрастает, но снижается их покрытие, увлажнение экотопов еще ниже. В то же время известно [13, 16], что с увеличением абсолютной высоты снижаются температуры, а их колебания увеличиваются. Следовательно, психрофиты

в изученных сообществах в верховьях р. Актру диагностируют в первую очередь не увлажнение экотопов, а их большую холодность. Положительные коэффициенты корреляции количества психрофитов с высотным поясом ($r = 0,44$) и отсутствие связи с увлажнением (см. таблицу) подтверждают это вывод. Зависимость снижения температуры экотопов с переходом из лесного пояса в экотон и холодность отдельных местообитаний на лавинных участках в пределах изученных высот, скорее всего, связаны с перераспределением снега на склонах. На незалесенных участках экотона поверхности оголяются и субстрат промерзает зимой, а под ерниковыми зарослями лавинного конуса, наоборот, снег накапливается и более медленно стает весной. Такое перераспределение снега отмечается во многих горных системах и вызвано сдуванием снега ветром и переносом его лавинами [13, 15, 30].

Три вышеупомянутых группы жизненных форм индицируют другую особенность экотопов. Установлено [31], что стержнекорневые поликарпики являются показателями хорошей аэрации почв и глубокого залегания грунтовых вод, а длиннокорневищные обычно характерны для рыхлой, аэрируемой почвы богатого минерального состава с нормальным режимом увлажнения. Другими словами, виды этих форм, различаясь по отношению к увлажненности субстрата, диагностируют хорошую аэрацию почвы. У трех изученных групп в верховьях р. Актру имеется одинаковая направленность коэффициентов корреляции количества видов с изученными параметрами среды (см. таблицу), следовательно, короткокорневищные растения, как и две другие группы, предпочитают хорошо аэрируемые субстраты. В пределах изученных высот крутизна склона увеличивается с $1-10^\circ$ до $35-40^\circ$, следовательно, улучшается дренаж субстрата, т.е. его аэрируемость. Но, скорее всего, здесь задействованы еще какие-то неучтенные нами факторы.

Параметры местообитаний, для которых по составу растительности получены количественные или качественные оценки, также изменяются от лесного пояса к лесотундровому экотону. Трофность, аэрируемость, холодность экотопов возрастают, а их увлажнение снижается. С увеличением высоты местности (2 150–2 340 м над ур. м.) и переходом от лесного пояса к экотону в верховьях р. Актру температуры снижаются, как и в Швейцарских Альпах на высотах 1 380–2 140 м [13] и Итальянских Альпах на высотах 1 600–2 600 м [16]. Глубина почвы с высотой уменьшается [16], количество питательных веществ и влажность изменяются незначительно [13]. Таким образом, подтверждается снижение температуры местообитаний с высотой на горных склонах в разных горных системах и региональный, и даже локальный, характер изменений увлажнения и трофности.

В изученном лавинном конусе изменилось состояние экосистем, т.е. их растительности и экотопов. Здесь нет древесного яруса, но сохранились отдельные травмированные деревья и подрост, резко снизилось покрытие мохового яруса, сильно разрослись кустарники. Общее количество видов

изменилось мало, но возросла роль психрофитов (количество и покрытие), мезогигрофитов и гигрофитов (покрытие) по сравнению с ненарушенными сообществами. В целом показатели экотопов изменились незначительно, но увеличилась их пространственная вариабельность. В частности, относительно повышенная холодность и влажность субстратов, их пониженная трофность характерны для ерниковых зарослей, и наоборот, пониженная влажность и повышенная трофность экотопов, а также, по-видимому, их хорошая прогреваемость летом – для лугов в экотоне.

Лавины повреждают деревья, древостои и мало – нижние ярусы леса. Они создают открытую среду обитания и способствуют преобладанию светолюбивых видов, а также приводят к усложнению структурного разнообразия (количество и состав видов, мозаичность) растительности [1, 7]. В северных известняковых Альпах (Австрия) [30] и на северо-западе Алтая [14] показано неоднозначное распределение количества видов на лавинных трассах, а в Швейцарских Альпах [13] – их значимое увеличение на участках действующих лавин по сравнению с ненарушенным лесом. Количество видов возрастает с увеличением размеров лавинных трасс и частоты схода лавин, но эта картина часто искажается из-за неоднородности рельефа [7, 13–14, 30]. В ряде лавинных комплексов Алтая наблюдалась тенденция увеличения количества видов многолетних трав (стержнекорневые, коротко- и длиннокорневищные) с возрастанием степени воздействия лавин в ряду: лиственнично-пихтовый лес – периферия лавинной трассы – ее центр [14]. В северных известняковых Альпах (Германия) через 5 лет после схода лавины на конусе возросло участие видов, индицирующих местообитания с оптимальными условиями трофности и влажности по сравнению с ненарушенным дубово-буковым лесом [32]. В Швейцарских Альпах на действующих лавинных трассах по изменениям состава растений установлена тенденция снижения температуры и увеличения изменчивости температуры и влажности по сравнению с ненарушенным лиственнично-еловым лесом [13]. На северо-западе Алтая по изменениям в соотношении экологических групп растений сделан вывод о сильном варьировании увлажнения на лавинных конусах в зависимости от увлажненности хребтов в целом, размеров лавинных трасс и частоты схода лавин [14].

Еще один параметр среды, оценка которого может проводиться по составу и состоянию растительности, – частота схода лавин [1, 6, 12, 33]. Так, отсутствие древесного яруса на обследованном лавинном конусе и хорошо развитый ярус кустарников являются индикаторами частого схода лавин: один и более раз в течение 10 лет. Этот вывод подтверждается дендрохронологическими данными [19]. За последние 10 лет здесь зафиксировано 5 лет со сходами лавин: 2007/2008, 2009/2010, 2010/2011, 2013/2014 и 2014/2015 гг.

В обследованном селевом бассейне также изменилось состояние экосистем. В зоне аккумуляции снизилось проективное покрытие травяного и особенно мохового ярусов, незначительно возросло количество гигрофитов,

короткокорневищных трав, но не их покрытие, по сравнению с ненарушенными сообществами. В конусе выноса длительное время существует древесный ярус. Это свидетельствует о том, что даже относительно крупные сели в этом бассейне, которые доходят до поймы реки, являются маломощными, т.е. переносят относительно небольшой объем материала по сравнению с таковым в других горных системах, например на Кавказе [11]. В изученном бассейне 24 июня 1984 г. сошел крупный сель. Мы предполагаем, что в конусе выноса содрана и / или погребена под отложениями обломочного материала большая часть растительности нижних ярусов, а поверхности нового субстрата начали заселяться растениями практически заново. Здесь за 32 года сформировался разнотравно-зеленомошный покров, близкий по составу к таковому соседнего ненарушенного леса, т.е. напочвенный покров в своем сукцессионном развитии приблизился к фоновому. Те различия, которые мы наблюдаем между отдельными фрагментами этого сообщества по составу видов нижних ярусов, влажности и трофности их экотопов, скорее всего, вызваны различиями в микрорельефе, сомкнутости крон деревьев и т.п. Дендрохронологические данные [19] подтверждают отсутствие здесь в последние десятилетия схода селей. Полученный результат согласуется с исследованиями в других горных системах. На Кавказе через 30–50 лет после схода селя формируются относительно устойчивые фитоценозы [11]. Даже в аридных районах гор Северной Америки (запад США) сроки формирования таких сообществ близкие: 28–55 [9] и 45–65 [34] лет.

Изученная зона транзита селя в настоящее время является руслом временных водотоков, в то же время здесь возможен сход лавин. В пределах этого участка наблюдаются низкие сходство видового состава и покрытие видов, но наибольшее количество видов растений отдельных групп (гигрофитов, психрофитов, петрофитов и короткокорневищных трав) по сравнению со всеми другими сообществами, поэтому их экотопы более холодные, субстрат освоен слабее по сравнению с ненарушенными сообществами. Кроме того, поскольку увлажнение этих экотопов в целом невысокое, но количество гигрофитов повышено при низком их покрытии, то, скорее всего, повышенная влажность субстрата здесь наблюдается ежегодно, но кратковременно. Это может быть периодическое поступление талой (весной) и дождевой (ливни летом) воды, а также воды / снега от селей и лавин, влияние которых на экосистемы нам разделить не удалось. По дендрохронологическим данным [19], их воздействие на деревья осуществляется примерно один раз в 10 лет (в 1984, 1994 и 2005 гг.). В конце мая 2017 г. подрост и напочвенный покров повреждены лавиной, но отсутствуют травмы на стволах деревьев. На Прибрежном [8] и Каскадном [10] хребтах (запад США) сравнительно низкие показатели обилия видов (покрытие, плотность) и их высокая изменчивость на разных участках селевого русла, характерные для первых лет, начинают сглаживаться только к концу первого десятилетия. Следовательно, наибольшие отличия параметров экосистем в транзитной

зоне обследованного селевого бассейна по сравнению с таковыми других экосистем, по-видимому, объясняются более частым и / или более интенсивным воздействием селевых, лавинных и водных потоков на них.

Таким образом, на участках склона, где проявляется воздействие лавин и селей, по сравнению с ненарушенными сообществами происходит локальное изменение показателей экосистем: (1) исчезновение древесного яруса, увеличение покрытия кустарникового и снижение покрытия мохового ярусов (лавинный конус выноса), (2) снижение покрытия всех ярусов (зона транзита селя), (3) увеличение участия (по количеству и / или покрытию) отдельных экологических групп растений в составе сообществ: психрофитов, мезогигрофитов, гигрофитов и отчасти петрофитов, (4) локальные сдвиги в параметрах среды – изменяются увлажнение, трофность, температура, возможно, аэрация субстрата. В зоне аккумуляции лавинного комплекса наблюдается сочетание местообитаний с контрастными условиями: повышенное увлажнение и пониженные трофность и температура одних и пониженное увлажнение и повышенные трофность и температура других. В селевом бассейне повышенная холодность, кратковременное повышение увлажнения субстрата и относительно слабая его освоенность в зоне транзита сочетаются со средними по увлажнению, трофности и холодности местообитаниями в зоне аккумуляции.

Заключение

Анализ состава и структуры (флористический состав, экологические группы, жизненные формы, ярусы леса) ненарушенных и нарушенных селами и лавинами растительных сообществ в верховьях р. Актру (северный макросклон Северо-Чуйского хребта, Центральный Алтай) и полученных по растительности качественных и количественных характеристик местообитаний показал, что аэрируемость, холодность и трофность экотопов возрастают, а их увлажнение снижается с увеличением высоты (2 150–2 260 м) и при переходе от лесного пояса к лесотундровому экотону. Воздействие геоморфологических факторов, т.е. частоты схода лавин / селей и / или их мощности, на изученные участки склона хорошо фиксируется по изменениям состава и структуры сообществ, в меньшей мере – по изученным параметрам среды. По степени увеличения этого воздействия на экосистемы ряд участков в верховьях р. Актру следующий: ненарушенные – селевые (зона аккумуляции) – лавинные (зона аккумуляции) – селевые (зона транзита). Частота схода лавин / селей и отчасти их мощность, оцененные по фитоценотическим признакам, подтверждаются по данным травматической дендроиндикации.

Авторы благодарят канд. биол. наук Н.А. Чернову (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия) за консультации по отдельным методическим вопросам и канд. биол. наук Д.А. Савчука (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия) за ценные советы и замечания по тексту статьи.

Литература

1. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 209 с.
2. Корженевский В.В., Квитницкая А.А. Фитоиндикация рельефообразования и опыт ее применения // Бюллетень Никитского ботанического сада. 2011. Вып. 100. С. 5–28.
3. Huggel C., Clague J.J., Korup O. Is climate change responsible for changing landslide activity in high mountains? // *Earth Surface Processes and Landforms*. 2011. Vol. 37. PP. 77–91.
4. Мальнева И.В., Кононова Н.К. Активность селей на территории России и ближнего зарубежья в XXI в. // *Геориск*. 2012. № 4. С. 48–54.
5. География лавин / под ред. С.М. Мягкова, Л.А. Канаева. М. : МГУ. 1992. 334 с.
6. Simonson S.E., Greene E.M., Fassnacht S.R., Stohlgren T.J., Landry C.C. Practical methods for using vegetation patterns to estimate avalanche frequency and magnitude // *International Snow Science Workshop Proceedings*. Lake Tahoe, CF, 2010. PP. 548–555.
7. Bebi P., Kulakowki D., Rixen Ch. Snow avalanche disturbances in forest ecosystems – State of research and implications for management // *Forest Ecology and Management*. 2009. Vol. 257. PP. 1883–1892.
8. Gecy J.L., Wilson M.V. Initial establishment of riparian vegetation after disturbance by debris flows in Oregon // *American Midland Naturalist*. 1990. Vol. 123. PP. 282–291.
9. Bowers J.E., Webb R.H., Pierson E.A. Succession of desert plants on debris flow terraces, Grand Canyon, Arizona, U.S.A. // *Journal of Arid Environments*. 1997. № 36. PP. 67–86.
10. Pabst R.J., Spies T.A. Ten years of vegetation succession on a debris flow deposit in Oregon // *Journal of the American Water Resources Association*. 2001. Vol. 37, № 6. PP. 1693–1708.
11. Петрушина М.Н. Влияние селевых потоков и снежных лавин на высокогорные ландшафты // *Материалы гляциологических исследований*. 2001. Вып. 91. С. 96–104.
12. Patten R.S., Knight D.H. Snow avalanche and vegetation pattern in Cascade Canyon, Grand Teton National Park, Wyoming, U.S.A. // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 1994. Vol. 26, № 1. PP. 35–41.
13. Rixen Ch., Haag S., Kulakowski D., Bebi P. Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt // *Journal of Vegetation Science*. 2007. Vol. 18. PP. 735–742.
14. Быков Н.И. Растительность лавиносборов Алтая и возможности фитоиндикации лавинных процессов // *География и природопользование Сибири*. Барнаул : Изд-во Алтайск. ун-та, 2013. Вып. 15. С. 23–31.
15. Ревякин В.С., Кравцова В.И. Снежный покров и лавины Алтая. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1977. 215 с.
16. Gentili R., Armiraglio S., Sgorbati S., Baroni C. Geomorphological disturbance affects ecological driving forces and plant turnover along an altitudinal stress gradient on alpine slopes // *Plant Ecology*. 2013. Vol. 214. PP. 571–586.
17. Титова З.А., Петкевич М.В. Наблюдения над конусами аккумуляции в долине реки Актру // *Гляциология Алтая*. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1963. Вып. 3. С. 115–141.
18. Душкин М.А. Лавины в верховьях долины Актру // *Гляциология Алтая*. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1974. Вып. 8. С. 39–59.
19. Николаева С.А., Савчук Д.А., Кузнецов А.С. Особенности датирования селей, лавин и камнепадов в верховьях р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) по травмам деревьев // *Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология*. 2017. № 4. С. 35–47.
20. Полевая геоботаника / под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовской. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 531 с.

21. Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов, 1978. 301 с.
22. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.
23. Ревякина Н.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области (происхождение, становление, адаптации). Барнаул : НИИ горного природопользования, 1996. 287 с.
24. Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 202 с.
25. Определитель растений Республики Алтай / И.М. Красноборов, А.И. Артемов, А.А. Ачимов и др. ; отв. ред. И.М. Красноборов, И.А. Артемов. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 701 с.
26. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М. : КМК, 2003–2004. Т. 1–2. 944 с.
27. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
28. Timoshok E.E., Timoshok E.N., Nikolaeva S.A., Savchuk D.A., Filimonova E.O., Skorokhodov S.N., Bocharov A.Yu. Monitoring of high altitudinal terrestrial ecosystems in the Altai Mountains // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2016. Vol. 48. PP. 1–9.
29. Тимошок Е.Е., Скороходов С.Н., Тимошок Е.Н. Эколого-ценотическая характеристика кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на верхней границе его распространения в Центральном Алтае // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 4 (20). С. 171–184.
30. Erschbamer B. Vegetation on avalanche path in the Alps // Vegetatio. 1989. Vol. 80, № 2. PP. 139–146.
31. Голубев В.Н. Морфологические признаки растений как индикаторы условий среды // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л. : Наука, 1971. С. 137–142.
32. Fischer A. Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems following natural destruction. // Vegetatio. 1992. Vol. 103. PP. 93–104.
33. Sinickas A., Jamieson B. Validating the Space-Time model for infrequent snow avalanche events using field observations from the Columbia and Rocky Mountains, Canada // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 2016. Vol. 48, № 1. PP. 177–197.
34. Webb R.H., Steiger J.W., Turner R.M. Dynamics of Mojave desert shrub assemblages in the Panamint mountains, California // Ecology. 1987. Vol. 68, № 3. PP. 478–490.

*Поступила в редакцию 14.04.2017 г.; повторно 13.09.2017 г.;
принята 10.10.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Николаева Светлана Александровна – канд. биол. наук; с.н.с. лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: sanikol1@rambler.ru

Белова (Диркс) Марина Николаевна – канд. биол. наук; м.н.с. лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: marina_dirks@mail.ru

For citation: Nikolaeva S.A., Belova (Dirks) M.N. Phytocoenotic assessment of ecotopes on avalanche tracks and debris flow deposits in the Aktru river upper reaches. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:181–201. doi: 10.17223/19988591/40/11
In Russian, English Summary

Svetlana A. Nikolaeva, Marina N. Belova (Dirks)

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

Phytocoenotic assessment of ecotopes on avalanche tracks and debris flow deposits in the Aktru river upper reaches

In the Altai Mountains, according to forecasts, there will be an increase in avalanche and debris flow activity in the first quarter of the 21st century, which affects mountain ecosystems. The aim of the study was a phytocoenotic assessment of ecotopes on the avalanche tracks and debris flow deposits in the Aktru river upper reaches (the central Altai Mountains, 50°04'N, 87°45'E).

We collected data in the lower slope of the valley (2150-2340 m a.s.l.) at the treeline. Geobotanical descriptions of vegetation are given according to AA Korchagin in 2015. The area of inventory plots under the forest canopy was 625 m² (25×25), and that of non-forest communities or forest fragments was 100-150 m². On the basis of geobotanical descriptions of communities, we determined humidity and trophicity of ecotopes according to ecological scales (Tsatsenkin IA et al., 1978). At the same time, the description status was calculated using the weighted average considering amplitudes of species tolerance. The mediated ordination of communities was carried out according to phytoindication statuses. A comparative analysis of the lists of vascular plant and moss species is presented according to ecological groups using the data of AV Kuminova with additions and groups of growth forms according to IG Serebryakov. The names of vascular plant species are mainly given according to "Identification book....", those of mosses are according to MS Ignatov and EA Ignatova (See Figure 1, Table).

It was revealed that the total number of species, participation (number and/or cover) of the species of most ecological groups (xerophytes, xeromesophytes, mesophytes, hygromesophytes, psychophytes and petrophytes) and the most representative species of growth forms (taproot, short- and long-rhizome perennial herbs) increased from the forest belt to the forest-tundra ecotone, whereas hygrophytes decreased (See Figure 1, Table). The trophicity, aeratibility, and coldness of the ecotopes increased, and humidification decreased. In the zone of avalanche accumulation, the absence of a tree layer and a well-developed shrub layer were indicators of frequent avalanches (more than once in 10 years). Here, the projective cover of the moss layer was lower and the role of psychophytes and hygrophytes was higher in comparison with undisturbed communities (See Figure 1 B). In general, the parameters of ecotopes varied slightly. A relatively increased coldness and humidity and reduced trophicity of substrates were typical of birch (*Betula fruticosa*, *B. rotundifolia*) communities, and a lower humidity and increased trophicity of ecotopes were common for meadows. In the zone of debris flow accumulation, a 170-200-year-old tree stand had survived, the cover of herbaceous-dwarf shrub and mossy layers was lower, and the number of hygrophytes and psychophytes, and short-rhizome herbs was higher, as compared with undisturbed communities. The ground cover composition was similar to that of the undisturbed forest 32 years after the debris flow event. The transit zone of the debris flow is, currently, a channel of temporary streamflow. A low similarity in species composition and cover and the highest number of hygrophytes, psychophytes, petrophytes, and short-rhizome herbs were observed here, in comparison with all other communities (See Figure 1e, f, g). The vegetation parameters indicated colder poorly developed and periodically waterlogged ecotopes, in comparison with undisturbed communities. These ecotopes seem to be influenced by frequent external impacts at present: regular

and short-term flows of melted spring and heavy rainfall water and mudflows or debris flows (once in 10 years) from the higher parts of the slope. A number of sites in terms of the degree of impact of geomorphological factors on vegetation and their ecotopes are as follows: undisturbed - debris flow (accumulation zone) - avalanche (accumulation zone) - debris flow (transit zone).

The article contains 2 Figures, 1 Table and 34 References.

Key words: debris flow torrent; avalanche complex; vegetation; ecological scales; ecological groups; growth forms; ecotope; Altai Mountains.

Acknowledgments: The authors are grateful to NA Chernova, Cand. Sci. (Biol.) (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation) for consultation on certain methodological issues, and DA Savchuk, Cand. Sci. (Biol.) (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation) for valuable comments which improved the quality of the article.

References

1. Gorchakovskiy PL, Shiyatov SG. Fitoindikatsiya usloviy sredy i prirodnikh protsessov v vysokogor'yakh [Phytoindication of environmental conditions and natural processes in high mountains]. Moscow: Nauka Publ.; 1985. 209 p. In Russian
2. Korzhenevskiy VV, Kvitsnitskaya AA. Fitoindikatsiya rel'efoobrazovaniya i opyt ee primeneniya [Phytoindication of relief forming and the experience of it's use]. *Byulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada = Bull. of the State Nikita Botan. Gard.* 2011;100:5-28. In Russian
3. Huggel C, Clague JJ, Korup O. Is climate change responsible for changing landslide activity in high mountains? *Earth Surface Processes and Landforms.* 2011;37:77-91. doi: [10.1002/esp.2223](https://doi.org/10.1002/esp.2223)
4. Malneva IV, Kononova NK. Mudflow activity in the territory of Russia and neighboring countries in the 21 century. *Georisk.* 2012;4:48-54. In Russian
5. *Geografiya lavin* [Geography of avalanches]. Myagkov CM, Kanaev LA, editors. Moscow: Moscow State University Publ.; 1992. 334 p. In Russian
6. Simonson SE, Greene EM, Fassnacht SR, Stohlgren TJ, Landry CC. Practical methods for using vegetation patterns to estimate avalanche frequency and magnitude. In: *International Snow Science Workshop Proceedings.* Lake Tahoe, CA, USA. 2010:548-555.
7. Bebi P, Kulakowki D, Rixen Ch. Snow avalanche disturbances in forest ecosystems - State of research and implications for management. *Forest Ecology and Management.* 2009;257:1883-1892. doi: [10.1016/j.foreco.2009.01.050](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.050)
8. Gecy JL, Wilson MV. Initial establishment of riparian vegetation after disturbance by debris flows in Oregon. *American Midland Naturalist.* 1990;123:282-291. doi: [10.2307/2426556](https://doi.org/10.2307/2426556)
9. Bowers JE, Webb RH, Pierson EA. Succession of desert plants on debris flow terraces, Grand Canyon, Arizona, U.S.A. *Journal of Arid Environments.* 1997;36:67-86. doi: [10.1006/jare.1996.0197](https://doi.org/10.1006/jare.1996.0197)
10. Pabst RJ, Spies TA. Ten years of vegetation succession on a debris flow deposit in Oregon. *Journal of the American Water Resources Association.* 2001;37(6):1693-1708. doi: [10.1111/j.1752-1688.2001.tb03670.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2001.tb03670.x)
11. Petrushina MN. Vliyanie selevykh potokov i snezhnykh lavin na vysokogornye landshafty [Influence of debris flows and avalanches on the high mountain landscapes]. *Materialy glyatsiologicheskikh issledovaniy.* 2001;91:96-104. In Russian
12. Patten RS, Knight DH. Snow avalanche and vegetation pattern in Cascade Canyon, Grand Teton National Park, Wyoming, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* 1994;26(1):35-41. doi: [10.2307/1551874](https://doi.org/10.2307/1551874)

13. Rixen C, Haag S, Kulakowski D, Bebi P. Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt. *J Vegetation Science*. 2007;18:735-742. doi: [10.1658/1100-9233\(2007\)18\[735:NADSPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2007)18[735:NADSPD]2.0.CO;2)
14. Bykov NI. Rastitel'nost' lavinosborov Altaya i vozmozhnosti fitoindikatsii lavinnykh protsessov [Vegetation of Altai avalanche catchments and possibilities of phytoindication of avalanche processes]. *Geografiya i prirodopol'zovanie Sibiri*. 2013;15:23-31. In Russian
15. Revyakin VS, Kravtsova VI. Snezhnyy pokrov i laviny Altaya [Snow cover and avalanches in the Altai Mountains]. Yuzefovich ES, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1977. 215 p. In Russian
16. Gentili R, Armiraglio S, Sgorbati S, Baroni C. Geomorphological disturbance affects ecological driving forces and plant turnover along an altitudinal stress gradient on alpine slopes. *Plant Ecology*. 2013;214:571-586. doi: [10.1007/s11258-013-0190-1](https://doi.org/10.1007/s11258-013-0190-1)
17. Titova ZA, Petkevich MV. Nablyudeniya nad konusami akkumulyatsii v doline reki Aktru [Observation of accumulation cones in the Aktru river valley]. In: *Glyatsiologiya Altaya* [Glaciology of the Altai mountains]. Tronov MV, editor. 1963;3:115-141. In Russian
18. Dushkin MA. Laviny v verkhov'yakh doliny Aktru [Avalanches in the upper reaches of the Aktru river valley]. In: *Glyatsiologiya Altaya* [Glaciology of the Altai mountains]. Tronov MV, editor. 1974;8:39-59. In Russian
19. Nikolaeva SA, Savchuk DA, Kuznetsov AS. Dating of debris flows, avalanches and rockfalls in the Aktru headwater (Severo-Chuisky Range, the Central Altay mountains) by tree injuries. *Geoekologiya. Inzhenernaya geologiya. Hidrogeologiya. Geokriologiya*. 2017;4:35-47. In Russian
20. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Vol. 3. Korchagin AA, Lavrenko EM, Ponyatovskaya VM, editors. Moscow; Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 531 p. In Russian
21. Tsatsenkin IA, Savchenko IV, Dmitrieva SI. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodiy tundrovoy i lesnoy zon Sibiri i Dal'nego Vostoka po rastitel'nomu pokrovu [Methodological recommendations on the ecological evaluation of forage sites in the tundra and forest zones of Siberia and the Far East by their plant cover]. Moscow: VNIi kormov im. VR Vilyamsa; 1978. 301 p. In Russian
22. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [Vegetation cover of the Altai]. Novosibirsk: SO AN SSSR Publ.; 1960. 450 p. In Russian
23. Revyakina NV. *Sovremennaya prilednikovaya flora Altae-Sayanskoy gornoy oblasti (proiskhozhdenie, stanovlenie, adaptatsii)* [Modern periglacial flora of the Altai-Sayan mountain region (origin, formation, adaptation)]. Barnaul; 1996. 287 p. In Russian
24. Pyak AI. Petrofity Russkogo Altaya [Petrophytes of the Russian Altai]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2003. 202 p. In Russian
25. *Opredelitel' rasteniy Respubliki Altay* [Key plants of the Altai Republic]. Krasnoborov IM and Artemov AI, editors. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO RAN Publ.; 2012. 701 p. In Russian
26. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mkhov sredney chasti evropeyskoy Rossii [Moss flora of the Middle European Russia]. Vol. 1-2. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2003-2004. 944 p. In Russian
27. Zverev AA. Informacionnye tehnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Textbook]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
28. Timoshok EE, Timoshok EN, Nikolaeva SA, Savchuk DA, Filimonova EO, Skorokhodov SN, Bocharov AY. Monitoring of high altitudinal terrestrial ecosystems in the Altai Mountains. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2016;48:012008. doi: [10.1088/1755-1315/48/1/012008](https://doi.org/10.1088/1755-1315/48/1/012008)
29. Timoshok EE, Skorokhodov SN, Timoshok EN. Ecological and coenotic description of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) at the highest line of its distribution in the

- Central Altai. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;4(20):71-184. In Russian, English Summary
30. Erschbamer B. Vegetation on avalanche path in the Alps. *Vegetatio*. 1989;80:139-146.
31. Golubev VN. Morfologicheskie priznaki rasteniy kak indikatory usloviy sredy [Morphological features of plants as indicators of environmental conditions]. In: *Teoreticheskie voprosy fitoindikatsii* [Theoretical aspects of phytoindication]. Leningrad: Nauka Publ.; 1971:137-142. In Russian
32. Fischer A. Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems following natural destruction. *Vegetatio*. 1992;103:93-104. doi: [10.1007/BF00047695](https://doi.org/10.1007/BF00047695)
33. Sinickas A, Jamieson B. Validating the Space-Time model for infrequent snow avalanche events using field observations from the Columbia and Rocky Mountains, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2016;48(1):177-197. doi: [10.1657/AAAR0014-047](https://doi.org/10.1657/AAAR0014-047)
34. Webb RH, Steiger JW, Turner RM. Dynamics of Mojave desert shrub assemblages in the Panamint mountains, California. *Ecology*. 1987;68(3): 478-490. doi: [10.2307/1938453](https://doi.org/10.2307/1938453)

*Received 14 April 2017; Revised 13 September 2017;
Accepted 10 October 2017; Published 26 December 2017*

Author info:

Nikolaeva Svetlana A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Dynamics and Stability of Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave., 634055 Tomsk, Russian Federation.

E-mail: sanikol1@rambler.ru

Belova (Dirks) Marina N, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Dynamics and Stability of Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave., 634055 Tomsk, Russian Federation.

E-mail: marina_dirks@mail.ru

УДК 630.182:631.41

doi: 10.17223/19988591/40/12

В.А. Степанова¹, И.И. Волкова²

¹Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Национальный исследовательский Томский
государственный университет, г. Томск, Россия

Особенности генезиса Николаевского рьяма в лесостепи Западной Сибири

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда
фундаментальных исследований (проект № 16-34-50008/мол_нр).

Исследовано строение торфяной залежи Николаевского рьяма (N 55°09', E 79°02') как представителя верховых болот лесостепи Западной Сибири. На основании полученных данных по ботаническому составу, степени разложения, а также физико-химических свойств и возраста торфов сделано описание вероятной динамики формирования болотного ландшафта. Показано, что отличительной особенностью развития этого болотного массива на ранних этапах могло являться преобладание березово-разнотравных и пушицево-сфагновых сообществ. Торфяная залежь Николаевского рьяма имеет большую мощность (около 4 м), на 80% сложенную верховыми торфами, и характеризуется более молодым возрастом по сравнению с аналогичными болотами в лесостепи Барабинской низменности (около 2,6 тыс. лет). Установлено, что динамика геохимических индикаторов условий осадконакопления в торфяной залежи (количественных соотношений микроэлементов B/Ga и Ce/Y) хорошо соответствует по времени изменениям климатических условий, произошедших в голоцене на территории современной лесостепи Западной Сибири. Было выявлено, что образование Николаевского рьяма произошло в более холодный и влажный климатический период. Отмечены изменения климата в сторону более теплого и сухого (около 2,0 тыс. лет назад), затем холодного и влажного (1,4–1,2 тыс. лет назад) и далее, в период малого климатического оптимума, – снова теплого и сухого (1,0–0,8 тыс. лет назад). Последние 500 лет до настоящего времени происходят потепление и аридизация климатических условий в районе расположения изучаемого объекта.

Ключевые слова: верховое болото; болотообразование; торфяная залежь; ботанический состав торфа; геохимические индикаторы.

Введение

Представления об эволюции экосистем необходимы для понимания современного состояния природной среды и прогнозирования ее изменений под воздействием естественных и антропогенных факторов. На текущее со-

стояние природных комплексов большое влияние оказали климатические изменения в голоцене [1–5]. Многочисленные исследования подтверждают, что на современном историческом этапе активное антропогенное воздействие оказывает решающее влияние на функционирование всех природных экосистем, часто вызывая существенные их изменения [6–8]. Мониторинг таких изменений и динамическая оценка последствий антропогенного воздействия являются важным ключом к сохранению природных экосистем.

Систематическое и углубленное исследование верховых сфагновых болот (рямов) в лесостепной зоне сильно тормозится ограниченностью сведений об эволюции и текущем состоянии выпуклых торфяников, находящихся на границе ареала их распространения. Экосистемы лесостепной зоны наиболее чувствительны к климатическим изменениям, которые могут быть хорошо идентифицированы [9–15]. Именно поэтому природные экосистемы лесостепной зоны являются перспективными и «легко откликающимися» объектами палеоклиматических и палеоэкологических реконструкций, включая расположенные здесь болота.

Несмотря на то, что верховые сфагновые болота распространены в разных ботанико-географических зонах Западной Сибири, наиболее уязвимыми к воздействию внешних климатических факторов они оказываются именно в лесостепной зоне [16]. Недостаточная осведомленность о функционировании верховых сфагновых болот лесостепи в прошлом и настоящем определяет необходимость проведения комплексного их исследования, без чего невозможны прогнозы развития в условиях воздействия на них естественных и антропогенных факторов.

Известно, что заболоченность Барабинской низменности Западной Сибири достигает 25% [16]. Основную часть этой области составляют низинные травяные болота. Верховые сфагновые болотные сообщества здесь весьма немногочисленны: сосново-кустарничково-сфагновые сообщества в рассматриваемом районе занимают не более 4–6% общей площади болот. В настоящее время такие «островки» представляют собой редкие реликтовые комплексы, находящиеся на границе ареала своего распространения [17]. Каждый подобный объект, с одной стороны, является реликтом, а с другой – на современном этапе своего развития характеризуется активным торфонакоплением [16]. На таких болотах обычно изменен характер растительности, вплоть до выпадения прежних и внедрения новых видов, не характерных для данных сообществ [18]. Считается, что их формирование на территории Барабинской низменности происходило преимущественно в более влажных и более холодных климатических условиях по сравнению с современными. Сейчас островные рьямы лесостепи развиваются в климатических условиях, характерных для зоны неустойчивого увлажнения [19–21]. В рамках данного климатического тренда и характерных для него условий экологическое состояние сфагновых болот лесостепной зоны будет напрямую зависеть от изменений видового состава растительных сообществ и их

торфяного профиля [18]. Поэтому изучение пространственно-временной динамики таких экосистем является обязательным условием для успешного прогнозирования их дальнейшего развития и сохранения.

Важным вспомогательным обстоятельством является то, что торфяная залежь скрывает в себе историю заболачивания и формирования растительного покрова региона на протяжении последних тысячелетий, становясь для исследователей уникальным объектом, который несет в себе информацию об условиях среды на протяжении всего времени существования этого объекта [22]. Основные характерные этапы формирования торфяника отражаются в специфическом напластовании слоев торфа разного ботанического состава. Стратиграфия торфяных отложений является неотъемлемым элементом описания и характеристики развития болот, так как позволяет выявлять региональные и подзональные особенности генезиса и эволюции болотных массивов. На основании детального изучения ботанических и некоторых геохимических характеристик торфяной залежи лесостепных сфагновых болот могут быть выявлены временные этапы их развития, проведена реконструкция растительных сообществ, произраставших на тот момент, определены особенности водного режима и торфонакопления как отклик на климатические изменения в голоцене [23–24].

Целью данной работы является изучение особенностей формирования торфяной залежи Николаевского рья – представителя верховых болот лесостепи Западной Сибири. Для этого необходимо исследовать особенности строения торфяной залежи рья, определить возможные этапы развития данного болота и описать изменения некоторых геохимических индикаторов торфонакопления, которые напрямую связаны с известными изменениями климатических условий, произошедших в голоцене. Для решения поставленных задач следует получить экспериментальные результаты по ботаническому составу, степени разложения, физико-химическим свойствам и возрасту торфов.

Материалы и методики исследования

Работы проведены в Барабинской лесостепи на болотном массиве возле поселка Николаевка 2-я (Убинский район Новосибирской области). Основные исследования выполнены в августе и сентябре 2008 и 2010 гг. Объект изучения – сосново-кустарничково-сфагновое болото, известное как Николаевский рям (N 55°09', E 79°02'). Это верховое болото, территориально приуроченное к Западно-Сибирской провинции тростниковых и крупноосоковых болот [16, 25] и находящееся в непосредственном контакте с сообществами «займищного» типа [16, 18, 26]. Согласно результатам более ранних наблюдений [18, 27–29] экологическое состояние этого объекта является наиболее благополучным по сравнению с большинством других верховых болот лесостепи. Несмотря на частые пожары, случающиеся на ряме, а так-

же частичное вытаптывание, здесь полностью сохранился моховой покров, в котором преобладают сфагновые мхи.

Площадь болотного массива составляет приблизительно 200 га. Для исследования ботанического состава выбрана торфяная колонка глубиной 430 см, отбуренная с помощью торфяного бура в предполагаемом генетическом центре болотного массива, в его центральной части. Отбор образцов для определения ботанического состава торфа производился последовательно послойно каждые 10 см до минерального горизонта.

Рядом с колонкой для определения ботанического состава отобраны образцы торфа из нескольких колонок для исследования физико-химических свойств и элементного состава торфа глубиной 400 см. Отбор образцов торфа производился послойно каждые 25 см до минерального горизонта.

Аналитические работы по определению физико-химических свойств (рН, зольность, объемный вес), степени разложения и ботанического состава торфа выполнялись стандартными методами [30–32]. Определение концентраций отдельных химических микроэлементов (В, Ga, Се, Y) после предварительного кислотного разложения сухого размолотого торфа проводили методом масс-спектрометрии (ICP–MS) с индуктивно связанной аргонной плазмой на квадрупольном масс-спектрометре Agilent 7500сe (США) согласно известной методике [33]. На основании этих экспериментальных данных рассчитаны геохимические индикаторы условий осадконакопления В/Ga и Се/Y, предложенные ранее А.И. Сысо [34–35], и найдено их соответствие климатическим условиям формирования торфа [4, 36]. Содержание бора и отношение В/Ga являются индикаторами термических характеристик климата, а отношение Се/Y характеризует его влажность. Возраст торфяной толщи исследуемого болота был оценен исходя из мощности торфяника и средней скорости торфонакопления, установленной ранее на примере других лесостепных яров [16].

Результаты исследования и обсуждение

Растительный покров Николаевского яра представлен сосново-кустарничково-сфагновыми сообществами. Разреженный древесный ярус состоит из сосны *Pinus sylvestris* L. высотой до 10 м с примесью березы *Betula pubescens* Ehrh. Микрорельеф яра хорошо выражен: до 50% его площади занимают кочки, высота которых достигает 30–40 см, а диаметр – до 1,5 м. Среди кустарничковых видов массово представлены *Ledum palustre* L. (с проективным покрытием 40%), *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. (до 40%) и *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. (5%). В травяном ярусе преобладает *Rubus chamaemorus* L., изредка встречается *Eriophorum vaginatum* L. Доминантами мохового покрова являются сфагновые мхи *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. и *Sphagnum capillifolium* (Ehrh) Hedw. (80% проективного покрытия). На периферии сосново-кустарничково-сфагновая яровая расти-

тельность граничит с тростниковыми и осоково-тростниковыми сообществами. Уровень болотных вод большую часть вегетационного периода колеблется в пределах 30–60 см ниже поверхности мохового покрова. По растительности Николаевский рям представляется довольно типичным для исследуемой территории лесостепной зоны Западной Сибири. Однако при сравнении растительности Николаевского рямя с другими известными рьями этой климатической зоны [18] нельзя не заметить, что на последних заметно увеличена доля зеленых мхов. Это явное различие отражает характерные регрессивные процессы, происходящие на других рьях и связанные в основном с деятельностью человека. Таким образом, для специалистов-исследователей Николаевский рям выгодно отличается от других территориально близких объектов, поскольку не затронут в заметной степени негативными антропогенными процессами.

Почвы исследуемого болотного массива представлены торфяными олиготрофными [37] или болотными верховыми на средних (1–2 м) и глубоких торфах (> 2 м) [38]. Максимальная мощность торфяной колонки составляет 430 см. Объемный вес торфа по глубине залежи изменяется слабо – от 0,04 до 0,08 г/см³. Средняя зольность торфов небольшая и составляет около 3,9% ($n = 15$) при высокой кислотности (рН – около 3) (рис. 1). По совокупности полученных нами физико-химических показателей торфяную залежь следует отнести к верховому типу [39]. Установлено, что торфяные отложения слабо обогащены минеральными включениями, попадающими на болото с атмосферными осадками. При этом основные минеральные частицы, обнаруженные в торфяной залежи, – это угли (обугленные растительные остатки и частицы сажи), образовавшиеся в результате пожаров естественного или антропогенного происхождения.

Микроскопическое изучение ботанического состава торфа показывает, что верхняя часть торфяной залежи Николаевского рямя (около 70% мощности всей залежи) сформирована в основном фускум-торфом низкой степени разложения (от 5 до 20%) (рис. 2). Здесь же в небольшом количестве присутствуют другие верховые торфы – ангустифолиум-торф, сфагновый и пушицево-сфагновый (около 12% мощности залежи), каждый со степенью разложения 10–20%. Интересно, что количественная составляющая толщи, приходящаяся на переходный и низинный торфы, довольно мала – около 19%. Из них на долю переходных торфов приходится 5%, представленных сфагновым торфом средней степени разложения (30–35%), а на долю низинных торфов – около 14%. Основание залежи сложено напластованием сфагнового (скваррозум торф), травяно-сфагнового, пушицево-сфагнового и древесно-травяного торфов, степень разложения которых изменяется от 25% в скваррозум-торфе до 55% в древесно-травяном торфе. Следовательно, торфяную залежь Николаевского рямя следует классифицировать как фускум-залежь, поскольку более 50% залежи сложено фускум-торфом [39]. Согласно полученным результатам при формировании залежи вклад торфов «эвтрофный–мезотрофный–олиготрофный» может быть определен в соотношении 3:1:18.

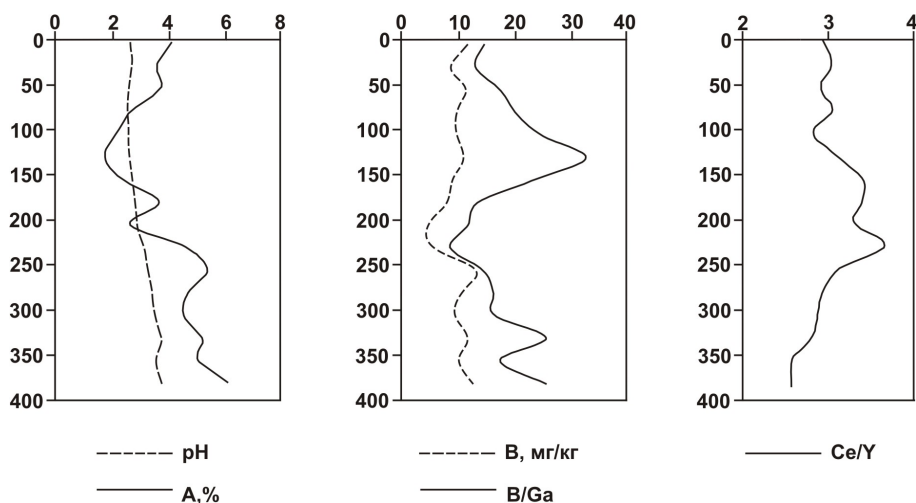


Рис. 1. Распределение зольности, кислотности и геохимических индикаторов осадконакопления в торфяной залежи Николаевского ряма.

По горизонтали: *A* – зольность, %; *B* – концентрация бора, мг/кг сухого веса торфа; по вертикали: мощность торфяной залежи, см

[**Fig. 1.** Distribution of ash content, acidity and some geochemical indicators of sedimentation conditions in the Nikolaevka ryam peat deposits. The X-axis: *A* - Ash content, %; *B* - Boron concentration, mg/kg of dry peat; the Y-axis - The depth of peat deposits, cm]

Преобладающий в залежи фускум-торф характеризуется высоким содержанием в нем остатков *Sphagnum fuscum* (от 40 до 70%, иногда до 100%), могут присутствовать остатки *S. magellanicum*, *S. angustifolium* (до 10–15%). В травянистых остатках встречается пушица, в древесных – остатки коры сосны и вересковых кустарничков. Ангустифолиум-торф характеризуется преобладанием остатков *S. angustifolium* (до 50–95%), наличием *S. fuscum* и *S. magellanicum*, из трав – пушица, из древесных – остатки сосны и вересковых кустарничков. Сфагновый торф представляет собой сборный вид, в растительном волокне которого приблизительно в равных соотношениях присутствуют *S. fuscum*, *S. magellanicum* и *S. angustifolium* с примесью пушицы и кустарничков. Пушицево-сфагновый торф сложен остатками пушицы и сфагновых мхов (*S. angustifolium*) с примесью кустарничков, сосны, осок.

Сфагновый переходный торф формируют остатки олиготрофных (*S. angustifolium*) и эвтрофных (*S. squarrosum*) мхов (от 45 до 90%). Присутствуют остатки осок и пушицы.

Сфагновый низинный торф состоит из остатков эвтрофных сфагновых мхов (в нашем исследовании – *S. squarrosum*, от 70 до 100%). В травянистых остатках отмечены осоки, вейник, вахта, в древесных – кустарнички. Травяно-сфагновый торф сложен остатками трав в различном их сочетании и сфагновых мхов с примесью гипновых мхов, среди древесных – остатки березы. Пушицево-сфагновый торф состоит из остатков пушицы (до 40%)

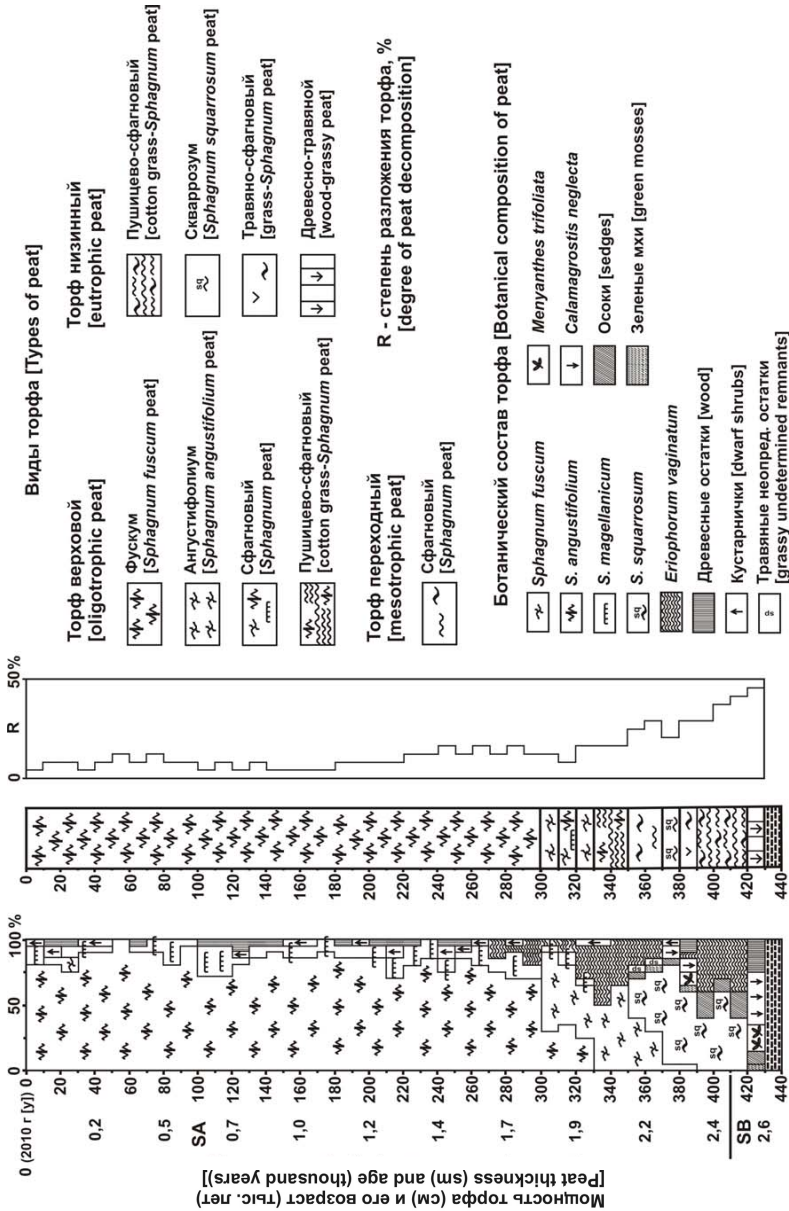


Рис. 2. Ботанический состав, степень разложения и возраст торфяных отложений Николаевского яма (первая диаграмма – ботанический состав и возраст торфов*, вторая – виды торфа, третья – степень разложения торфа). *Период: SB – суббореальный, SA – субатлантический [Fig. 2. The botanical composition and the age of the peat deposits* (Diagrams 1 and 2), and the degree of decomposition (Diagram 3) of the Nikolaevka ryam. *Period: SB - Subboreal, SA - Subatlantic]

и эвтрофных сфагновых мхов (*S. squarrosum*, 40–50%) с примесью осок. Древесно-травяной торф характеризуется содержанием древесных остатков сосны, березы и др. (от 15 до 35%) и большим количеством травянистых остатков – осок, вахты, вейника с примесью пушицы, хвоща, тростника, сальника. Ни один из травянистых остатков количественно не преобладает. В торфе встречаются остатки сфагновых и гипновых мхов.

Наши данные по ботаническому составу хорошо согласуются с литературными, касающимися болот лесостепи на территориях Новосибирской и Челябинской областей, где отмечается наличие мощных залежей верхового торфа (до 80–90%) в указанных болотных массивах (таблица).

Ботаническая характеристика торфяной залежи лесостепных рямов
[Botanical characteristics of peat deposits from forest-steppe ryams]

Название объекта [Object]	Местоположение [Location]	Типы торфа, % в торфяной колонке [Types of peat, % in peat column]				Мощность залежи, м [Depth of deposits, m]
		верховой [oligotrophic]	в том числе фускум [including fuscum peat]	переходный [meso- trophic]	низинный [eutro- phic]	
Убинский рям ¹ [Ubinskiy ryam ¹]	Новосибирская обл. [Novosibirsk oblast]	57	57	7	36	3,5
Гуськовский рям ¹ [Gus'kovskiy ryam ¹]	Новосибирская обл. [Novosibirsk oblast]	92	92	3	5	9,3
Убинский рям ² [Ubinskiy ryam ²]	Новосибирская обл. [Novosibirsk oblast]	85	85	6	9	4,7
Беглян-ский рям ² [Beglyanskiy ryam ²]	Новосибирская обл. [Novosibirsk oblast]	83	50	0	16	3,6
Рям в окрестностях с. Саломатово ³ [Salomatovo ryam ³]	Челябинская обл. [Chelyabinsk oblast]	79	21	14	7	3,5
Николаевский рям [Nikolaevka ryam]	Новосибирская обл. [Novosibirsk oblast]	81	70	5	14	4,3

Примечание. ¹ – [16]; ² – [20]; ³ – [40].
[Note. ¹ – [16]; ² – [20]; ³ – [40]].

На низинный торф в них приходится от 5 до 36%; доля переходного торфа при этом изменяется от 0 до 7%. Исключением является рям в окрестностях с. Саломатово Челябинской области, для которого, как известно, несколько дольше длилась мезотрофная стадия торфообразования. Поэто-

му здесь наблюдается повышенное содержание переходного торфа (14%). Одновременно для этого ряма исследователи отмечают пониженную мощность фускум-торфа (до 21%) и доминирование магелланикум-торфа (до 50%). Для рямов Новосибирской области характерным обстоятельством является то, что во время олиготрофной стадии их развития был отложен в основном фускум-торф с небольшой примесью других торфов – ангустифолиум-торфа, сфагнового, пушицево-сфагнового (Николаевский и Беглян-ский рямы). Во время мезотрофной стадии развития лесостепных верховых болот отлагался преимущественно сфагновый переходный торф. Эвтрофная стадия развития этих болот характеризуется накоплением осокового, осоково-тростникового, тростниково-сфагнового, сфагнового и гипнового видов торфа. Николаевский рям является некоторым исключением, поскольку его начальное торфонакопление характеризуется древесно-травяным и пушицево-сфагновым видами торфа.

Представленные данные указывают на общую характерную особенность лесостепных верховых болот и изученного Николаевского ряма. Согласно стратиграфии их торфяной залежи, лесостепные рямы характеризуются преобладающей толщей верхового торфа (преимущественно фускум) и небольшими слоями переходного и низинного торфов, что, по-видимому, является прямым следствием определенной однородности климатических условий и в первую очередь экологических условий, в которых они формировались.

При сравнении рямов лесостепной и таежной зон Западной Сибири последние отличаются многообразием стратиграфии, которая различается в зависимости от региональной и геоморфологической приуроченности, обуславливающей специфику их развития. Рямы таежной зоны, располагающиеся в центральных частях болотных массивов, характеризуются фускум-либо комплексной торфяной залежью, реже – шейхцеригово-сфагновой, ангустифолиум, магелланикум, шейхцериговой, пушицевой, переходной или смешанной топяной залежью с преобладанием характерных торфов [5, 16, 24, 26]. Рямы Барабинской лесостепи характеризуются только фускум-залежью. В рямах таежной зоны может отсутствовать эвтрофная стадия, а торфонакопление начинается с мезотрофной и даже олиготрофной стадии, что зависит от условий водно-минерального питания растений и геоморфологических условий развития болота. Болотообразование в лесостепи начинается в условиях богатого минерального питания вследствие засоленности подстилающих грунтов и высокой минерализации грунтовых вод, поэтому начинается с эвтрофной стадии [16, 41].

Отличительная особенность торфяной залежи исследуемого болота от других лесостепных рямов выявлена для эвтрофной стадии торфонакопления на начальном этапе развития болота (см. рис. 2). Основание залежи сложено напластованием скваррозум-торфа, травяно-сфагнового, пушицево-сфагнового и древесно-травяного торфов, тогда как для других лесостепных рямов эвтрофная стадия характеризуется накоплением осокового,

осоково-тростникового, тростниково-сфагнового, сфагнового и гипнового видов торфа. Для исследуемого рьяма характерно преобладание в нижних горизонтах торфа пушицы (*E. vaginatum*), вейника (*Calamagrostis neglecta*), несолевыносливого вида мхов (*Sphagnum squarrosum* Crome).

Вероятный процесс болотообразования происходил следующим образом. В березовом колке, со временем подвергшемся заболачиванию, благодаря прогрессирующему опреснению поселяются влаголюбивые виды трав (вахта, вейник) и гипновых мхов. Они способствуют отложению древесно-травяного торфа в основание залежи. Вследствие сложившегося водного режима происходит вытеснение древесного яруса с одновременным увеличением доли травяного и мохового ярусов. В этот период развития накапливаются пушицево-сфагновый, травяно-сфагновый и сфагновый (*Sphagnum squarrosum* Crome) низинный торфы, а также создаются условия для перехода эвтрофной стадии развития болота в следующую – мезотрофную, и далее в олиготрофную. В других лесостепных рьямах, исследованных и описанных ранее, начало болотообразовательного процесса характеризовалось не поселением *Sphagnum squarrosum*, а появлением и расселением другого доминирующего вида торфа – *Sphagnum teres* (Schimp) Ångstr. – как более солевыносливого [16, 41]. Согласно литературным данным, на эвтрофной стадии болотообразования лесостепных рьямов преобладали тростниковые сообщества, сообщества корневищных и кочкарных осок [16, 20, 40], тогда как для Николаевского рьяма характерны березово-разнотравные и пушицево-сфагновые сообщества. Эти данные означают, что исследуемый рям не вписывается в полной мере в ставшую классической схему развития болот лесостепи, предложенную О.Л. Лисс и др. [16]. Для Николаевского рьяма вклад осок слабо отражен в торфяной залежи, зато здесь преобладает пушица. Это отличие в ботаническом составе торфа может быть связано с некоторыми особенностями локальных условий среды и климата, при которых формировалось исследуемое болото. Возможная схема развития Николаевского рьяма приведена на рис. 3.

Полученные нами расчетные датировки в сочетании с данными стратиграфии позволили детально реконструировать динамику растительности центральной части болота. Согласно нашим данным, ее формирование на этом участке началось на месте переувлажненного березового колка с эвтрофной стадии не позднее 2,6 тыс. лет назад и связано с существованием березово-разнотравного сообщества (I). Через 100 лет происходит выпадение древесного яруса и образование болота с пушицево-сфагновым (II), травяно-сфагновым (III) и сфагновым (IV) со *S. squarrosum*, а затем – сфагновым (V) со *S. squarrosum* + *S. angustifolium* сообществами, которые существовали и развивались далее на протяжении следующих 500 лет. Затем начинается переход от мочажинного растительного покрова к рьяму, произошедший около 2,1 тыс. лет назад через стадию пушицево-сфагновых сообществ (VI) с *S. angustifolium* (VI) и *S. angustifolium* + *S. fuscum* (VII) к сосново-кустарнич-

ково-пушицево-сфагновому (VIII) и сосново-кустарничково-сфагновому (IX) со *S. fuscum*, существующему и в настоящее время. По нашим оценкам, переход к растительному сообществу, характеризующему современный этап развития болота, произошел около 1,6 тыс. лет назад.

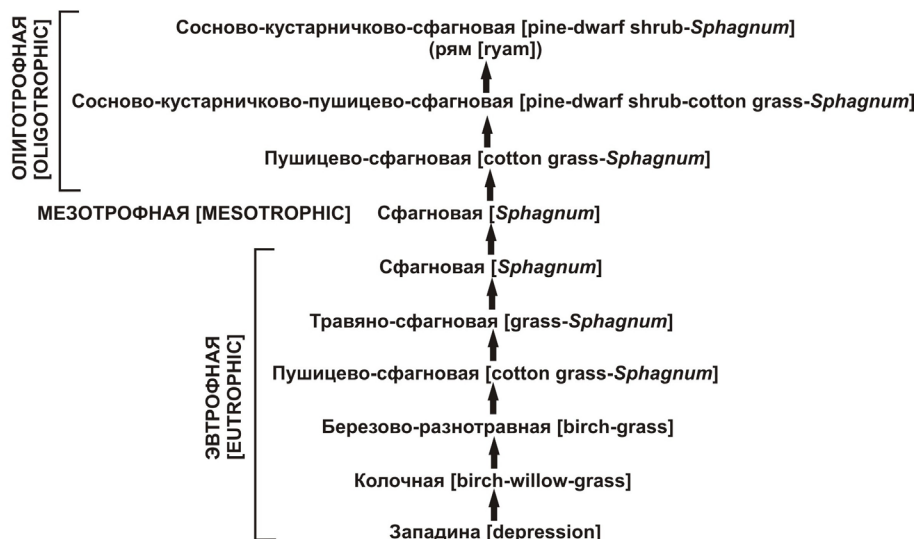


Рис. 3. Схема развития Николаевского рям
[Fig. 3. The scheme of the Nikolaevka ryam evolution]

Таким образом, Николаевский рям оказывается значительно моложе (около 2,6 тыс. лет) многих других описанных сосново-кустарничково-сфагновых болот лесостепи Барабинской низменности [16, 26]. Например, возраст Убинского рям оценивается исследователями как 4,4 тыс. лет, Гуськовского рям – 3,6 тыс. лет. В целом же следует отметить, что все перечисленные лесостепные рям являются намного более молодыми образованиями, чем сосново-кустарничково-сфагновые болота таежной зоны Западно-Сибирской равнины.

Климатические изменения, происходившие в голоцене на территории лесостепной зоны Барабинской низменности, не могли не найти своего отражения в развитии исследуемого торфяника. Для того чтобы выявить и проследить такое влияние, специалистами применяются разные подходы и методики. Например, можно провести детальный анализ геохимических индикаторов условий осадконакопления – количественных соотношений микроэлементов бор/галлий (B/Ga) и церий/иттрий (Ce/Y) [34, 35], характеризующих изменение воздушных потоков, приносящих аэрозоли разного химического состава на поверхность болотного массива. Проведенный нами анализ распределения по торфяной залежи значений этих геохимических индикаторов (см. рис. 1) показал существенное немонотонное варьирова-

ние значений индикаторов по всей торфяной толще с наличием выраженных минимумов и максимумов. Это означает, что на протяжении всего процесса формирования исследуемой залежи происходили многократные долговременные изменения направлений доминирующих воздушных потоков, что неизбежно влекло смену климата. Согласно оценкам возраста торфяных отложений, рассчитанных нами на основании известной величины средней скорости торфообразования (1,64 мм/год), образование изучаемого болотного массива происходило преимущественно во времена более холодного и более влажного периода – около 2,6 тыс. лет назад, т.е. в конце суббореального периода [4, 36].

Чтобы перепроверить эту оценку возраста и убедиться в ее адекватности, мы попытались выявить взаимосвязь указанных выше геохимических индикаторов осадконакопления с климатическими условиями торфообразования, характерными для указанного временного периода. Так, известное повышение температуры климата, наблюдаемое в Барабе около 2,0 тыс. лет назад, совпадает по временной шкале с увеличением содержания бора до 11,7 мг/кг и ростом количественного соотношения В/Ga до значения 25,6 в торфяной залежи Николаевского рьяма на глубине 330 см, т.е. соответствующее изменение климата было отражено в торфе и может быть легко идентифицировано. Происходившее одновременно с повышением температуры снижение общего количества осадков нашло отражение в уменьшении соотношения Се/Y в торфе до 2,6 на глубине 350 см. Более позднее похолодание климата на территории Западной Сибири и Барабы, случившееся примерно 1,4–1,2 тыс. лет назад, коррелирует с понижением содержания бора (до 4,4 мг/кг) и соотношения В/Ga (до 8,5) в торфе на глубине 200–230 см, а увеличение количества осадков – с возрастанием соотношения Се/Y (до 3,7) на глубине 230 см. Период малого климатического оптимума (1,3–0,6 тыс. лет назад), характеризующийся повышением температуры климата и уменьшением общего количества осадков, нашел отражение в той части торфяной залежи Николаевского рьяма, возраст которой нами определен как 1,0–0,8 тыс. лет (на глубине 100–150 см): здесь наблюдаются увеличение содержания бора (до 10,8 мг/кг), увеличение соотношения В/Ga до максимальной величины 32,8, а также минимизация соотношения Се/Y (2,8). Аридизация и увеличение температуры климата Западной Сибири, которые длятся последние 500 лет до настоящего времени [36], прослеживаются по изменению геохимических индикаторов в верхней части торфяного профиля исследуемого болота на глубине 0–30 см (см. рис. 1). Это означает, что полученные нами оценки возраста торфа хорошо согласуются с климатическими изменениями, произошедшими на территории юга Западной Сибири и конкретно в Барабе [9, 10, 12, 14, 15].

Подтверждается, что время возникновения исследуемого болота приходится на холодный и влажный период, который для Барабы определяется как «холодный период» 3,4–2,3 тыс. лет назад [10] и 3,0–2,5 тыс. лет назад [14]

или «холодный и влажный» период 5,0–2,0 тыс. лет назад [15]. Аналогичный «холодный и влажный» период для Кулунды датируется 3,8–2,0 тыс. лет назад [12]. Далее происходили повышение температуры и снижение количества осадков, отмеченные нами около 2 тыс. лет назад, и этот временной интервал соответствует описанным в литературе «сухому» периоду в Барабе 2,8–1,7 тыс. лет назад [10], «теплому и сухому» периоду на этой же территории 2,0–0,8 тыс. лет назад [15] или в Кулунде – 2,0–1,9 тыс. лет назад [12], а также просто «теплому и сухому» периоду 1,9–0,6 тыс. лет назад [14]. Более поздние похолодание и увеличение количества осадков, оцененные нами по возрасту 1,4–1,2 тыс. лет назад, находят литературные подтверждения в изменении климата на «более холодный и влажный» в Барабе 1,8–0,6 тыс. лет назад [10], «более холодный» в интервале 1,9–0,6 тыс. лет назад [14] и «более влажный» в Кулунде в период 1,9–0,2 тыс. лет назад [12]. Период 1,0–0,8 тыс. лет назад, охарактеризованный нами как период малого климатического оптимума, согласуется с данными по Барабе об увеличении температуры, длящемся с 1,5 тыс. лет назад по настоящее время [15]. Аридизация климата, происходящая последние 500 лет, была отмечена рядом исследователей [9, 10, 12, 14].

Таким образом, наблюдается хорошее соответствие между описанными ранее региональными климатическими изменениями во времени и динамикой значений геохимических индикаторов осадконакопления, выявленных для послойных отложений торфяной толщи. Незначительные отклонения в оценках могут быть связаны с особенностями методов, использованных разными исследователями, разной точностью и чувствительностью к исследуемым объектам. Могут оказывать влияние какие-то локальные экологические условия и устойчивость (или восприимчивость) конкретной экосистемы к внешним воздействиям. Применительно к нашему объекту следует сделать необходимое уточнение. Мы не допускаем, что в торфонакоплении наблюдался перерыв. При этом большая часть торфяной залежи образована верховым торфом, сформированным в условиях атмосферного питания растительности. При таких условиях геохимический метод оказался более чувствительным к изменению климатических характеристик в голоцене. Ботанический состав торфа, характеризующий развитие болота во времени, напротив, демонстрирует гомеостаз экосистемы под влиянием факторов окружающей среды.

Полученные результаты показывают, что исследованная торфяная залежь оказалась очень чувствительной к наблюдавшимся в голоцене изменениям климата. Но эта чувствительность проявилась не столько в изменениях ботанического состава торфа (который оказался достаточно «консервативным»), сколько в динамике накопления и депонирования некоторых микроэлементов. Имея количественные изменения содержания в торфе этих микроэлементов, можно рассчитать некоторые геохимические индикаторы, которые позволяют очень точно реконструировать изменяющиеся климатические

условия в голоцене. В конечном итоге исследование торфяной залежи способствует выявлению и изучению региональных и локальных изменений окружающей среды на протяжении тысячелетий – в течение всего периода активного торфообразования исследуемого болота.

Заключение

По результатам исследования можно констатировать, что Николаевский рям обладает рядом сходных черт с другими описанными рьямами, расположенными на территории лесостепи Западной Сибири. Прежде всего необходимо указать на их мощный слой верхового торфа, небольшой слой низинного и совсем малую прослойку переходного торфа. К тому же исследуемое болото характеризуется довольно большой мощностью торфяной залежи (около 4 м), хотя и является более молодым по возрасту (около 2,6 тыс. лет) по сравнению с аналогичными болотами лесостепи Барабинской низменности. Полученные результаты хорошо дополняют ранее опубликованные научные данные об образовании и развитии верховых болот лесостепи Западной Сибири и подчеркивают некую уникальность, единообразие в их формировании. Наличие мощного слоя верхового торфа, ботанический состав которого мало изменяется по всей глубине колонки, несмотря на существенные колебания климатических условий и других внешних воздействий, указывает на значительную устойчивость (невосприимчивость) экосистемы, находящейся на олиготрофной стадии развития.

Вместе с тем торфяная залежь Николаевского рьяма отличается от других лесостепных рьямов эвтрофной стадией торфонакопления, для которой характерно напластование древесно-травяного, пушицево-сфагнового, травяно-сфагнового и сфагнового (скваррозум) торфов, в формировании которых значительную роль играли такие виды, как *Eriophorum vaginatum*, *Calamagrostis neglecta* и *Sphagnum squarrosum* Crome, что может свидетельствовать о преобладании березово-разнотравных и пушицево-сфагновых сообществ на ранних этапах развития исследуемого болота.

Динамика изменения геохимических индикаторов (количественных соотношений микроэлементов В/Ga и Ce/Y в торфе), которые отражают условия осадконакопления на всем периоде формирования торфяной залежи, хорошо соответствует известным изменениям климатических условий на территории современной лесостепи Западной Сибири в голоцене. Таким образом, лесостепные рьямы Западной Сибири являются не просто «хрупкими и неустойчивыми реликтовыми ландшафтами», нуждающимися в бережной охране, а уникальными летописями событий прошлого, несущими в себе ценную информацию об изменчивости внешних климатических и других условий в голоцене на территории лесостепи.

Авторы благодарят сотрудников лабораторий биогеоценологии и биогеохимии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск): канд. биол. наук Н.П. Миронычеву-Токареву, Н.П. Косых, канд. биол. наук Н.Г. Коронатову, канд. биол. наук Е.К. Вишнякову, канд. биол. наук Ю.В. Ермолова и канд. биол. наук С.А. Худяева за помощь в проведении исследований. Авторы выражают благодарность канд. биол. наук Н.А. Черновой (лаборатория мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск) за помощь в определении ботанического состава и степени разложения образцов торфа. Авторы также признательны канд. геол.-минерал. наук О.С. Покровскому (University of Toulouse, GET CNRS, Франция) за предоставленную возможность выполнения аналитических масс-спектрометрических исследований.

Литература

1. Роде А.А. Почвообразовательный процесс и эволюция почв. М. : ОГИЗ, 1947. 140 с.
2. Соколов И.А., Торгульян В.О. Взаимодействие почвы и среды: почва-память и почва-момент // Изучение и освоение природной среды. М. : Наука, 1976. С. 150–164.
3. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 199 с.
4. Орлова Л.А., Волкова В.С. Голоцен Барабы: стратиграфия и радиоуглеродная хронология. Новосибирск : Наука, 1990. 125 с.
5. Прейс Ю.И. Детальная реконструкция функционального состояния болота как отклик на изменения континентального климата голоцена (средняя тайга Западной Сибири) // Известия Томского политехнического университета. 2015. Т. 326, № 2. С. 90–102.
6. Неронов В.В., Королева Е.Г. Биогеографическая уникальность и антропогенная трансформация экосистем верхового болота Целау (Калининградская область) // Известия Российской академии наук. Сер. географическая. 2013. № 3. С. 55–62.
7. Бузмаков С.А. Биоиндикация техногенной трансформации экосистем на территории нефтяных месторождений по состоянию микробного комплекса // Географический вестник. Экология и природопользование. 2014. № 2. С. 64–78.
8. Безель В.С., Жуйкова Т.В., Гордеева В.А. Геохимия травянистых биогеоценозов: биогенные циклы химических элементов при загрязнении природной среды тяжелыми металлами // Геохимия. 2015. № 3. С. 252–263.
9. Zakh V.A., Ryabogina N.E., Chlachula J. Climate and environmental dynamics of the mid-to-late Holocene settlement in the Tobol–Ishim forest-steppe region, West Siberia // Quaternary International. 2010. Vol. 220, № 1–2. PP. 95–101.
10. Krivonogov S.K., Takahara H., Yamamuro M., Preis Yu.I., Khazina I.V., Khazin L.B., Kuzmin Ya.V., Safonova I.Yu., Ignatova N.V. Regional to local environmental changes in southern Western Siberia: evidence from biotic records of mid to late Holocene sediments of Lake Beloye // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2012. Vol. 331–332. PP. 177–193.
11. Krivonogov S.K., Yamamuro M., Takahara H., Kazansky A.Y., Klimin M.A., Bobrov V.A., Safonova I.Y., Phedorin M.A., Bortnikova S.B. An abrupt ecosystem change in Lake Beloye, southern Western Siberia: Palaeoclimate versus local environment // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2012. Vol. 331–332. PP. 194–206.
12. Rudaya N., Nazarova L., Nourgaliev D., Palagushkina O., Papin D., Frolova L. Mid-late Holocene environmental history of Kulunda, southern West Siberia: vegetation, climate and humans // Quaternary Science Reviews. 2012. Vol. 48. PP. 32–42.

13. Жилич С.В., Рудая Н.А., Кривоногов С.К. Изменение растительности и климата в районе озера Малые Чаны в позднем голоцене // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2016. Т. 7, № 1 (13). С. 68–75.
14. Khazin L.B., Khazina I.V., Krivonogov S.K., Kuzmin Ya.V., Prokopenko A.A., Yi S., Burr G.S. Holocene climate changes in southern West Siberia based on ostracod analysis // Russian Geology and Geophysics. 2016. Vol. 57, № 4. PP. 574–585.
15. Zhilich S., Rudaya N., Krivonogov S., Nazarova L., Pozdnyakov D. Environmental dynamics of the Baraba forest-steppe (Siberia) over the last 8000 years and their impact on the types of economic life of the population // Quaternary Science Reviews. 2017. Vol. 163. PP. 152–161.
16. Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слукa З.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула : Гриф и К°, 2001. 584 с.
17. Мугако А.Л. Особо охраняемые природные территории Новосибирской области. Памятники природы: рьямы. Новосибирск : Наука, 2006. 12 с.
18. Наумов А.В., Косых Н.П., Паршина Е.К., Артымук С.Ю. Верховые болота лесостепной зоны, их состояние и мониторинг // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, № 2. С. 251–259.
19. Кац Н.Я., Кац С.В. Об эволюции ландшафта южной части Западной Сибири по данным изучения торфяников // Труды конференции по спорово-пыльцевому анализу. М. : Изд-во МГУ, 1950. С. 63–79.
20. Хотинский Н.А. О положении границы между лесом и степью в Западной Сибири в эпохи среднего и позднего голоцена // Лесоведение. 1970. № 6. С. 40–47.
21. Пологова Н.Н., Дюкарев А.Г. Островные рьямы на юге таежной зоны Западной Сибири // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее : материалы международного полевого симпозиума / под ред. А.А. Титляновой, М.И. Дергачевой. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2014. С. 96–98.
22. Бляхарчук Т.А. История растительности юго-востока Западной Сибири в голоцене по данным ботанического и спорово-пыльцевого анализа торфа // Сибирский экологический журнал. 2000. № 5. С. 659–668.
23. Прейс Ю.И., Бобров В.А., Сороковенко О.Р. Особенности современной аккумуляции минерального вещества на олиготрофных болотах юга лесной зоны Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2010. № 336. С. 204–210.
24. Лапшина Е.Д., Пологова Н.Н., Мульдияров Е.Я. Болота водораздельных равнин юга лесной зоны Западной Сибири // Krylovia. Сибирский ботанический журнал. 2000. Т. 1, № 2. С. 38–43.
25. Романова Е.А. Типы болотных массивов и закономерное распределение их на территории Западной Сибири // Типы болот СССР и принципы их классификации / под ред. Т.Г. Абрамовой, М.С. Боч, Е.А. Галкиной. Л. : Наука, 1974. С. 167–174.
26. Лисс О.Л., Березина Н.А. Болота Западно-Сибирской равнины. М. : Изд-во МГУ, 1981. 208 с.
27. Косых Н.П. Биологическая продуктивность болот лесостепной зоны // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2009. № 3 (81). С. 87–90.
28. Косых Н.П. Растительность болот лесостепной зоны Западной Сибири // Экосистемы Центральной Азии: исследования, сохранение, рациональное использование : материалы / под ред. С.С. Курбатской. Кызыл, 2012. С. 291–293.
29. Косых Н.П. Влияние пожаров на биоразнообразие и продуктивность болот лесостепи // Природно-техногенные комплексы: рекультивация и устойчивое функционирование / под ред. В.А. Андроханова. Новосибирск, 2013. С. 301–303.

30. ГОСТ 11306-2013. Торф и продукты его переработки. Методы определения зольности. Введ. 2015-01-01. М. : Стандартинформ, 2014. 5 с.
31. ГОСТ 28245-89. Торф. Методы определения ботанического состава и степени разложения. М. : Изд-во стандартов, 1989. 6 с.
32. Большой практикум: физикохимия, биология и комплексная переработка торфа : учеб. пособие / под ред. Л.И. Инишевой. Томск : Изд-во Томск. гос. пед. ун-та, 2007. 120 с.
33. Krachler M., Mohl C., Emons H., Shotyk W. Analytical procedures for the determination of selected trace elements in peat and plant samples by inductively coupled plasma mass spectrometry // *Spectrochimica Acta. Part B: Atomic Spectroscopy*. 2002. Vol. 57. PP. 1277–1289.
34. Сысо А.И. Закономерности распределения химических элементов в почвообразующих породах и почвах Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2007. 277 с.
35. Syso A.I., Peregon A.M. The features of peat-accumulation process at the southern slope of the Great Vasyugan Bog // *Contemporary Problems of Ecology*. 2009. Vol. 2, № 2. PP. 124–127.
36. Архипов С.А., Волкова В.С. Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во НИЦ ОИГТМ СО РАН, 1994. 106 с.
37. Классификация и диагностика почв России / под ред. Л.Л. Шишова, В.Д. Тонконогова, И.И. Лебедевой, М.И. Герасимовой. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
38. Классификация и диагностика почв СССР / под ред. В.В. Егорова, Е.Н. Ивановой, В.М. Фридланда. М. : Колос, 1977. 225 с.
39. Матухин Р.Г., Матухина В.Г., Васильев И.П. и др. Классификация торфов и торфяных залежей Западной Сибири / под ред. Н.Н. Уланова. Новосибирск : Изд-во НИЦ ОИГТМ СО РАН, 2000. 90 с.
40. Денисенков В.П., Ивченко Т.Г., Кузьмина Е.Ю. Болота северной лесостепи Западно-Сибирской низменности в пределах Челябинской области // *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Сер. 7. Геология, география*. 2013. № 4. С. 131–141.
41. Бахнов В.К. Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса. Новосибирск : Наука, 1986. 193 с.

*Поступила в редакцию 15.05.2017 г.; повторно 30.07.2017 г.; 20.10.2017 г.;
принята 09.11.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.*

Авторский коллектив:

Степанова Вера Андреевна – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).

E-mail: verastep1985@rambler.ru

Волкова Ирина Ивановна – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Биологического института, с.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Научно-исследовательского института биологии и биофизики Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: volkovhome@yandex.ru

For citation: Stepanova VA, Volkova II. Genesis features of the Nikolaevka ryam in the forest-steppe of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:202–223. doi: 10.17223/19988591/40/12 In Russian, English Summary

Vera A. Stepanova¹, Irina I. Volkova²¹ Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation² Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Genesis features of the Nikolaevka ryam in the forest-steppe of Western Siberia

Native ecosystems of the forest-steppe zone are most sensitive to climate change, which determines their prospects as a *scientific* object of both paleoclimatic and paleoecological reconstructions. The forest-steppe raised bogs (ryams) are unique objects; their peat deposit contains information about the genesis and evolution of bogs, as well as environmental conditions throughout their lifetime. A lack of knowledge about forest-steppe bogs' life in the past and the present determines the necessity of the study for a possible forecasting of their evolution under the conditions of native and anthropogenic factors. The aim of this work was to study the peculiarities of the peat deposit formation of the Nikolaevka ryam which is a representative of raised bogs of the forest-steppe of Western Siberia.

This research was carried out in the bog area in the Baraba forest-steppe near Nikolaevka-2 village (Ubinskiy district, Novosibirsk oblast). The main studies were conducted in August-September, 2008 and 2010. The object of the study was a pine-dwarf shrub-*Sphagnum* bog known as Nikolaevka ryam (N 55°09', E 79°02'), whose area is approximately 200 hectares. We studied the botanical composition, the degree of peat decomposition, the physicochemical properties (ash content, acidity), the age of the peats, as well as the content of microelements (B, Ga, Ce, Y) in the peat deposit. On the basis of quantitative assessment of microelement content, we calculated geochemical indicators of sedimentation - B/Ga and Ce/Y. The boron content and the B/Ga ratio are an indicator of the climate temperature change, while the Ce/Y ratio characterizes the moisture condition. We estimated the age of the peat deposit of the bog based on both the thickness of the bog peat and the average peat accumulation rate established earlier for other forest-steppe ryams.

According to the obtained results, the Nikolaevka ryam is characterized by a large capacity of peat deposit (about 4 m), although it is younger in age (no more than 2.6 thousand years) as compared with similar bogs of the forest-steppe of the Baraba lowland. As for peat deposits of forest-steppe ryams, a thick layer of the oligotrophic peat, a thin layer of the eutrophic peat and a very small interlayer of the mesotrophic peat one are typical. The peat contribution to the formation of the Nikolayevka ryam deposit is determined as 3:1:18 for "eutrophic-mesotrophic-oligotrophic" peats (See Fig. 2). The genesis of the bog and other forest-steppe ryams differs by the eutrophic stage of peat accumulation, which is characterized by the bedding wood-grassy, cotton grass *Sphagnum*, grass-*Sphagnum* and *Sphagnum* (*S. squarrosum*) peats. It may indicate the predominance of birch-grassy and cotton grass-*Sphagnum* communities in the early stages of evolution of the studied bog. The dynamics of the change in geochemical indicators, which is connected with the sedimentation conditions during the all-time peat deposit formation, is in good agreement with the known changes in climate conditions on the territory of the modern forest-steppe of Western Siberia in the Holocene. It was revealed that the formation of the Nikolaevka ryam occurred in a colder and wetter climate period. As noted, the climate changed from warmer and drier (about 2.0 thousand years ago) to colder and wetter (1.4-1.2 thousand years ago), and again, in the period of a small climate optimum, to a warm and dry climate (1.0-0.8 thousand years ago). Warming and aridization of climate conditions in the area of the bog occurs from 500 years to the present time. The obtained results highlight the

uniformity of the formation and evolution of raised bogs of the forest-steppe of Western Siberia. The weak variability of the botanical composition throughout the depth of the column, despite the significant changes in climate conditions and other external impacts, indicates a significant stability of the ecosystem at the oligotrophic stage of evolution. Thus, forest-steppe ryams of Western Siberia are unique chronicles of the events in the past, bearing in themselves valuable information on the variability of climate changes and other external conditions in the Holocene.

The article contains 3 Figures, 1 Table and 41 References.

Key words: ryam; bog formation; peat deposit; botanical composition of peat; geochemical indicators.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-34-50008/mol-nr).

Acknowledgment: The authors thank our colleagues from the Laboratory of Biogeocenology and Biogeochemistry of the Institute of Soil Science and Agrochemistry (Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk) - NP Myronycheva-Tokareva, Cand. Sci. (Biol.), NP Kosykh, Cand. Sci. (Biol.), NG Koronatova, Cand. Sci. (Biol.), EK Vishnyakova, Cand. Sci. (Biol.), YuV Ermolov, Cand. Sci. (Biol.), and SA Khudyaev, Cand. Sci. (Biol.), for help with the study. The authors are also grateful to NA Chernova, Cand. Sci. (Biol.) (Laboratory for Monitoring Forest Ecosystems, Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk) for help in determining both the botanical composition and the decomposition degree of peat samples. Special thanks go to Dr. Oleg S. Pokrovsky (University of Toulouse, GET CNRS, France) for the possibility to use analytical mass spectrometry.

References

1. Rode AA. Pochvoobrazovatel'nyy protsess i evolyutsiya pochv [Soil formation process and soil evolution]. Moscow: OGIZ Publ.; 1947. 140 p. In Russian
2. Sokolov IA, Torgulyan VO. Vzaimodeystvie pochvy i sredy: pochva-pamyat' i pochva-moment [Soil and environment interaction: Soil-memory and soil-moment]. In: *Izucheniye i osvoeniye prirodnoy sredy* [Environment study and development]. Neyshtadt MI, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1976. pp. 150-164. In Russian
3. Khotinskiy NA. Golotsen Severnoy Evrazii [The Holocene of northern Eurasia]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 199 p. In Russian
4. Orlova LA, Volkova VS. Golotsen Baraby: stratigrafiya i radiouglerodnaya khronologiya [The Holocene of the Baraba region: Stratigraphy and radiocarbon chronology]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1990. 125 p. In Russian
5. Preis YuI. Detailed reconstruction of bog functional state as a response to continental climate changes in Holocene (the middle taiga of Western Siberia). *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Geo Assets Engineering*. 2015;326(2):90-102. In Russian, English Summary
6. Neronov VV, Koroleva EG. Biogeographical Uniqueness and Anthropogenic Transformation of the Tselau Upland Swamp Ecosystems (Kaliningrad oblast). *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*. 2013;3:55-62. doi: [10.15356/0373-2444-2013-3-55-62](https://doi.org/10.15356/0373-2444-2013-3-55-62) In Russian
7. Buzmakov SA. Bioindication industrial transformation ecosystem in the oil fields as microbial complex. *Geograficheskiiy vestnik = Geographical Bulletin*. 2014;2:64-78. In Russian
8. Bezel VS, Zhuikova TV, Gordeeva VA. Geochemistry of grass biocenoses: Biogenic cycles of chemical elements at contamination of the environment with heavy metals. *Geochemistry International*. 2015;53(3):241-252. doi: [10.1134/S0016702915030039](https://doi.org/10.1134/S0016702915030039)

9. Zakh VA, Ryabogina NE, Chlachula J. Climate and environmental dynamics of the mid-to-late Holocene settlement in the Tobol-Ishim forest-steppe region, West Siberia. *Quaternary International*. 2010;220(1-2):95-101. doi: [10.1016/j.quaint.2009.09.010](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.09.010)
10. Krivonogov SK, Takahara H, Yamamuro M, Preis YuI, Khazina IV, Khazin LB, Kuzmin YaV, Safonova IYu, Ignatova NV. Regional to local environmental changes in southern Western Siberia: evidence from biotic records of mid to late Holocene sediments of Lake Beloye. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012;331-332:177-193. doi: [10.1016/j.palaeo.2011.09.013](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.09.013)
11. Krivonogov SK, Yamamuro M, Takahara H, Kazansky AY, Klimin MA, Bobrov VA, Safonova IY, Phedorin MA, Bortnikova SB. An abrupt ecosystem change in Lake Beloye, southern Western Siberia: Palaeoclimate versus local environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012;331-332:194-206. doi: [10.1016/j.palaeo.2012.02.030](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.02.030)
12. Rudaya N, Nazarova L, Nourgaliev D, Palagushkina O, Papin D, Frolova L. Mid-late Holocene environmental history of Kulunda, southern West Siberia: Vegetation, climate and humans. *Quaternary Science Reviews*. 2012;48:32-42. doi: [10.1016/j.quascirev.2012.06.002](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.06.002)
13. Zhilich SV, Rudaya NA, Krivonogov SK. Late Holocene climate and vegetation changes around lake Malye Chany. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2016;7(1):68-75. Available at: <http://journals.eco-vector.com/EDGCC/article/view/6338> (accessed 10.09.2017). In Russian
14. Khazin LB, Khazina IV, Krivonogov SK, Kuzmin YaV, Prokopenko AA, Yi S, Burr GS. Holocene climate changes in southern West Siberia based on ostracod analysis. *Russian Geology and Geophysics*. 2016;57(4):574-585. doi: [10.1016/j.rgg.2015.05.012](https://doi.org/10.1016/j.rgg.2015.05.012)
15. Zhilich S, Rudaya N, Krivonogov S, Nazarova L, Pozdnyakov D. Environmental dynamics of the Baraba forest-steppe (Siberia) over the last 8000 years and their impact on the types of economic life of the population. *Quaternary Science Reviews*. 2017;163:152-161. doi: [10.1016/j.quascirev.2017.03.022](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.03.022)
16. Liss OL, Abramova LI, Avetov NA, Berezina NA, Inisheva LI, Kurnishkova TV, Sluka ZA, Tolpysheva TYu, Shvedchikova NK. Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie [Bog systems of Western Siberia and their environmental meaning]. Tula: Grif and K° Publ.; 2001. 584 p. In Russian
17. Mugako AL. Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Novosibirskoy oblasti. Pamyatniki prirody: Ryamy [Protected natural areas of Novosibirsk oblast. Natural monuments: Ryams]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2006. 12 p. In Russian
18. Naumov AV, Kosykh NP, Parshina EK, Artymuk SYu. Forest-steppe raised bogs, their condition and monitoring. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2009;16(2):251-259. In Russian
19. Katz NYa, Katz SV. Ob evolyusii landshafta yuzhnoy chasti Zapadnoy Sibiri po dannym izucheniya torfyanikov [On the landscape evolution of the southern Western Siberia according to peatland studies]. In: *Trudy konferentsii po sporovo-pyl'tsevomu analizu* [Proceedings of the conference on spore-pollen analysis]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1950. pp. 63-79. In Russian
20. Khotinskiy NA. O polozenii granitsy mezhdu lesom i step'yu v Zapadnoy Sibiri v epokhi srednego i pozdnego golozena [The boundary position between forest and steppe of Western Siberia during the Middle and Late Holocene]. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 1970;6:40-47. In Russian
21. Pologova NN, Dyukarev AG. Ostrovnyye ryamy na yuge taezhnoy zony Zapadnoy Sibiri [Island ryams in southern taiga of Western Siberia]. In: *West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: Past and present. Proceedings of the Fourth International Field Symposium*. Titlyanova AA, Dergacheva MI, editors. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2014. pp. 96-98. In Russian

22. Blyakharchuk TA. Istoriya rastitel'nosti yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri v golotsene po dannym botanicheskogo i sporovo-pyl'tsevogo analiza torfa [History of vegetation in the South-East of West Siberia in the Holocene by the data of botanic and spore-pollen analysis of peat]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2000;5:659-668. In Russian
23. Preys YuI, Bobrov VA, Sorokovenko OR Features of recent mineral substance accumulation in oligotrophic bogs of the south of the forest zone of Western Siberia. *Tomsk State University Journal*. 2010;336:204-210. In Russian
24. Lapshina ED, Pologova NN, Mouldiyarov EYa. The watershed plain wetlands in south of forest zone of West Siberia. *Krylovia. Sibirskiy botanicheskiy zhurnal*. 2000;1(2):38-43. In Russian
25. Romanova EA. Tipy bolotnykh massivov i zakonomernoe raspredelenie ikh na territorii Zapadnoy Sibiri [Types of bog massifs and their regular distribution in Western Siberia]. In: *Tipy bolot SSSR i printsipy ikh klassifikatsii* [Bog types of the USSR and principles of their classification]. Abramova TG, Botch MS, Galkina EA, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. pp. 167-174. In Russian
26. Liss OL, Berezina NA. Bolota Zapadno-Sibirskoy ravniny [Bogs of the West-Siberian plain]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1981. 208 p. In Russian
27. Kosykh NP. Biology productivity of bogs in forest-steppe. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2009;3:87-90. In Russian
28. Kosykh NP. Rastitel'nost' bolot lesostepnoy zony Zapadnoy Sibiri [Bog vegetation of Western Siberia forest-steppe] In: *Ecosystems of Central Asia: Research, conservation, and rational utilization*. Proceedings of the XI Ubsunur International Symposium. Kurbatskaya SS, editor. Kyzyl: Tuva State University, Publ.; 2012. pp. 291-293. In Russian
29. Kosykh NP. Vliyaniye pozharov na bioraznoobrazie i produktivnost' bolot lesostepi [Influence of fires on biodiversity and productivity of bogs in forest-steppe]. In: *Prirodno-tekhnogennyye komplekсы: rekultivatsiya i ustoychivoe funktsionirovaniye* [Natural and technogenic complexes: reclamation and sustainable functioning. Proceedings]. Androkhanova VA, editor. Novosibirsk: Siberian Branch of the RAS Publ.; 2013. pp. 301-303. In Russian
30. *State Standard GOST 11306-2013*. Torf i produkty ego pererabotki. Metody opredeleniya zol'nosti [Peat and peat products. Ash determination methods]. Introd. 01-01-2015. Moscow: Standartinform Publ., 2014. 5 p. In Russian
31. *State Standard GOST 28245-89*. Torf. Metody opredeleniya botanicheskogo sostava i stepeni razlozheniya [Peat. Methods for determining the botanical composition and decomposition degree]. Moscow: Standartinform Publ., 1989. 6 p. In Russian
32. *A Large Workshop: Physical chemistry, biology and complex peat processing*. Textbook. Inisheva LI, editor. Tomsk: TGPU Publ.; 2007. 120 p.
33. Krachler M, Mohl C, Emons H, Shotyk W. Analytical procedures for the determination of selected trace elements in peat and plant samples by inductively coupled plasma mass spectrometry. *Spectrochimica Acta. Part B: Atomic Spectroscopy*. 2002;57:1277-1289. doi: [10.1016/S0584-8547\(02\)00068-X](https://doi.org/10.1016/S0584-8547(02)00068-X)
34. Syso AI. Zakonomernosti raspredeleniya khimicheskikh elementov v pochvoobrazuyushchikh porodakh i pochvakh Zapadnoy Sibiri [Regularities of distribution of chemical elements in soil-formations rocks and soils of Western Siberia]. Novosibirsk: Siberian Branch of the RAS Publ.; 2007. 277 p. In Russian
35. Syso AI, Peregon AM. The features of peat-accumulation process at the southern slope of the Great Vasyugan Bog. *Contemporary Problems of Ecology*. 2009;2(2):124-127. doi: [10.1134/S1995425509020064](https://doi.org/10.1134/S1995425509020064)
36. Arkhipov SA, Volkova VS. Geologicheskaya istoriya, landshafty i klimaty pleystotsena Zapadnoy

- Sibiri [Geological history, landscapes and climates of the Pleistocene in Western Siberia]. Novosibirsk: NITs OIGM, Siberian Branch of the RAS Publ.; 1994. 106 p. In Russian
37. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI, editors. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
38. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR* [Classification and diagnostics of soils in the USSR]. Egorova VV, Ivanova EN, Fridlanda VM, editors. Moscow: Kolos Publ.; 1977. 225 p. In Russian
39. Matukhin RG, Matukhina VG, Vasiliev IP. *Klassifikatsiya torfov i torfyanykh zalezhey Zapadnoy Sibiri* [Classification of peat and peat deposits in Western Siberia]. Ulanov NN, editor. Novosibirsk: NITs OIGM, Siberian Branch of the RAS Publ.; 2000. 90 p. In Russian
40. Denisenkov VP, Ivchenko TG, Kuzmina EYu. Bolota severnoy lesostepi Zapadno-Sibirskoy nizmennosti v predelakh Chelyabinskoy oblasti [Mires of northern forest-steppe of Western Siberia in Chelyabinsk oblast]. *Vestnik Saint-Petersburg University. Series 7*. 2013;4:131-141. In Russian, English Summary
41. Bakhnov VK. Biogeokhimicheskie aspekty bolotoobrazovatel'nogo protsessa [Biogeochemical aspects of bog formation]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. 193 p. In Russian

Received 15 May 2017; Revised 30 July 2017; 20 October 2017;

Accepted 09 November 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Stepanova Vera A, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrent'eva Pr., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: verastep1985@rambler.ru

Volkova Irina I, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University; Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: volkovhome@yandex.ru

УДК 597.2/.5

doi: 10.17223/19988591/40/13

А.А. Чемагин

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск, Россия

Особенности летнего распределения рыб в акватории Горнослинкинской зимовальной русловой ямы р. Иртыш

Работа выполнена в рамках темы ФНИ: «Оценка состояния зимовальных русловых ям как элемент стратегии сохранения популяций сиговых и осетровых рыб Обь-Иртышского бассейна» (№ государственной регистрации 116020510083).

Показаны особенности вертикального распределения рыб на р. Иртыш в акватории Горнослинкинской зимовальной русловой ямы (Уватский район Тюменской области). Рассмотрены 4 условных горизонта водной толщи: поверхностно-пелагический (<10 м), 1-й пелагический (10–20 м), 2-й пелагический (20–30 м), придонно-пелагический (>30 м). Исследование выполнено на основе современной гидроакустической методики (RapCor) с борта маломерного судна; обработка полученных данных производилась с помощью специального программного обеспечения. Установлена статистически значимая корреляционная (высокая и заметная) связь между распределением рыб одних семейств в сопредельных слоях водной толщи ямы и распределением рыб различных семейств. Поверхностно-пелагический горизонт наиболее интенсивно осваивается карповыми рыбами всех размеров, 1-й пелагический горизонт – окуневыми, сиговыми и группой нераспознанных рыб. При рассмотрении каждого горизонта отмечена закономерность: снижение доли карповых и увеличение доли сиговых и окуневых рыб от поверхности ко дну. При анализе численности рыб установлено, что для карповых происходит уменьшение численности в направлении от поверхности ко дну, для окуневых, сиговых и группы нераспознанных рыб снижение численности происходит от 1-го пелагического горизонта в сторону поверхности, а затем ко дну. Различия в вертикальном распределении отмечены для рыб различных размеров и различных семейств.

Ключевые слова: водоток; вертикальное распределение; горизонтальное распределение; корреляционная связь распределения; окно антихищничества; зимовальная яма.

Введение

Водные организмы, в том числе рыбы, значительную часть своего жизненного цикла проводят в зонах оптимального предела воздействия таких факторов, как кормовой ресурс, гидродинамические условия и др. Такое распределение дает им явное преимущество с точки зрения роста и энергетических затрат. Преимущества такой стратегии поведения описаны в ра-

ботах [1–2]; материалы по изучению влияния турбулентных потоков рек и средних избираемых температур на наличие кормовых объектов представлены в [3]. Отмечается, что терморегуляционно-пищевое поведение проявляется в наиболее стратифицированных водоемах, где водообмен замедленный либо полностью отсутствует, а это, как правило, озера [3].

Вертикальное распределение рыб различных семейств сходно с описанием модели распределения животных в гетерогенных местообитаниях («Ideal Free Distribution (IFD) with Costs») [4–5] и зависит и от биотических (доступность пищи, конкуренция) [6], и от абиотических факторов (скорость течения) [7]. Мигрировать мирных рыб заставляют хищники, а не изменение температурного фактора. Такой факт отмечен в исследованиях различных групп гидробионтов; сигналы хищников вызывают реакцию избегания у жертв [8–12].

Все исследования вертикального и горизонтального распределения рыб различных семейств выполнялись чаще на озерах. Участки рек со значительными глубинами (зимовальные ямы) являются естественными концентраторами рыб в зимний период. Особенности распределения рыб на таких участках в летний период – вопрос малоизученный. Актуальными в настоящее время являются также такие вопросы, как функционирование русловых ям в период открытой воды, отношения рыб в системе хищник – жертва (окуневые – карповые, сиговые – карповые, сиговые – окуневые), наличие зависимостей горизонтального и вертикального распределения рыб различных семейств на речных участках и их величины.

Во многом питание как мирных, так и хищных видов рыб (захват пищи, ориентация в пространстве) определяется степенью освещенности [13]; ориентация на жертву или хищника может происходить за счет зрения и обоняния [14–15]. Освещенность значительно изменяется в зависимости от глубины водоема. При возрастании глубины снижается вероятность визуального обнаружения жертвы. Зависимость вертикального распределения гидробионтов [16] от освещенности получила название «anti-predation window» (окно антихищничества). Уход в различные слои водной толщи имеет и сезонную динамику [17], которая объясняется избеганием рыбацких птиц, при этом максимальная активность рыб фиксируется в сумеречные периоды [18–20].

Цель работы – выявить закономерности вертикального и горизонтального распределения рыб в русловой зимовальной яме на р. Иртыш в период открытой воды.

Материалы и методики исследований

Исследования выполнены в летний период (26 июня 2015 г.) на Горнослинкинской русловой зимовальной яме р. Иртыш (533–536-й км от устья), на территории Уватского района Тюменской области (координаты: 58°43'35,58"N, 68°41'45,75"E).

Максимальная глубина ямы более 41 м, ширина русла в этот период превышала 500 м. Площадь этого водного объекта в весенне-летний период превышает 150 га.

Для определения средней плотности рыб с восстановлением размерного состава использовали гидроакустический программно-технический комплекс PanCog (ООО «Промгидроакустика») с вертикальным обзором методом двойного луча, рабочими частотами 50 kHz и 200 kHz и встроенным аналогово-цифровым преобразователем эхосигнала. Методика работы с комплексом PanCog предусматривает проведение гидроакустических съемок с движущихся плавсредств. Гидроакустическая съемка распределения рыб в исследуемой акватории осуществлялась с моторной лодки при движении галсами согласно общепринятым методикам [21].

На основании измеренных в процессе гидроакустических съемок значений силы цели TS (дБ) *in situ* можно определить длину тела рыб, используя известные уравнения регрессий. Ранее эти уравнения были получены для наиболее массовых видов рыб Нижнего Иртыша из семейств карповых, окуневых и сиговых [22].

Для контроля видового состава и биологического состояния рыб применяли лов контрольными ставными и плавными сетями (размер ячеи 14, 25, 35, 45, 55, 65 мм, длина сети 35–75 м). Статистическая обработка данных производилась в программе StatSoft STATISTICA 10. Проверка показала, что значения плотности распределения рыб различных семейств не являются нормально распределенными данными, хотя при $n > 100$, критерий Шапиро–Уилка всегда $p \leq 0,05$. При дальнейшем анализе данных использовали непараметрические показатели. Оценку степени статистической значимости различий распределения рыб по уровням водной толщи выполняли с помощью критерия знаков.

Для удобства анализа распределения рыб в акватории ямы на больших глубинах (более 40 м) выполнено условное разделение водной толщи на 4 горизонта: поверхностно-пелагический (< 10 м), 2 пелагических (10–20, 20–30 м) и придонно-пелагический (> 30 м).

В связи с тем, что распределение рыб различных семейств зависит от характера питания, наличия кормовых объектов, отношений в системе хищник – жертва, для оценки величины и силы корреляции распределения использовали коэффициент Спирмена для 2 зависимых показателей. Величину корреляции оценивали по следующей шкале: слабая (0,1–0,3), умеренная (0,3–0,5), заметная (0,5–0,7), высокая (0,7–0,9), очень высокая (0,9–1).

Для достижения цели работы определены следующие задачи: изучить распределение рыб, относящихся к различным семействам (карповые, окуневые, сиговые), в акватории Горнослинкинской зимовальной русловой ямы; рассчитать корреляции распределения рыб различных таксономических групп, распределение размерных рядов и семейств рыб по горизонтам водной толщи в летний период.

Результаты исследования

Водная экосистема р. Иртыш играет важную роль в формировании водных биологических ресурсов, в первую очередь рыбных всего Обь-Иртышского бассейна.

По данным контрольного лова в районе наших исследований рыбное население представлено характерными видами для Нижнего Иртыша: стерлядь (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758); нельма (*Stenodus leucichthys nelm* Pallas, 1773); плотва (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758); язь (*Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758); елец (*Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758); лещ (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758); золотой карась (*Carassius carassius* Linnaeus, 1758); серебряный карась (*Carrassius auratus* Linnaeus, 1758); окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758); ерш (*Gimnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758); судак (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758); щука (*Esox lucius* Linnaeus, 1758); налим (*Lota lota* (Linnaeus, 1758). По данным проведенного дистанционного эхотрического зондирования, основная часть рыбного населения на исследованных водотоках представлена карповыми (Cyprinidae) – 66,96%, доля окуневых (Percidae) – 21,95%, сиговых (Coregonidae), доля нераспознанных (осетровые, налимовые, щуковые), всегда составляла менее 10% от зарегистрированной совокупности рыб.

Установлено, что в распределении представителей семейств окуневых и сиговых, которые в районе наших исследований представлены только хищными видами, обнаружена интересная закономерность. На глубине от поверхности до горизонтов 20–30 м возрастала доля окуневых – с 15,07 до 35,89%, доля сиговых – с 4,6 до 9,26%. На глубине более 30 м доля сигов оставалась примерно такой же – 8,09% (рис. 1).

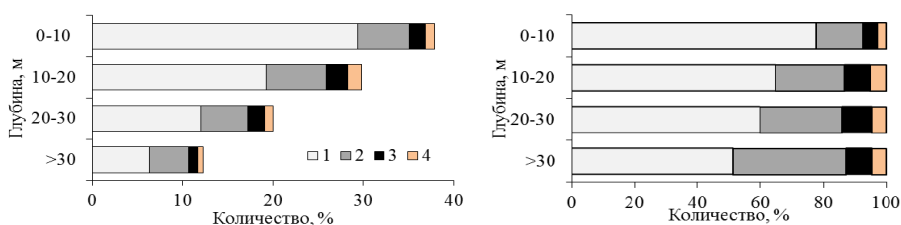


Рис. 1. Процентное распределение зарегистрированных групп рыб (слева) и их общего числа (справа) по горизонтам водной толщи Горнослинтинской зимовальной русловой ямы по результатам гидроакустической съемки, 23.06.2015 г. (1 – карповые, 2 – окуневые, 3 – сиговые, 4 – нераспознанные)

[Fig. 1. Percentage ratio of registered fish groups (left) and their total number, (right) along the horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression according to the results of hydroacoustic survey of the Irtysh river, June 23, 2015 (1 - Cyprinidae, 2 - Percidae, 3 - Coregonidae, 4 - Not identified)
On the X-axis - Percentage ratio of registered fish groups; on the Y-axis - Horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression]

Распределение таксономических и размерных групп рыб по горизонтам водной толщи. По всей водной толще исследуемой акватории доминировали карповые: на глубине менее 10 м – 77,64%, 10–20 м – 64,70%, 20–30 м – 59,77%, на глубине более 30 м их доля минимальная – 51,31% (см. рис. 1).

Карповые. Из карповых видов в поверхностно-пелагическом слое водной толщи доминировала молодь размером от 5 до 15 см, ее доля в общей совокупности зарегистрированных рыб составляла 20,63%, доля ранней молоди (менее 5 см) в открытой части акватории ямы рассматриваемого горизонта составляла 0,91%. Из представителей этого семейства здесь отмечены наибольшие доли рыб остальных размерных рядов, за исключением особей, имеющих длину тела 30–35 см, их доля составляла 0,16% (рис. 2)

В 1-м пелагическом слое водной толщи и в остальных также отмечено преобладание молоди (5–15 см) карповых, причем их численность снижалась в направлении к придонно-пелагическому горизонту. Таким распределением в поверхностно-пелагическом и 1-м пелагическом слоях не характеризовался размерный ряд карповых рыб, имеющих длину тела 30–35 см; максимальная их доля по горизонтам отмечена в 1-м пелагическом слое – 0,14%. При рассмотрении водной толщи от поверхности ко дну наблюдалось убывание доли карповых по горизонтам. Различия распределения карповых рыб всегда статистически значимы ($p < 0,05$ и $p < 0,001$), за исключением сравнения поверхностно-пелагического и верхнего пелагического горизонтов ($p = 0,10$).

Окуневые. Для абсолютного большинства размерных рядов окуневых максимальными величинами распределения, включая и раннюю молодь (длина тела менее 5 см), характеризовался 1-й пелагический слой, в отличие от карповых. Полное отсутствие здесь отмечено для самых крупных рыб этого семейства (30 см и более). Самые крупные особи, длина тела которых превышает 35 см, зарегистрированы только в поверхностно-пелагическом горизонте, их доля составила 0,03%. Анализ распределения окуневых по горизонтам водной толщи от поверхности ко дну показал, что максимальная доля (а значит, и численность) этих рыб отмечена в 1-м пелагическом горизонте.

Несколько меньшее их число наблюдали в поверхностно-пелагическом горизонте, дальнейшее уменьшение числа этих рыб происходит во 2-м пелагическом и придонно-пелагическом горизонтах исследуемой акватории. Самые молодые особи (длина менее 5 см) зарегистрированы также по всей толще. Различия распределения окуневых рыб на глубинах статистически значимы ($p < 0,05$ и $p < 0,001$), за исключением сравнения поверхностно-пелагического с верхним пелагическим ($p = 0,59$), придонно-пелагическим ($p = 0,06$), 1-го пелагического – с придонно-пелагическим ($p = 0,10$) горизонтами.

Сиговые. Для сиговых (нельма) доминирование численности всех рыб – от молоди до крупноразмерных особей – отмечено для 1-го пелагического слоя, рыбы, длина тела которых более 35 см, одинаково распределены между данным горизонтом и поверхностно-пелагическим.

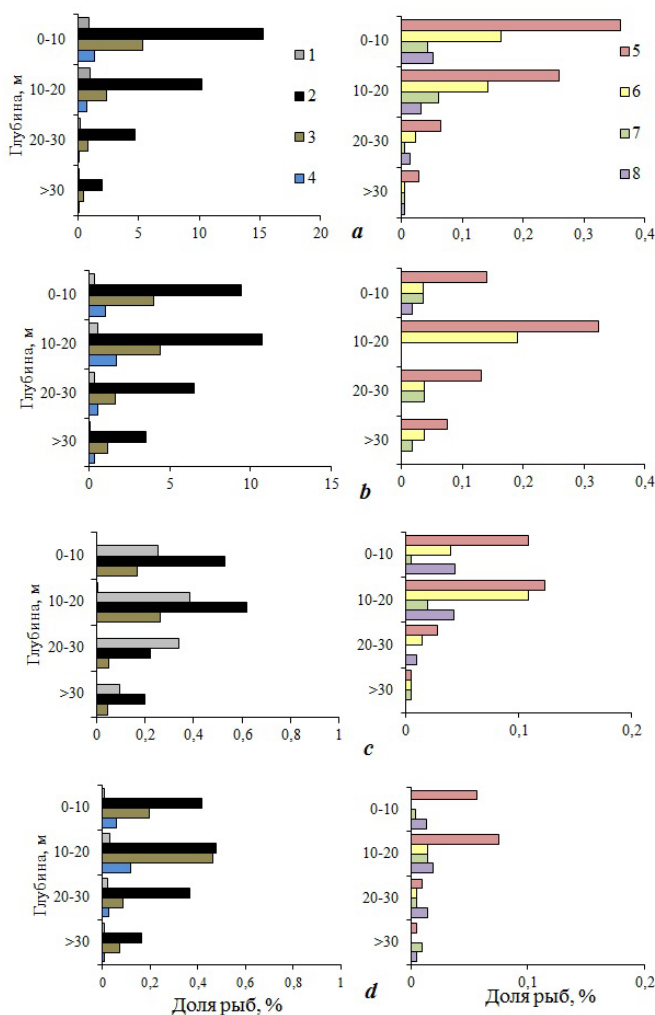


Рис. 2. Процентное распределение размерных групп от общего числа зарегистрированных рыб по горизонтам водной толщи Горнослинkinsкой зимовальной русловой ямы по результатам гидроакустической съемки, 23.06.2015 г. (а – карповые; б – окуневые; в – сиговые; д – нераспознанные). Размерные ряды рыб, см: 1 – <5; 2 – 5–10; 3 – 10–15; 4 – 15–20; 5 – 20–25; 6 – 25–30; 7 – 30–35; 8 – >35

[Fig. 2. The percentage of size groups of the total number of registered fish along the horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression according to the results of the hydroacoustic survey of the Irtysh river, June 23, 2015 (a - Cyprinidae, b - Percidae, c - Coregonidae, d - Not identified) The size groups of fish, cm: 1 - <5; 2 - 5-10; 3 - 10-15; 4 - 15-20; 5 - 20-25; 6 - 25-30; 7 - 30-35; 8 - >35.

On the X-axis - Percentage ratio of size groups of fish; on the Y-axis - Horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression]

Преобладают разновозрастные молодые особи длиной менее 15 см. Особи длиной 30–35 см не зарегистрированы только во 2-м пелагическом го-

ризонте, а длиной более 35 см – в придонно-пелагическом. Молодь длиной менее 5 см зарегистрирована только во 2-м пелагическом горизонте. Общая закономерность распределения по горизонтам схожа с таковой как у окуневых рыб. Статистическая значимость различий распределения ($p < 0,05$ и $p < 0,001$) по горизонтам отмечена для всех возможных сравнений, за исключением поверхностно-пелагического и 1-го пелагического слоев ($p = 0,63$) водной толщи ямы.

Нераспознанные рыбы. Распределение рыб различной длины тела, включая молодь длиной менее 5 см, по горизонтам схоже с распределением окуневых и сиговых рыб: наибольшая доля и, соответственно, численность зарегистрированы в 1-пелагическом слое. Здесь отмечена также концентрация особей длиной 25–30 см, которые полностью отсутствовали в поверхностно-пелагическом и придонно-пелагическом горизонтах водной толщи.

Молодь, длина тела которой менее 5 см, представлена по всем слоям, ее распределение характеризовалось также уменьшением численности в поверхностно-пелагическом слое и в направлении к придонно-пелагическому горизонту. Статистическая значимость отличия распределения ($p < 0,05$ и $p < 0,001$) по горизонтам отмечена также для всех возможных сравнений за исключением поверхностно-пелагического и 1-го пелагического слоев ($p = 0,56$).

Общая численность рыб закономерно снижалась от поверхности ко дну: поверхностно-пелагический горизонт – 1 191,21 тыс. экз., 1-й пелагический – 936,93 тыс. экз., 2-й пелагический – 631,37 тыс. экз., придонно-пелагический – 386,29 тыс. экз. (табл. 1), что составило 37,87; 29,78; 20,07; 12,28% соответственно.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Численность различных семейств рыб в горизонтах водной толщи
Горносlinkинской зимовальной русловой ямы по результатам
гидроакустической съемки**
[Number of fish of different families along the horizons of the water
column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression]

Глубина, м [Depth, m]	Численность, тыс. экз. [Number, thous.]				Всего по горизонту [Total along the horizon]
	Cyprinidae	Percidae	Coregonidae	Not identified	
>30	198,2	138,63	31,26	18,2	386,29
20–30	377,34	165,64	58,49	29,9	631,37
10–20	606,24	207,46	74,84	48,39	936,93
0–10	924,87	179,51	54,85	31,98	1 191,21
Итого [Total]	2106,65	691,24	219,44	128,47	3145,8

Рассмотрение группировки нераспознанных рыб показало, что максимальная их численность 48,39 тыс. экз. (2,38%) (см. табл. 1, рис. 1) зарегистри-

стрирована в 1-м пелагическом слое (10–20 м); в направлении от этого горизонта происходило снижение их численности как в сторону поверхности воды – 31,98 тыс. экз. (1,02%), так и в сторону дна – до 18,2 тыс. экз. (0,58%) (см. рис. 1, табл. 1).

В поверхностно-пелагическом слое (менее 10 м) по данным контрольного лова ставными и плавными сетями соотношение доли щуковых, осетровых и налимовых рыб составляет 64; 20; 16% соответственно, в пелагических слоях – 3; 87; 10%. При этом доля нераспознанных рыб в каждом из горизонтов водной толщи находилась на одном уровне: от глубин 10–20 м и до самого дна (более 30 м) ее величина составляла 4,71–5,16%, только в поверхностно-пелагическом слое ее значение уменьшилось почти в 2 раза – до 2,68% (см. рис. 1).

С целью определения особенностей распределения различных таксономических групп рыб (по плотности скоплений, экз/га) в горизонтальном и вертикальном аспектах по горизонтам водной толщи рассчитан коэффициент ранговой корреляции двух зависимых показателей Спирмена. В поверхностно-пелагическом слое (<10 м) между распределением плотности скоплений карповых и окуневых, сиговых рыб установлена положительная высокая коррелятивная связь ($R_s = 0,72$, $p < 0,05$), при сравнении карповых и нераспознанных видов отмечена заметная положительная корреляция меньшей степени ($R_s = 0,59$). При исследовании связи между распределением карповых видов этого водного горизонта с распределением карповых, окуневых в 1-м пелагическом слое (10–20 м), нераспознанных – в придонно-пелагическом (>30 м), установлено, что связь слабая ($R_s = 0,27$, $R_s = 0,22$, $R_s = 0,22$), но статистически значимая ($p < 0,05$). В сравнении с распределением сиговых, нераспознанных видов на глубинах 10–20 м, сиговых придонно-пелагического слоя (>30 м) коррелятивная связь умеренная ($R_s = 0,36$, $R_s = 0,43$, $R_s = 0,45$). Заметная статистически значимая ($p < 0,05$) корреляция отмечена при исследовании связи с распределением карповых, окуневых, сиговых рыб на глубине 20–30 м ($R_s = 0,50$, $R_s = 0,52$, $R_s = 0,55$) окуневыми из нижнего (придонно-пелагического) водного горизонта ($R_s = 0,51$) (табл. 2).

Исследование распределения карповых в 1-м пелагическом слое с применением коэффициента корреляции Спирмена показало наличие высокой связи с окуневыми и сиговыми рыбами, заметной связи – с нераспознанными видами этого горизонта ($R_s = 0,71$, $R_s = 0,75$, $R_s = 0,67$, при $p < 0,05$).

Умеренная коррелятивная связь отмечена при сравнении распределения карповых, окуневых, нераспознанных видов 2-го пелагического слоя на глубине 20–30 м ($R_s = 0,35$, $R_s = 0,41$, $R_s = 0,33$ при $p < 0,05$) с карповыми, сиговыми из придонно-пелагического горизонта водной толщи ($R_s = 0,45$, $R_s = 0,30$ при $p < 0,05$). Слабая связь отмечена в случае сравнения с распределением карповых, сиговых верхнего горизонта ($R_s = 0,27$, $R_s = 0,22$ при $p < 0,05$), сиговых 2-го пелагического и придонно-пелагического слоев ($R_s = 0,22$, $R_s = 0,20$ при $p < 0,05$) и нераспознанных рыб нижнего водного горизонта ($R_s = 0,30$ при $p < 0,05$).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Корреляционная связь плотностей распределения рыб различных таксономических групп по горизонтам водной толщи Горнослинкинской зимовальной русловой ямы (коэффициент Спирмена для двух зависимых показателей)
[Correlation of fish distribution densities of different taxonomic groups along the horizons of the water column of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression (Spearman's index for 2 dependent indicators)]

Переменные (зарегистрированные группы рыб)* [Variables (Registered groups of fish)*]	Ранговые корреляции Спирмена [Spearman's rank correlation]							
	CPR 1	PRC 1	CRG 1	N/I 1	CPR 2	PRC 2	CRG 2	N/I 2
CPR 1	1,00	0,72	0,72	0,59	0,27	0,20	0,36	0,43
PRC 1		1,00	0,62	0,62	0,17	0,27	0,36	0,33
CRG 1			1,00	0,54	0,22	0,24	0,30	0,39
N/I 1				1,00	0,06	0,14	0,11	0,23
CPR 2					1,00	0,71	0,75	0,67
PRC 2						1,00	0,72	0,57
CRG 2							1,00	0,65
N/I 2								1,00
CPR 3	0,50	0,38	0,51	0,25	0,35	0,30	0,49	0,39
PRC 3	0,52	0,42	0,51	0,28	0,41	0,44	0,58	0,36
CRG 3	0,55	0,46	0,55	0,26	0,22	0,19	0,40	0,29
N/I 3	0,38	0,31	0,30	0,31	0,33	0,36	0,45	0,29
CPR 4	0,16	0,13	0,06	0,09	0,45	0,48	0,53	0,33
PRC 4	0,51	0,46	0,51	0,32	0,08	0,11	0,27	0,28
CRG 4	0,45	0,37	0,45	0,33	0,20	0,29	0,32	0,28
N/I 4	0,22	0,24	0,16	0,13	0,30	0,35	0,50	0,31
	CPR 3	PRC 3	CRG 3	N/I 3	CPR 4	PRC 4	CRG 4	N/I 4
CPR 3	1,00	0,78	0,72	0,65	0,45	0,63	0,64	0,45
PRC 3		1,00	0,81	0,64	0,53	0,70	0,75	0,47
CRG 3			1,00	0,44	0,25	0,73	0,52	0,39
N/I 3				1,00	0,68	0,39	0,62	0,45
CPR 4					1,00	0,19	0,48	0,67
PRC 4						1,00	0,76	0,26
CRG 4							1,00	0,31
N/I 4								1,00

Примечание: * – Группы зарегистрированных рыб по горизонтам водной толщи: CPR 1 (карповые, <10 м), PRC 1 (окуневые, <10 м), CRG 1 (сиговые, <10 м), N/I 1 (нераспознанные, <10 м), CPR 2 (карповые, 10–20 м), PRC 2 (окуневые, 10–20 м), CRG 2 (сиговые, 10–20 м), N/I 2 (нераспознанные, 10–20 м), CPR 3 (карповые, 20–30 м), PRC 3 (окуневые, 20–30 м), CRG 3 (сиговые, 20–30 м), N/I 3 (нераспознанные, 20–30 м), CPR 4 (карповые, >30 м), PRC 4 (окуневые, >30 м), CRG 4 (сиговые, >30 м), N/I 4 (нераспознанные, >30 м). К нераспознанным видам рыб, по данным Э.С. Борисенко и соавт. [22], в бассейне Нижнего Иртыша относят рыб семейства осетровых, налимовых и щуковых, их идентификация по форме отраженного эхосигнала затруднена. Полужирным шрифтом отмечены величины критерия знаков на уровне $p < 0,05$.

[Note: *Groups of registered fish along the horizons of the water column: CPR 1 (cyprinidae, <10 m), PRC 1 (percidae, <10 m), CRG 1 (coregonidae, <10 m), N/I 1 (not identified, <10 m), CPR 2 (cyprinidae, 10-20 m), PRC 2 (percidae, 10-20 m), CRG 2 (coregonidae, 10-20 m), N / I 2 (not identified, 10-20 m), CPR 3 (cyprinidae, 20-30 m), PRC 3 (percidae, 20-30 m), CRG 3 (coregonidae, 20-30 m), N/I 3 (not identified, 20-30 m), CPR 4 (cyprinidae, > 30 m), PRC 4 (percidae, > 30 m), CRG 4 (coregonidae, > 30 m), N / I 4 (not identified, > 30 m). Not identified fish species in the basin of the Lower Irtysh river, according to E.S. Borisenko and co-authors [22], include fish of the families Acipenseridae, Lotidae and Esocidae; their identification in the form of the reflected echo signal is difficult. The values of the sign criterion at the level of $p < 0.05$ are in bold]

Исследование связи распределения карповых, сиговых рыб верхнего горизонта, нераспознанной группы 2-го пелагического слоя показало наличие статистически значимой заметной корреляции ($R_s = 0,50$, $R_s = 0,51$, $R_s = 0,65$ при $p < 0,05$).

Статистически значимая умеренная коррелятивная связь отмечена при сравнении с распределением всех зарегистрированных групп рыб 1-го пелагического горизонта: карповых, окуневых, сиговых и нераспознанных ($R_s = 0,35$, $R_s = 0,30$, $R_s = 0,49$, $R_s = 0,39$, при $p < 0,05$), окуневых верхнего горизонта ($R_s = 0,38$, $p < 0,05$), карповых, нераспознанных видов придонно-пелагического слоя ($R_s = 0,45$, $p < 0,05$).

Заметная величина корреляции коэффициента Спирмена выявлена между распределением карповых в придонно-пелагическом слое и сиговых 1-го пелагического горизонта ($R_s = 0,53$, $p < 0,05$), окуневых, нераспознанных 2-го пелагического ($R_s = 0,53$, $R_s = 0,68$, $p < 0,05$), нераспознанных придонно-пелагического горизонтов водной толщи ($R_s = 0,67$, $p < 0,05$). Умеренная корреляция установлена при сравнении распределений карповых, окуневых и нераспознанных групп рыб 1-го пелагического слоя ($R_s = 0,45$, $R_s = 0,48$, $R_s = 0,33$, $p < 0,05$), сиговых придонного горизонта ($R_s = 0,48$, $p < 0,05$); слабая, но статистически значимая корреляция имеет место при анализе распределения сиговых рыб 2-го пелагического слоя ($R_s = 0,25$, $p < 0,05$).

Статистически значимая заметная связь отмечена при определении величины корреляции между распределением окуневых в поверхностно-пелагическом слое и сиговыми, нераспознанными группами рыб этого горизонта ($R_s = 0,62$, $p < 0,05$), умеренная – при сравнении с распределением сиговых, нераспознанных рыб 1-го пелагического слоя ($R_s = 0,36$, $R_s = 0,33$, $p < 0,05$), окуневых, сиговых, нераспознанных 2-го пелагического горизонта ($R_s = 0,42$, $R_s = 0,46$, $R_s = 0,31$, $p < 0,05$).

Высокая степень корреляции установлена при анализе связи распределения окуневых и сиговых рыб в 1-м пелагическом горизонте ($R_s = 0,72$, $p < 0,05$), умеренная – при сравнении с нераспознанными видами рыб ($R_s = 0,57$, $p < 0,05$), окуневыми, нераспознанными рыбами 2-го пелагического слоя ($R_s = 0,44$, $R_s = 0,36$, $p < 0,05$). Анализ распределения окуневых рыб во 2-м пелагическом слое показал наличие статистически значимой высокой корреляции с распределением сиговых этого же горизонта ($R_s = 0,81$, $p < 0,05$), окуневых, сиговых – придонно-пелагического слоя ($R_s = 0,70$, $R_s = 0,75$, $p < 0,05$). Заметная статистически значимая корреляция отмечена при анализе сиговых 1-го пелагического горизонта ($R_s = 0,58$, $p < 0,05$), нераспознанных видов 2-го пелагического слоя ($R_s = 0,64$, $p < 0,05$). Наличие умеренной коррелятивной связи выявлено при анализе нераспознанной группы рыб 1-го пелагического и придонно-пелагического горизонтов ($R_s = 0,36$, $R_s = 0,47$, $p < 0,05$).

В результате исследования особенностей распределения окуневых рыб придонно-пелагического слоя водной толщи и карповых, сиговых групп

поверхностно-пелагического горизонта выявлена заметная статистически значимая корреляция ($R_s = 0,51$, $p < 0,05$). Высокая коррелятивная связь установлена при сравнении распределения сиговых во 2-м пелагическом и придонно-пелагическом горизонтах ($R_s = 0,73$, $R_s = 0,76$ при $p < 0,05$). Умеренная корреляция отмечена при сравнении распределения окуневых, нераспознанных групп рыб поверхностно-пелагического слоя ($R_s = 0,46$, $R_s = 0,32$, $p < 0,05$) и нераспознанных рыб 2-го пелагического слоя ($R_s = 0,39$, $p < 0,05$).

Анализ связи между распределением сиговых рыб поверхностно-пелагического слоя и группы нераспознанных рыб этого же горизонта с применением коэффициента Спирмена показал наличие заметной корреляции ($R_s = 0,54$, $p < 0,05$) при сравнении с группой сиговых, с группой нераспознанных рыб 1-го пелагического горизонта – умеренной корреляции ($R_s = 0,30$, $R_s = 0,39$, $p < 0,05$). Заметная корреляция отмечена при сравнении распределения сиговых и нераспознанных рыб 1-го пелагического горизонта ($R_s = 0,65$, $p < 0,05$), сиговых этого же слоя водной толщи и нераспознанных рыб из придонно-пелагического горизонта ($R_s = 0,50$, $p < 0,05$), сиговых рыб придонно-пелагического слоя с сиговыми и нераспознанными группами рыб 2-го пелагического горизонта водной толщи ($R_s = 0,52$, $R_s = 0,62$, $p < 0,05$). Умеренная корреляционная связь отмечена при сравнении распределения сиговых рыб придонно-пелагического слоя с нераспознанными рыбами этого же слоя ($R_s = 0,31$, $p < 0,05$), со всеми группами рыб поверхностно-пелагического горизонта – карповыми ($R_s = 0,45$, $p < 0,05$), окуневыми ($R_s = 0,37$, $p < 0,05$), сиговыми ($R_s = 0,45$, $p < 0,05$), нераспознанными ($R_s = 0,33$, $p < 0,05$), с сиговыми рыбами 1-го пелагического горизонта ($R_s = 0,32$, $p < 0,05$).

Анализ распределения сиговых рыб 2-го пелагического горизонта с таковым нераспознанных рыб 2-го пелагического и придонно-пелагического горизонтов показал наличие умеренной корреляционной связи ($R_s = 0,44$, $R_s = 0,39$, $p < 0,05$).

Исследование корреляционных связей группы нераспознанных рыб из придонно-пелагического слоя выявило наличие умеренной связи с распределением карповых, окуневых, нераспознанных рыб 1-го пелагического слоя ($R_s = 0,30$, $R_s = 0,35$, $R_s = 0,31$, $p < 0,05$), нераспознанных рыб 2-го пелагического слоя ($R_s = 0,45$, $p < 0,05$). Во всех остальных случаях корреляция между различными группами зарегистрированных рыб либо слабая, либо полностью отсутствует, а большинство случаев заметной и высокой связи наблюдается в пределах одного горизонта либо сопряженных слоев водной толщи.

Обсуждение результатов исследования

Вертикальное распределение является широко распространенной и известной моделью поведения различных гидробионтов [23]. Такую особен-

ность связывают с суточными циркадными ритмами [24], которые зависят от освещенности [25]. По данным [24], в зимнее время рыбы приближаются к поверхности льда менее чем на 2 м; по данным П.Дж. Моуса и соавт. [25], при высокой мутности воды и низкой освещенности рыбы концентрируются у поверхности, а при условии высокой прозрачности – уходят ко дну. В нашем же случае наибольшая численность рыб зарегистрирована в поверхностно-пелагическом горизонте (<10 м), здесь в большей степени солнечный свет проникает в водную толщу, закономерно снижая интенсивность в водных горизонтах по направлению от поверхности ко дну. В акватории самой ямы как части крупного водотока р. Иртыш происходят интенсивные турбулентные перемешивания воды, поскольку любой речной поток сам по себе является турбулентным. На поверхности ямы с участками наибольших глубин наблюдаются мощные восходящие потоки воды и воронки диаметром 1–2 м и более. Основная роль вертикального распределения рыб – избегание жертвами (мирные виды рыб, молодь рыб) пресса хищников (хищные виды рыб, взрослые особи, перешедшие на хищничество), которые находят свою добычу визуально [23].

В летний период для карповых рыб установлено [26] преимущественное распределение в приповерхностном горизонте пелагиали и прибрежных биотопах, для сиговых – в глубинных горизонтах. Показано [27], что вертикальное разделение окуня и ерша, окуня и плотвы позволяет снизить меж- и внутривидовую конкуренцию этих рыб. Кроме того, такое распределение позволяет разновозрастным особям окуня максимально снизить конкуренцию и в дальнейшем перейти на более активный рост и хищничество [27]. Стратегия повышения выживаемости молоди карповых рыб описана в [28]. Показано, что молодь, избегая крупных хищников, старается концентрироваться в литоральной зоне водоема, где испытывает повышенный гидродинамический волновой стресс, который можно снизить при локализации в сублиторали на глубинах до 5 м. Повышенное волновое воздействие при этом значительно тормозит соматический рост молоди. Такой стратегией оптимизируется выживаемость вида.

Молодь большинства видов рыб предпочитает более высокотемпературные участки водоема (приповерхностный слой, побережье) – так называемые «окна анти-хищничества», здесь наиболее активно происходит рост [29] и значительно выше выживаемость. Преимущественное вертикальное распределение рыб по определенным горизонтам водной толщи в большей степени необходимо для эффективных биоэнергетических трат [23] и выбора между оптимальным температурным режимом питания, роста или гаметогенеза [30]. Иногда значительное количество рыб регистрировали в светлое время суток в приповерхностном слое у льда; несмотря на критически низкое проникновение света, подобная схема вертикального распределения отмечается авторами в летний период [24]. В связи с критически малыми значениями проникновения света в водную толщу, включая приповерх-

ностный слой, в настоящее время такое перераспределение рыб авторы [31] предлагают считать генетически фиксированной поведенческой реакцией.

В работе других исследователей [3] при изучении пищевого поведения молоди речного окуня установлено, что данный вид на непродолжительное время при кормовой миграции может перемещаться в участки с температурой воды ниже своего оптимума. Такое поведение рыб наблюдается только при отсутствии корма в зонах температурного оптимума. Подобное проявление пищевого и терморегуляционного поведения для данного вида, по мнению исследователей, стимулирует более высокие темпы роста, чем если особи будут находиться значительное время вне зон своего температурного оптимума. Для различных видов рыб существует общий тип терморегуляционного поведения в условиях выбора температур [3], при этом распределение кормовых организмов влияет на среднее значение температур, избираемых рыбой, это подтверждено и более ранними исследованиями [32]. Чувство голода заставляет многих рыб менять свою локацию в зону температур ниже и выше оптимальных. Кормовые вертикальные перемещения из более холодных горизонтов в слои с более высокими температурами отмечены для окуневых, сиговых и лососевых рыб. На примере различных групп гидробионтов показано, что послойное распределение различных видов в водной среде является адаптацией к снижению напряженности межвидовых отношений в системе жертва–хищник и межвидовой конкуренции, которую можно охарактеризовать по степени схожести экологии видов, их питанию и размерам [33].

Установлено [34], что один вид рыб определенной возрастной группы с различными размерами тела проявляет различное преимущественное микробиотопическое распределение в пределах одного участка водоема: абсолютное большинство сеголеток избегали крутого склона побережья, а концентрировались у покатого участка дна. Особи минимальных размеров стремились на мелководье, а более крупные уходили на участки с большими глубинами. Такую дифференциацию связывают с изменением, во-первых рациона питания, во-вторых морфологии тела рыбы. Другие исследователи также показали изменение предпочтительных микробиотопов в суточной динамике одного вида [35]. Более значительные различия в выборе мест обитания установлены между видами и их возрастными группами [36].

В исследуемой акватории наиболее интенсивное освоение по абсолютной численности рыб характерно для поверхностно-пелагического горизонта водной толщи, здесь, безусловно, доминируют молодые особи карповых длиной до 15 см; в направлении к придонно-пелагическому слою численность всех размерных групп карповых снижается. Размерные группы окуневых, сиговых и нераспознанных рыб в большинстве своем преобладали в 1-м пелагическом горизонте, за исключением крупных особей окуневых и сиговых. Уменьшение численности этих групп происходит сначала в направлении к поверхностно-пелагическому слою, а только потом к придон-

но-пелагическому. В разрезе каждого из четырех горизонтов с увеличением глубины доля окуневых возрастала с 15,07 до 35,89%, сиговых – с 4,6 до 9,26% (до горизонтов 20–30 м), а на глубине более 30 м доля сигов оставалась примерно такой же – 8,09%. Для группы нераспознанных рыб минимальная доля отмечена в поверхностно-пелагическом слое – 2,68%, в трех остальных их доля на одном уровне – 4,70–5,16%. Наиболее высокие и заметные статистически значимые корреляционные связи отмечены между представителями одних семейств и в связи хищник–жертва в сопряженных водных горизонтах.

Заключение

Результаты настоящей работы впервые описывают взаимосвязь и корреляцию особенностей летнего вертикального и горизонтального распределения рыб в акватории Горнослинkinской русловой зимовальной ямы, расположенной на р. Иртыш. Данные особенности заключаются в преимущественном распределении молоди карповых рыб в поверхностно-пелагическом горизонте, а рыб других семейств, преимущественно хищных видов (окуневые, сиговые, щуковые, налимовые), в 1-м пелагическом слое. Такая закономерность является окном «анти-хищничества» в водотоке – стратегией оборонительного поведения и выживаемости. В вертикальном аспекте значительная корреляционная связь (высокая и умеренная) выявлена между представителями одного семейства и представителями хищников и жертв в сопряженных горизонтах водной толщи. Такой механизм дает представление о пропорциональном распределении одних видов и одновременном снижении их внутри- и межвидовой конкуренции, а также о трофическом поведении, которое отмечено в случае рассмотрения связей в горизонтальном аспекте у представителей рыб различных семейств.

Литература

1. Тарадина Д.Г., Павлов Д.С., Лупандин А.И. Связь вертикального распределения молоди рыб при поклатной миграции с их плавучестью и турбулентности потока // Вопросы ихтиологии. 1997. № 37 (4). С. 532–538
2. Лупандин А.И., Басов Б.М., Демьяновская А.О., Захарченко А.В., Мусатов С.П., Скоробогатов М.А. Влияние турбулентности на поведение рыб в потоке воды // Информационный бюллетень РФФИ. Биология, медицинская наука. 1996. № 4. URL: http://elibrary.ru/download/elibrary_228840_45775277.htm (дата обращения: 15.03.2017).
3. Смирнов А.К. Влияние наличия пищи в зоне температурного оптимума на поведение молоди речного окуня *Perca fluviatilis* L. // Вестник АГТУ. Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С.75–82
4. Lampert W., McCauley E., Manly B.F.J. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? // Proceedings of the Royal Society of London, Series Biological Sciences. 2003. Vol. 270. PP. 765–773. doi.org/10.1098/rspb.2002.2291

5. Lampert W. Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs // *BMC Biology*. 2005. Vol. 3. № 10. PP. 1–12.
6. Fretwell S.D., Lucas H.J. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds // *Acta Biotheor.* 1970. Vol. 19. PP. 16–36.
7. Tyler J. A., Gilliam J. F. Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus* // *Ecology*. 1995. Vol. 76. PP. 580–592.
8. Burks R.L., Lodge D.M. Cued in: advances and opportunities in freshwater chemical ecology // *Journal of Chemical Ecology*. 2002. Vol. 28. PP. 1901–1917.
9. Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E., Lauridsen T. L. Dial horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47. PP. 343–365.
10. Stabell O., Ogbelo F., Primicerio R. Inducible defenses in *Daphnia* depends on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators // *Chemical Senses*. 2003. Vol. 28. PP. 141–153.
11. Boersma M., Spaak P., De Meester L. Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: the uncoupling of responses // *American Naturalist*. 1998. Vol. 152. PP. 237–248.
12. Michels E., De Meester L. Inter-clonal variation in phototactic behaviour and key lifehistory traits in a metapopulation of the cyclical parthenogen *Daphnia ambigua*: the effect of fish kairomones // *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 522. PP. 221–233.
13. Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор) // *Журн. Сиб. федерального ун-та. Биология*. 2009. № 2 (2). С. 191–225.
14. Pettersson L.B., Nilsson P.A., Brönmark C. Predator recognition and defence strategies in crucian carp, *Carassius carassius* // *Oikos*. 2000. Vol. 88. PP. 200–212. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.880122.x
15. Mikheev V.N., Wanzenböck J., Pasternak A.F. Effects of predator-induced visual and olfactory cues on 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) foraging behavior // *Ecology of Freshwater Fish*. 2006. Vol. 15. PP. 111–117. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00140.x
16. Clark C.W., Levy D.A. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window // *American Naturalist*. 1988. Vol. 131. PP. 271–290.
17. Thiem J.D., Broadhurst B.T., Lintermans M., Ebner B.C., Clear R.C., Wright D. Seasonal differences in the diel movements of Macquarie perch (*Macquaria australasica*) in an upland reservoir // *Ecol Freshw Fish*. 2013. Vol. 22. PP. 145–156. doi: 10.1111/eff.12012
18. Jacobsen L. and Perrow M. R. Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds // *Ecology of Freshwater Fish*. 1998. Vol. 7. PP. 78–86. doi: 10.1111/j.1600-0633.1998.tb00174.x
19. Eklöv P. and VanKooten T. Facilitation among piscivorous predators: effects of prey habitat use // *Ecology*. 2001. Vol. 82. PP. 2486–2494. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2486:FA PPEO]2.0.CO;2
20. Jeppesen E., Pekcan-Hekim Z., Lauridsen T.L., Søndergaard M., Jensen J.P. Habitat distribution of fish in late summer: changes along a nutrient gradient in Danish lakes // *Ecology of Freshwater Fish*. 2006. Vol. 15. PP. 180–190. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00142.x
21. Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. Руководство по проведению гидроакустических съёмок. М. : ВНИРО, 1984. 1124 с.
22. Borisenko E.S., Degtev A.I., Mochek A.D., Pavlov D.S. Hydroacoustic Characteristics of Mass Fishes of the Ob–Irtysk Basin are investigated // *Journal of Ichthyology*. 2006. Vol. 46 (2). PP. 227–234.
23. Mehner T., Busch S., Helland I.P., Emmrich M., Freyhof J. Temperature-related nocturnal vertical segregation of coexisting coregonids // *Ecology of Freshwater Fish*. 2010. Vol. 19. PP. 408–419. doi: 10.1111/j.1600-0633.2010.00424.x

24. Bass A. L., Haugen T. O. and Vøllestad L. A. Distribution and movement of European grayling in a subarctic lake revealed by acoustic telemetry // *Ecol Freshw Fish*. 2014. Vol. 23. PP. 149–160. doi: [10.1111/eff.12056](https://doi.org/10.1111/eff.12056)
25. Mous P.J., Van Densen W.L.T., Machiels M.A.M. Vertical distribution patterns of zooplanktivorous fish in a shallow, eutrophic lake, mediated by water transparency // *Ecology of Freshwater Fish*. 2004. Vol. 13. PP. 61–69. doi: [10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x)
26. Kahl U., Radke R.J. Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: enough space to avoid competition? // *Ecology of Freshwater Fish*. 2006. Vol. 15. PP. 48–56. doi: [10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x)
27. Stoll S., Fischer P., Klahold P., Scheifhacken N., Hofmann H., Rothhaupt K.-O. Effects of water depth and hydrodynamics on the growth and distribution of juvenile cyprinids in the littoral zone of a large pre-alpine lake // *Journal of Fish Biology*. 2008. Vol. 72. PP. 1001–1022. doi: [10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x)
28. Kjellman J., Eloranta A. Field estimations of temperature-dependent processes: Case growth of young burbot // *Hydrobiologia*. 2002. Vol. 481. PP. 187–192.
29. Anderson M., Giannico G., Jacobs, S. Seasonal migrations of adult and sub-adult redband trout in a high desert basin of Eastern Oregon, USA // *Ecology of Freshwater Fish*. 2011. Vol. 20. PP. 409–420. doi: [10.1111/j.1600-0633.2011.00488.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00488.x)
30. Jurvelius J., Marjomäki T.J. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference? // *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53. PP. 2287–2294. doi: [10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x)
31. Morgan M.J. Ration level and temperature preference of American plaice // *Marine Behavior & Physiology*. 1993. Vol. 24. PP. 117–122.
32. Дудакова Д.С., Родионова Н.В., Протопопова Е.В., Капустина Л.Л., Бардинский Д.С. Состав и динамика гидробионтов литорали бухты Петрокрепость Ладожского озера // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2015. № 2. С. 53–70.
33. Reichard M., Jurajda P., Šimková A., Matějčusová I. Size-related habitat use by bitterling (*Rhodeus sericeus*) in a regulated lowland river // *Ecology of Freshwater Fish*. 2002. Vol. 11. PP. 112–122. doi: [10.1034/j.1600-0633.2002.00002.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2002.00002.x)
34. Polacek M.C., James P.W. Diel microhabitat use of age-0 bull trout in Indian Creek, Washington // *Ecology of Freshwater Fish*. 2003. Vol. 12. PP. 81–86. doi: [10.1034/j.1600-0633.2003.00004.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00004.x)
35. Riley W.D., Ives M.J., Pawson M.G., Maxwell D.L. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream // *Fisheries Management and Ecology*. 2006. Vol. 13. PP. 221–236. doi: [10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x)
36. Beier U. Temperature- and light-dependent ratio of energy gain to metabolic costs explains spatial and temporal habitat use of zooplanktivorous fish // *Ecol Freshw Fish*. 2017. № 26. PP. 506–516. doi: [10.1111/eff.12290](https://doi.org/10.1111/eff.12290)

Поступила в редакцию 24.03.2017 г.; повторно 25.06.2017 г.;
принята 26.06.2017 г.; опубликована 26.12.2017 г.

Чемагин Андрей Александрович – канд. биол. наук, н.с. группы экологии гидробионтов Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (Россия, 626150, г. Тобольск, Тюменская область, ул. Академика Юрия Осипова, 15).
E-mail: vodnie-ekosystemi.lab@yandex.ru

For citation: Chemagin A.A. Patterns of summer distribution of fish in the water area of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression of the Irtysh River. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:224–243. doi: [10.17223/19988591/40/13](https://doi.org/10.17223/19988591/40/13)
In Russian, English Summary

Andrey A. Chemagin

Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Tobolsk, Tyumen region, Russian Federation

Patterns of summer distribution of fish in the water area of the Gornoslinskaya wintering riverbed depression of the Irtysh River

In winter, the role of wintering riverbed depressions is reduced to the usual wintering of various fish species. In this regard, currently relevant questions are: functioning of riverbed depressions in the period of open water, relationship of fish in the predator-prey system, and dependence of horizontal and vertical distribution of fish of different families in river areas and their value. The aim of this work was to reveal the patterns of vertical and horizontal distribution of fish in the wintering riverbed depression on the Irtysh river in the period of open water.

We conducted a research during the summer period (June 23, 2015) in the Gornoslinskaya wintering riverbed depression situated on the Irtysh river in the territory of Uvatsky district, Tyumen region, 58°43'35,58"N, 68°41'45,75"E. The maximum depth is more than 41 m. To determine the average density of fish and their number, we performed hydroacoustic surveys by the "PanCor" complex, which is based on the sonar "Furuno", analog-digital converter and GPS-location. On the investigated water area, we used a boat to move along a grid of tacks (zigzagging). We processed the hydroacoustic survey files in the laboratory using special applications: "PanCor", "Taxonomy". For analysis, the water column was conventionally divided into 4 horizons: surface-pelagic (<10 m), 2 pelagic (10-20, 20-30 m) and bottom-pelagic (> 30 m). To analyze the correlations of fish distribution of different taxonomic groups, the nonparametric method, Spearman rank correlation, was used. The degree of statistical significance of differences in the distribution of fish in the different horizons of the water column was carried out using the sign test.

In the distribution of representatives of percidae and coregonidae, which were represented only by predatory fish species in the area of our research, we found regularity: their proportion increased with depth for percidae from 15.07 to 35.89%, for coregonidae from 4.6 to 9.26% from the surface to horizons of 20-30 m; at the depth of more than 30 m the proportion of coregonidae remained about the same - 8.09% (See Figure 1). Cyprinidae dominated throughout the entire water column of the investigated water area, in terms of numbers: at the depth of less than 10 m - 77.64%, 10-20 m - 64.70%, 20-30 m - 59.77%, at the depth of more than 30 m, their proportion was the lowest - 51.31% (See Figure 1). From cyprinidae in all horizons of the water column, juvenile fish with body length up to 15 cm dominated. From the surface to the bottom, the proportion of these fish in the layers of water was decreasing. For percidae, the maximum distribution values for the majority of the size groups of fish characterized the 1-st pelagic layer. The distribution of coregonidae and not identified fish was similar to that of percidae. The distribution of fish is determined by the dominance of juvenile cyprinidae in the surface-pelagic horizon, and fish of other families, predominantly carnivorous, in the 1-st pelagic layer, which is the window of "anti-predation" in the watercourse - a strategy of defensive behavior and survival (See Figure 2). In the vertical aspect, a significant correlation (high and moderate) is revealed between individuals of the same family and representatives of predators and prey in the conjugated horizons of the water column, reflecting the mechanism of proportional distribution of some species and simultaneous reduction of their intra - and interspecific competition, as well as trophic behavior, which is also noted in the horizontal aspect - in fish of different families. (See Tables 1, 2).

The article contains 2 Figures, 2 Tables and 36 References.

Key words: water flow; vertical distribution; horizontal distribution; correlation of the distribution; window of anti-predation; wintering riverbed depression.

Funding: This work was carried out within a Fundamental Scientific Research topic: "Assessment of the state of wintering riverbed depressions as an element of the conservation strategy for populations of coregonids and sturgeons in the Ob-Irtysh Basin" (No 116020510083).

References

1. Taradina DG, Pavlov DS, Lupandin AI. Svyaz' vertikal'nogo raspredeleniya molodi ryb pri pokatnoy migratsii s ikh plavuchest'yu i turbulentnosti potoka [The relationship between the vertical distribution of juvenile fish in the downstream migration with their buoyancy and turbulence of the flow]. *Voprosy Ikhtiologii = J Ichthyology*. 1997;37(4):532-538. In Russian
2. Lupandin AI, Basov BM, Dem'yanovskaya AO, Zakharchenko AV, Musatov SP, Skorobogatov MA. Vliyanie turbulentnosti na povedenie ryb v potoke vody [Influence of turbulence on the behavior of fish in the waterflow]. In: *Information Bulletin of the Russian Foundation for Basic Research. Biology, Medicine*. 1996;4. [Electronic resource]. Available at: URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_228840_83075234.htm (accessed 15.03.2017)
3. Smirnov AK. Influence of food presence in the zone of temperature optimum upon behavior of young perch *Perca fluviatilis* L. *Vestnik astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2013;1:75-82. In Russian
4. Lampert W, McCauley E, Manly BFJ. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: Ideal free distribution with costs? *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2003;270:765-773. doi: [10.1098/rspb.2002.2291](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2291)
5. Lampert W. Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs. *BMC Biology*. 2005;3(10):1-12. doi: [10.1186/1741-7007-3-10](https://doi.org/10.1186/1741-7007-3-10)
6. Fretwell SD, Lucas HJ. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor*. 1970;19:16-36. doi: [10.1007/BF01601953](https://doi.org/10.1007/BF01601953)
7. Tyler JA, Gilliam JF. Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus*. *Ecology*. 1995;76:580-592. doi: [10.2307/1941215](https://doi.org/10.2307/1941215)
8. Burks RL, Lodge DM. Cued in: Advances and opportunities in freshwater chemical ecology. *Journal of Chemical Ecology*. 2002;28:1901-1917. doi: [10.1023/A:1020785525081](https://doi.org/10.1023/A:1020785525081)
9. Burks RL, Lodge DM, Jeppesen E, Lauridsen TL. Dial horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*. 2002;47:343-365. doi: [10.1046/j.1365-2427.2002.00824.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00824.x)
10. Stabell O, Ogbeto F, Primicerio R. Inducible defenses in *Daphnia* depends on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators. *Chemical Senses*. 2003;28:141-153. doi: [10.1093/chemse/28.2.141](https://doi.org/10.1093/chemse/28.2.141)
11. Boersma M, Spaak P, De Meester L. Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: The uncoupling of responses. *American Naturalist*. 1998;152:237-248. doi: [10.1086/286164](https://doi.org/10.1086/286164)
12. Michels E, De Meester L. Inter-clonal variation in phototactic behaviour and key lifehistory traits in a metapopulation of the cyclical parthenogen *Daphnia ambigua*: The effect of fish kairomones. *Hydrobiologia*. 2004;522:221-233. doi: [10.1023/B:HYDR.0000029988.02195.35](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000029988.02195.35)

13. Semenchenko VP, Razlutskiy VI. Factors controlling diurnal distribution and migration of zooplankton in the littoral zone of freshwater lakes. *Zhurnal Sibirskogo federalnogo universiteta. Seriya: Biologiya* = *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2009;2(2):191-225. In Russian
14. Pettersson LB, Nilsson PA, Brönmark C. Predator recognition and defence strategies in crucian carp, *Carassius carassius*. *Oikos*. 2000;88:200-212. doi: [10.1034/j.1600-0706.2000.880122.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880122.x)
15. Mikheev VN, Wanzenböck J, Pasternak AF. Effects of predator-induced visual and olfactory cues on 0+ perch (*Perca fluviatilis* L.) foraging behavior. *Ecology of Freshwater Fish*. 2006;15:111-117. doi: [10.1111/j.1600-0633.2006.00140.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00140.x)
16. Clark CW, Levy DA. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *American Naturalist*. 1988;131:271-290. doi: [10.1086/284789](https://doi.org/10.1086/284789)
17. Thiem JD, Broadhurst BT, Lintermans M, Ebner BC, Clear RC, Wright D. Seasonal differences in the diel movements of Macquarie perch (*Macquaria australasica*) in an upland reservoir. *Ecol Freshw Fish*. 2013;22:145-156. doi: [10.1111/eff.12012](https://doi.org/10.1111/eff.12012)
18. Jacobsen L, Perrow MR. Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds. *Ecology of Freshwater Fish*. 1998;7:78-86. doi: [10.1111/j.1600-0633.1998.tb00174.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1998.tb00174.x)
19. Eklöv P, VanKooten T. Facilitation among piscivorous predators: Effects of prey habitat use. *Ecology*. 2001;82:2486-2494. doi: [10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2486:FAPPEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2486:FAPPEO]2.0.CO;2)
20. Jeppesen E, Pekcan-Hekim Z, Lauridsen TL, Søndergaard M, Jensen JP. Habitat distribution of fish in late summer: Changes along a nutrient gradient in Danish lakes. *Ecology of Freshwater Fish*. 2006;15:180-190. doi: [10.1111/j.1600-0633.2006.00142.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00142.x)
21. Yudanov KI, Kalikhman IL, Tesler VD. Rukovodstvo po provedeniyu gidroakusticheskikh s'emok [Guidelines for hydroacoustic survey]. Moscow: Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography Publ.; 1984. 1124 p. In Russian
22. Borisenko ES, Degtev AI, Mochev AD, Pavlov DS. Hydroacoustic characteristics of mass fishes of the Ob-Irtysh Basin. *J. Ichthyology*. 2006;46(Suppl 2):S227-S234. doi: [10.1134/S0032945206110130](https://doi.org/10.1134/S0032945206110130)
23. Mehner T, Busch S, Helland IP, Emmrich M, Freyhof J. Temperature-related nocturnal vertical segregation of coexisting coregonids. *Ecology of Freshwater Fish*. 2010;19:408-419. doi: [10.1111/j.1600-0633.2010.00424.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00424.x)
24. Bass AL, Haugen TO, Vøllestad LA. Distribution and movement of European grayling in a subarctic lake revealed by acoustic telemetry. *Ecol Freshw Fish*. 2014;23:149-160. doi: [10.1111/eff.12056](https://doi.org/10.1111/eff.12056)
25. Mous PJ, Van Densen WLT, Machiels MAM. Vertical distribution patterns of zooplanktivorous fish in a shallow, eutrophic lake, mediated by water transparency. *Ecology of Freshwater Fish*. 2004;13:61-69. doi: [10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-6691.2004.00042.x)
26. Kahl U, Radke RJ. Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: Enough space to avoid competition? *Ecology of Freshwater Fish*. 2006;15:48-56. doi: [10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x)
27. Stoll S, Fischer P, Klahold P, Scheiffhacken N, Hofmann H, Rothhaupt KO. Effects of water depth and hydrodynamics on the growth and distribution of juvenile cyprinids in the littoral zone of a large pre-alpine lake. *Journal of Fish Biology*. 2008;72:1001-1022. doi: [10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01780.x)
28. Kjellman J, Eloranta A. Field estimations of temperature-dependent processes: Case growth of young burbot. *Hydrobiologia*. 2002;481:187-192. doi: [10.1023/A:1021249620773](https://doi.org/10.1023/A:1021249620773)
29. Anderson M, Giannico G, Jacobs S. Seasonal migrations of adult and sub-adult redband trout in a high desert basin of Eastern Oregon, USA. *Ecology of Freshwater Fish*. 2011;20:409-420. doi: [10.1111/j.1600-0633.2011.00488.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00488.x)

30. Jurvelius J, Marjomäki TJ. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference? *Freshwater Biology*. 2008;53:2287-2294. doi: [10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02055.x)
31. Morgan MJ. Ration level and temperature preference of American plaice. *Mar Behav Physiol*. 1993;24:117-122.
32. Dudakova DS, Rodionova NV, Protopopova EV, Kapustina LL, Bardinskiy DS. Structure and dynamics of aquatic organisms in the littoral zone of Petrokrepost Bay (Lake Ladoga). *Trudy Karel'skogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk = Transactions of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2015;2:53-70. In Russian
33. Reichard M, Jurajda P, Šimková A, Matějusková I. Size-related habitat use by bitterling (*Rhodeus sericeus*) in a regulated lowland river. *Ecology of Freshwater Fish*. 2002;11:112-122. doi: [10.1034/j.1600-0633.2002.00002.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2002.00002.x)
34. Polacek MC and James PW. Diel microhabitat use of age-0 bull trout in Indian Creek, Washington. *Ecology of Freshwater Fish*. 2003;12:81-86. doi: [10.1034/j.1600-0633.2003.00004.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00004.x)
35. Riley WD, Ives MJ, Pawson MG, Maxwell DL. Seasonal variation in habitat use by salmon, *Salmo salar*, trout, *Salmo trutta* and grayling, *Thymallus thymallus*, in a chalk stream. *Fisheries Management and Ecology*. 2006;13:221-236. doi: [10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x)
36. Beier U. Temperature- and light-dependent ratio of energy gain to metabolic costs explains spatial and temporal habitat use of zooplanktivorous fish. *Ecol Freshw Fish*. 2017;26:506-516. doi: [10.1111/eff.12290](https://doi.org/10.1111/eff.12290)

*Received 24 March 2017; Revised 25 June 2017;
Accepted 26 June 2017; Published 26 December 2017*

Author info:

Chemagin Andrey A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Ecology of Aquatic Organisms, Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 15 Osipova Str., Tobolsk 626150, Tyumen region, Russian Federation.

E-mail: vodnie-ekosystemi.lab@yandex.ru