

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2015

№ 2 (30)

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

Журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология»
входит в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов
и изданий, в которых должны быть опубликованы
основные научные результаты диссертаций
на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»
Высшей аттестационной комиссии



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

Включен в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия (свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.). Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024.

Внесен в Ulrich's Periodicals Directory.

Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters).

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

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

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

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

Воробьев Д.С. (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАН, 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 РАН, Новосибирск, Россия); **Бобровский М.В.** (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Кузнецов Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Кушк П.** (Центр исследования окружающей среды им. Гельмгольца, Лейпциг, Германия); **Лулашин В.В.** (Университет Арканзаса Медицинских наук, Арканзас, США); **Покровский О.С.** (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Хебда Р.** (Виктория, Британская Колумбия, Канада); **Чжанг Д.** (Синц-зянский Институт экологии и географии КАН, Урумчи, Китай); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

Издательство: Издательский дом ТГУ

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

Подписано в печать 22.06.2015. Формат 70х108^{1/16}. Усл. печ. л. 16,1. Тираж 500 экз. Заказ № 1132.

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

Тел. 8+(382-2)-53-15-28

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

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

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

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Term of publication: 3-6 months

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

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

Contact the Journal

Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., 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 E.E. - Executive editor - Cand. Sci. (Biol.), Tomsk State University, Tomsk, Russia
biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Zverev A.A. - Editor - Cand. Sci. (Biol.) (Tomsk State University, Tomsk, Russia)

Vorobiev D.S. (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Dukarev A.G.** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Krivets S.A.** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Sazonov A.E.** (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), **Stepanov V.A.** (The Research Institute of Medical Genetics SB RAMS, Tomsk, Russia), **Shternshis M.V.** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

EDITORIAL BOARD [Russian Alphabet wise]

Ananjeva N.B. Zoological Institute, RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas L.I.** State Research Institute of Physiology, SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Bobrovsky M.V.** Institute of Physical Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS (Pyschino, Russia); **Vasil'eva E.D.** Zoological Museum, Moscow State University (Moscow, 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 V.I.V.** Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS (Moscow, Russia); **Kuschik P.** Helmholtz Centre for Environmental Research - UFZ (Leipzig, Germany); **Lupashin V.V.** University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Pokrovsky O.S.** National Centre for Scientific Research (Toulouse, France); **Smirnova O.V.** Center of Ecology and Productivity of Forests, RAS (Moscow, Russia); **Sokolova Yuliya (Julia) Y.** Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Hebda R.J.** Royal British Columbia Museum (Victoria, BC, Canada); **Zhang D.** Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS (Urumqi, China); **Sharakhov I.V.** Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER:

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

Editor K.G. Shilko; proofreader A.N. Vorobieva; editor-translator M.B. Kuzmenko; camera-ready copy A.I. Leloyur; cover design L.V. Krivtsova.

Passed for printing 22.06.2015. Format 70x108¹/₁₆. Conventional printed sheets 16,1. Circulation - 500 copies. Order N 1132.

634050, 36 Lenina St., Tomsk, Russian Federation. Тел. +7 (382-2)-53-15-28

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Спирина В.З., Раудина Т.В.** Особенности почвообразования и пространственного распространения почв высокогорных склонов Юго-Восточного Алтая 6

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

- Петроченко К.А., Куровский А.В., Бабенко А.С., Якимов Ю.Е.** Вермикомпост на основе листового опада – перспективное кальциевое удобрение 20

БОТАНИКА

- Глазунов В.А.** Распространение и охрана *Lycopodiella inundata* (L.) Holub (*Lycopodiaceae*) в Западной Сибири..... 35
- Годин В.Н.** Половые формы и их экологические корреляции у растений класса Liliopsida в Сибири 46

ЗООЛОГИЯ

- Мурылёв А.В.** Определение зимостойкости пчел *Apis mellifera* L., 1758 по активности каталазы в условиях Камского Предуралья 70
- Софронова Е.В.** К изучению фауны полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) северного макросклона хребта Хамар-Дабан (Восточная Сибирь) 82

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Васфилова Е.С., Багаутдинова Р.И., Оконешникова Т.Ф.** Некоторые особенности накопления фруктозосодержащих углеводов в травянистых лекарственных растениях 96

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

- Литвяков Н.В., Халюзова М.В., Тахауов Р.М., Сазонов А.Э., Исубакова Д.С., Брониовская Е.В., Альбах Е.Н., Большаков М.А., Коростелев С.А., Карпов А.Б.** Аберрации числа копий ДНК в лимфоцитах крови лиц, подвергавшихся профессиональному облучению, как потенциальный маркёр их высокой радиочувствительности..... 113

ЭКОЛОГИЯ

- Баранов С.Г., Зыков И.Е., Федорова Л.В.** Изучение внутривидовой изменчивости липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) на основе билатеральной асимметрии листовых пластин..... 134
- Сычев А.А., Снегин Э.А., Шаповалов А.С., Пономаренко Е.В., Чендев Ю.Г.** К вопросу о структуре фауны наземных моллюсков заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене 146
- Чимитдоржиева Г.Д., Чимитдоржиева Т.Н., Цыбенков Ю.Б., Валова Е.Э.** Экологическая ситуация на территории г. Улан-Удэ и анализ заболеваемости его населения злокачественными новообразованиями (ЗНО)..... 165

CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Spirina VZ, Raudina TV.** Features of pedogenesis and spatial distribution of the South-Eastern Altai highland soils.....6

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

- Petrochenko KA, Kurovsky AV, Babenko AS, Yakimov YuE.** Leaf litter-based vermicompost as promising calcium fertilizer.....20

BOTANY

- Glazunov VA.** Distribution and protection of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub in Western Siberia35
- Godin VN.** Sexual forms and their ecological correlates in Liliopsida of Siberia.....46

ZOOLOGY

- Murylyov AV.** Determination of *Apis mellifera* L., 1758 winter resistance according to catalase activity in the Kama Urals.....70
- Sofronova EV.** On studying Heteroptera fauna from the northern slope of the Khamar-Daban Ridge (Eastern Siberia)82

PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

- Vasfilova ES, Bagautdinova RI, Okoneshnikova TF.** Some features of the accumulation of fructose-containing carbohydrates in herbaceous medicinal plants96

HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY

- Litviakov NM, Khalyuzova MV, Takhauov RM, Sazonov AE, Isubakova DS, Bronikovskaya EV, Albakh EN, Bolshakov MA, Korostelev SA, Karpov AB.** DNA copy number variations of blood lymphocytes in people exposed to occupational irradiation as a possible marker of high radiosensitivity.....113

ECOLOGY

- Baranov SG, Zykov IE, Fedorova LV.** Studying *Tilia cordata* Mill. intraspecific variation on the basis of leaf bilateral asymmetry134
- Sychev AA, Snegin EA, Shapovalov AS, Ponomarenko EV, Chendev YuG.** On the history of forming the steppe malacofauna in the south of the Mid-Russian upland in the late holocene146
- Chimitdorzhieva GD, Chimitdorzhieva TN, Tsybenov YuB, Valova EE.** Environmental situation in Ulan-Ude and analysis of the incidence of malignant neoplasms165

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.48

doi: 10.17223/19988591/30/1

В.З. Спирина, Т.В. Раудина

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

Особенности почвообразования и пространственного распространения почв высокогорных склонов Юго-Восточного Алтая

Получены данные, характеризующие закономерности распространения, строения и свойств почв высокогорных склонов отрога Курайского хребта Юго-Восточного Алтая. Важным фактором развития почв в условиях резко континентального сухого, зимой холодного и летом иногда знойного климата является солнечная инсоляция. Неоднородность прогревания склонов вызывает инверсию в распространении почвенных типов и формаций растительности. Так, установлено, что на южной экспозиции склона формируются горно-луговые почвы, граница распространения которых в Юго-Восточном Алтае поднимается на большую высоту. На северном и северо-восточном склонах горно-луговые почвы сменяются автоморфными горно-тундровыми дерновыми и горно-тундровыми торфянистыми. Отмечено, что основными процессами почвообразования являются дерновый, гумусообразование, торфонакопление, а также первичное, или примитивное, почвообразование, которое наиболее ярко проявляется в почвах, формирующихся в верхних частях пояса. В летние месяцы в профиле почв, как правило, содержится мало влаги, что способствует хорошему прогреванию и формированию своеобразного гидротермического режима, а в зимнее время в результате низкой водонасыщенности образуется «сухая мерзлота». Показано, что для всех вариантов горно-тундровых почв свойственно отсутствие морфологически выраженных признаков процессов оподзоливания, оглеения и морозных деформаций.

Ключевые слова: высокогорные почвы; «сухая, или рыхлая» мерзлота; грубый гумус; первичное (примитивное) почвообразование; инверсия; физическое выветривание.

Введение

Горные системы занимают более одной части суши земного шара. Их природа имеет много своеобразных черт, отличающих их от равнин и позволяющих объединить одним понятием «горы». Своеобразие горных

экосистем определяет как особенности почвообразования, так и характер использования горных почв. Горные районы отличаются от равнин и низменностей по рельефу, характеру растительности, особенностям климата; горы представляют «своеобразную стихию», особый мир – совокупность оригинальных ландшафтов и биогеоценозов, не повторяемых на равнинах. Все это накладывает отпечаток и на характер почвенного покрова: почвы гор своеобразны и во многих отношениях отличаются от почв равнин, даже в тех случаях, когда формируются под сходной или одинаковой растительностью. Еще С.А. Захаров в 1948 г. писал, что горные почвы по ряду признаков отличаются от почв равнин: их нельзя отождествлять с последними, а нужно выделить в особый отдел или класс. Горные почвы оригинальны по своему образованию, своей морфологии, по составу и динамике [1]. Из морфологических признаков наиболее характерными для горных почв являются: сравнительно слабая дифференциация на горизонты, небольшая мощность профиля, высокая скелетность, а также обогащенность крупными фракциями и первичными слабыветрелыми минералами. В почвообразование здесь вмешиваются геологические процессы и осложняют его смыванием, намыванием, осыпями, оползнями. Широкое развитие процессов денудации приводит к господству в горах относительно молодых почв; они находятся в стадии постоянного развития, обновления, а слагаемый ими почвенный покров не имеет сплошного распространения [2].

Во второй половине прошлого века достигнуты значительные успехи в изучении почвенного покрова Горного Алтая. В 1945 г. Б.Ф. Петров начал исследования Юго-Восточного Алтая и выявил широкое распространение горно-тундровых почв особого перегнойного типа, инверсии тундровых и степных почв, явления контакта степей и тундр. Полученные данные в ходе последующих экспедиций в Горный Алтай позволили вскрыть ряд характерных генетических особенностей основных типов почв, показать специфику их физико-химических и биологических свойств, процессов почвообразования, обосновать правомочность выделения некоторых новых генетических почвенных типов, ранее на территории горных систем юга Сибири не выделявшихся [3]. Так, Е.Н. Смоленцева [4] отмечает, что в результате проведенных в 2006–2007 гг. исследований межгорных котловин Юго-Восточного Алтая получены новые сведения о разнообразии почв, их свойствах, генезисе и экологии. Впервые для диагностики почв использована система типодиагностических горизонтов новой классификации почв России. В частности, установлено, что дифференциация почвенного покрова здесь в значительной мере определяется пространственной вариабельностью геологических компонентов – поверхностных седиментов и частично рельефом.

Горный рельеф является главной причиной большого разнообразия почвенного покрова. Вертикально-поясная смена типов почвообразования отражает соответствующее изменение с высотой всех его факторов, прежде всего климата и растительности. При этом почвообразование осложняется

пестротой почвообразующих пород, постоянным проявлением смыва мелкозема и накопления обломочного материала, вовлечением свежих невыветрелых горных пород в сферу почвообразования, проявлением внутрипочвенного стока – интенсивного переносчика вещества и энергии. Высокогорные почвы, не защищенные плотной дерниной трав или лесной подстилкой, постоянно находятся в состоянии формирования и разрушения. Здесь часто можно наблюдать первые стадии почвообразования и постоянное «омолаживание» почв. Горные системы земного шара чрезвычайно разнообразны, поэтому изучать проблемы горного почвообразования необходимо с учетом региональных и локальных особенностей конкретной горной страны [5].

Район исследования автоморфных горно-тундровых и горно-луговых альпийских почв относится к высокогорному поясу Юго-Восточного Алтая. Формируются данные почвы в условиях низких температур, значительно-го атмосферного увлажнения, на склонах разной крутизны и экспозиции. В связи с сочетанием различных факторов почвообразования рассматриваемые почвы имеют ряд отличительных особенностей в пространственном распространении, морфологии, гранулометрическом составе, а также в физико-химических свойствах, что и определяет актуальность исследования данных почв Горного Алтая. Таким образом, цель представленной работы – выявление особенностей генезиса и свойств некоторых высокогорных почв Юго-Восточного Алтая, а также определение их классификационной принадлежности.

Материалы и методики исследования

Районы Юго-Восточного Алтая находятся под влиянием монгольского резко континентального сухого, зимой холодного и летом иногда знойного климата, высота снежного покрова небольшая, и в период сильных ветров снег почти полностью сдувается с равнинных пространств котловин и речных долин. В связи с этим почвенно-грунтовая толща промерзает глубоко – до 3 м и более. Наличие таких своеобразных черт в термическом режиме Юго-Восточного Алтая определяет экстраконтинентальный характер его климата [6]. На склонах и вершинах хребтов Юго-Восточного Алтая отмечается постепенное снижение дефицита влаги по мере подъема в горы и нарастание дефицита тепла в этом же направлении. Неоднородность прогревания склонов особенно ярко проявляется в зимний период. Наибольшая разность температур утром и вечером достигает 23°C. Наличие зимней инверсии температур в Юго-Восточном Алтае вызывают инверсии в распределении почвенных типов и формаций растительности [7].

Объектом исследования послужили автоморфные горно-тундровые и альпийские горно-луговые почвы высокогорного пояса отрога Курайского хребта Юго-Восточного Алтая, формирующиеся на склонах различной крутизны и экспозиции (50°6'4" с. ш. и 88°51'48" в. д., 2484 м над ур. моря).

Обследование территории проводилось методом маршрутов с использованием преимущественно сравнительно-географического метода исследования и морфологического метода – оценки свойств почв на уровне почвенного профиля и генетических горизонтов. Химические, физико-химические свойства и гранулометрический состав определялись в соответствии с общепринятыми в почвоведении методами [8–10]. Диагностика почв проводилась с использованием «Классификации и диагностики почв СССР» [11], а также «Классификации и диагностики почв России» [12] для установления генетической связи и поиска аналогов почв с таксонами Классификации 1977 г.

Результаты исследования и обсуждение

В соответствии с «Классификацией и диагностикой почв СССР» [11] исследуемые объекты относят к типу горно-тундровых и горно-луговых почв. Отмечено, что изученные типы почв развиваются на щебнистом элювии и элювио-делювии плотных осадочных и изверженных коренных пород на склонах различной крутизны и экспозиции, а вследствие частого выхода на поверхность горных пород развитие почв нередко происходит фрагментарно, особенно на южных более крутых склонах.

Горно-луговые альпийские почвы (рис. 1, *а*) развиваются на более теплом и менее увлажненном, по сравнению с горно-тундровыми, юго-восточном склоне под мелкотравной луговой растительностью с участием злаков. Профиль хорошо дренируемых альпийских луговых почв характеризуется разной степенью задернения верхнего органогенного горизонта темно-бурого цвета, мощность которого колеблется в пределах 10–20 см. С глубиной темная окраска и оструктуренность быстро ослабевают, содержание мелкозема уменьшается и возрастает количество щебня. Горно-луговые почвы будучи типичными почвами высокогорий формируются в экстремальных биоклиматических условиях, отличающихся холодным климатом, высокой солнечной радиацией, коротким периодом биологической активности. Широкое распространение данные почвы имеют преимущественно на южных более теплых склонах. На северном и северо-восточном склонах горно-луговые почвы сменяются автоморфными горно-тундровыми дерновыми (рис. 1, *б*) и горно-тундровыми торфянистыми (см. рис. 1, *с*) почвами. Для профиля горно-тундровых дерновых почв, развивающихся преимущественно под травянистой тундровой растительностью, характерен дерново-перегнойный горизонт А серо-бурого цвета с обилием корней. Мощность этого горизонта не превышает 10–15 см. Ниже располагается переходный горизонт АВ, а затем сильнощебнистый серовато-бурый карбонатный горизонт ВС, обусловленный карбонатной почвообразующей породой. Горно-тундровые торфянистые почвы отличаются наличием торфянистого горизонта темно-бурого цвета с серым оттенком. Под ним залегает минеральный слой, который пере-

ходит в толщу каменистого материала, слабо затронутого почвообразованием. Горно-тундровые торфянистые почвы, для аккумулятивного горизонта которых характерно «сухое» торфонакопление, можно считать наиболее распространенным подтипом среди автоморфных почвенных образований тундр Горного Алтая.

*a**b**c*

Рис. 1. Профили почв высокогорий Юго-Восточного Алтая:
a – горно-луговой альпийской; *b* – горно-тундровой дерновой;
c – горно-тундровой торфянистой. Фото Т.В. Раудиной

[Fig. 1. Soil profiles of the South-Eastern Altai highlands: *a* - alpine mountain-meadow soil;
b - mountain-tundra sod soil; *c* - mountain-tundra peat soil. Photo by TV Raudina]

В системе Классификации 2004 г. кроме центрального таксономического ранга – почвенного типа – предусмотрено выделение надтиповых единиц, к которым относят стволы и отделы почв. На уровне самых высоких таксономических рангов классификации почвы высокогорного пояса отрога Курайского хребта Юго-Восточного Алтая относятся к стволу постлитогенных почв. Педогенез постлитогенных почв происходит на сформировавшейся минеральной почвообразующей породе, процесс почвообразования не нарушается и не прерывается отложением свежего седиментационного материала. Почвы постлитогенного ствола характеризуются одновременным протеканием почвообразования и осадконакопления, что отражается в строении почвенного профиля. В составе ствола на изученной территории рассматриваемые почвы отнесены к отделу литоземы, выделенному впервые в «Классификации и диагностике почв России» [12]. Этот отдел объединяет почвы, формирующиеся на мелкоземистой или щебнисто-мелкоземистой толще, которая с глубины 30 см подстиляется плотной породой любого состава и разного генезиса. В общем виде профиль литоземов состоит из гумусового горизонта мощностью до 30 см, который залегает непосредственно на плотной породе (М). В результате проведенной корреляции горно-тундровые дерновые, горно-тундровые торфянистые и горно-луговые альпийские почвы были отнесены к типам литоземы грубогумусовые, торфяно-литоземы и литоземы перегнойно-темногумусовые соответственно.

Верхние органогенные горизонты литоземов характеризуются разной степенью задернения и буро-серой окраской. В горно-тундровых торфянистых почвах отмечается наличие темно-бурого торфянистого горизонта за счет неразложившихся растительных остатков. Несмотря на то, что с глубиной темная окраска ослабевает, горизонты АВ и В характеризуются повышенной гумусированностью. Нижние горизонты имеют серовато-бурую окраску и постепенно переходят в почвообразующую породу. В горизонтах ВС горно-тундровых дерновых почв наблюдается вскипание за счет наличия карбонатов в породе. С глубиной уменьшается содержание мелких фракций и соответственно возрастает количество крупнозема. Р.В. Ковалев [13] объясняет это тем, что в верхней части профиля почв тундр, в наибольшей степени подверженной резким колебаниям температур, в основном в результате физического выветривания происходит более интенсивная дезинтеграция обломков коренных пород, чем в нижней части профиля. Почвы характеризуются легко- и среднесуглинистым гранулометрическим составом с преобладанием фракций песка и крупной пыли. В верхней части почвенного профиля увеличивается количество тонких фракций за счет более интенсивного процесса выветривания по сравнению с нижележащими горизонтами.

Со спецификой накопления кислых органических веществ и биохимических процессов связана кислая реакция почвенных растворов. Так, горно-тундровые торфянистые почвы характеризуются кислой, слабокислой реакцией среды. В верхних горизонтах $pH = 5,8-6$, в нижних горизонтах

она заметно повышается и в ВС составляет 6,5–6,8. Горно-тундровые дерновые почвы, развитые на карбонатных породах, имеют слабощелочную реакцию среды ($\text{pH} = 7,4$). При слабой степени разложения органического вещества в верхнем горизонте и в связи с тем, что основания еще не вымыты, кислотность растворов также часто понижается [14]. Реакция среды коррелирует с распределением обменных катионов Ca^{+2} и Mg^{+2} , содержание суммы которых колеблется от 58 мг-экв/100 г почвы в верхних горизонтах до 13,5 мг-экв/100 г почвы в нижележащих. Такое довольно большое количество обменных форм кальция и магния происходит вследствие их биологической аккумуляции и достигает значительных величин в верхних горизонтах. В составе поглощенных оснований преобладает обменный кальций, на долю которого приходится до 54%. Содержание и распределение обменных оснований коррелирует с распределением органического вещества рассматриваемых почв.

Экстремальные биоклиматические условия, в которых формируются почвы, определяют и характер гумусообразования, и особенности гумусного состояния высокогорных почв [15, 16]. Высокое содержание органического вещества и его глубокое проникновение вниз по профилю – одна из характерных особенностей описываемых почв. Так, максимальное содержание углерода наблюдается в верхних горизонтах и убывает вниз по профилю. Горизонты АТ, Ad характеризуются накоплением довольно больших количеств органического вещества, представленного слаборазложившимися растительными остатками. Содержание органического углерода в верхних горизонтах исследуемых нами почв колеблется от 13,5% в Ad, до 15,3% в АТ. Вследствие неполного разложения растительных остатков и слабой микробиологической активности гумус горно-тундровых почв «грубый». Относительно большое количество органического углерода обнаруживается и в горизонте ВС – от 0,5 до 2%. Такое высокое его содержание объясняется процессами поверхностного выветривания, возникает обширная сеть трещин, повышаются дисперсность и удельная поверхность пород, в результате чего количество органического вещества увеличивается в выветрелых слоях и проникает по трещинам в нижние горизонты [17]. Значительное количество гумуса в нижних горизонтах указывает на высокую подвижность органического вещества и продуцирование легкоподвижных гумусовых веществ. Р.В. Ковалев [13] отмечает, что органическое вещество некоторых горных почв характеризуется малой гумификацией и низкой минерализованностью. Вследствие этого, а также благодаря малой активности микроорганизмов, использующих углерод в качестве источника энергии, в верхней части профиля соотношение C:N широкое – 8–10, но книзу оно сужается до 4–6.

Анализируя морфологию и физико-химические свойства изученных почв, можно сказать, что основными элементарными процессами почвообразования являются дерновый, гумусообразование, торфонакопление. Особого внимания заслуживает наиболее ярко проявляющееся в почвах

верхних частей пояса первичное, или примитивное, почвообразование, для которого характерна более тесная связь процессов выветривания и почвообразования. Рассматривая формирование почв в высокогорьях Северо-Чуйского хребта, В.В. Давыдов, Е.Е. Тимошок [18] отметили, что в суровых условиях с развитием растительного покрова происходит изменение пород и стадийное формирование молодых почв. Проведенное ими исследование показало, что в жестких термических условиях высокогорий процессы выветривания и почвообразования на постгляциальных отложениях происходят медленно, пионерные стадии почвообразования продолжаются 300–500 лет и заканчиваются формированием подбуров и криоземов. Согласно исследованиям Т.А. Корневой [19], суровые климатические условия высокогорья, резкие внутрисуточные перепады температур, подавленность микробиологических процессов приводят к преобладанию в высокогорном поясе физического выветривания, а химическое выветривание ослаблено. Важная роль в биологическом круговороте веществ и энергии принадлежит снежному покрову. Многие, подчас резкие, отличия в морфологических признаках и географическом распределении почв обусловлены характером и особенностями снеготаяния [20]. Мощный снеговой покров не способствует развитию морозных деформаций, оглеения и явлений криотурбации, солюфлюкции, тиксотропии, пливунности, так как формируются эти почвы в условиях хорошего дренажа и, следовательно, обладают хорошей водопроницаемостью и воздухоемкостью. В летние месяцы в их профиле, как правило, мало влаги, что способствует хорошему прогреванию и формированию своеобразного гидротермического режима. Процессы промерзания-оттаивания в почвенном профиле оказывают однотипное воздействие на почвообразование, поскольку почвы холодных аридных районов формируются обычно на каменисто-мелкоземистых и легких по гранулометрическому составу субстратах. В этом случае промерзание происходит быстро, вследствие малой увлажненности количество образующегося льда небольшое, формируется «сухая» или рыхлая мерзлота [13]. Криогенное перераспределение веществ в почвенном профиле не получает значимого развития. Основное влияние промерзания и мерзлого состояния сказывается в физическом раздроблении твердой фазы, в коагуляции и денатурации коллоидно-растворенных и аморфных соединений, что отражается на ряде генетических параметров почв.

Условия тундрового почвообразования приводят к образованию на восточных склонах горно-тундровых дерновых и горно-тундровых торфянистых почв [21]. Так как данные почвы формируются на холодных и переувлажненных склонах, при относительно высоких температурах воздуха днем, приводящих к быстрому просушиванию почв, и низких – ночью, необходимых условий для жизнедеятельности микроорганизмов, а следовательно, и для процессов гумификации не создается. Поэтому органическое вещество данных почв характеризуется малой интенсивностью процессов гумификации и минерализации. Для горно-тундровых торфянистых почв характерен

процесс торфонакопления, но в данном случае он не сопровождается заболачиванием. Это своеобразное сухое торфонакопление определяется слабой биохимической активностью почвы в условиях хорошего дренажа, который в свою очередь обеспечивается рыхлостью почвенной массы и условиями рельефа. В свое время В.И. Волковинцер [22] предлагал определять «сухое» торфонакопление как мумификацию растительных остатков, характерную для аридных экстраконтинентальных климатических условий. Крайне скудные запасы почвенной влаги, высокие температуры на фоне короткого биологически активного периода способствуют тому, что поступающие в почву растительные остатки длительное время не разлагаются, высушиваются, т.е. «мумифицируются». Это подтверждается низкими коэффициентами гумификации и свидетельствует об угнетении процессов минерализации растительных остатков [23, 24]. Иными словами, мумификация является специфическим процессом гумусообразования, характерным для зональных почв криоаридных территорий.

В отличие от горно-тундровых почв горно-луговые почвы, формирующиеся под луговой растительностью на более дренированных и теплых склонах, отличаются наиболее благоприятными условиями для процессов минерализации и гумификации. Развитие горно-лугового почвообразования в высокогорном поясе сопряжено прежде всего с большим увлажнением почв и наличием растительных ассоциаций высокогорных лугов, при этом характер горно-лугового почвообразования в различных районах не остается постоянным. Почвы, формирующиеся под луговой растительностью с богато разветвленной корневой системой, глубоко проникающей в почву, характеризуются хорошо выраженным дерновым горизонтом. Дернина в ненарушенном состоянии является препятствием для эрозии и обуславливает большую мощность почв [25].

Несмотря на то, что исследуемые почвы развиваются в условиях элювиальных элементарных ландшафтов и при высокой норме увлажнения не относятся к оподзоленным, это в определенной мере отличает их от горно-тундровых почв других горных сооружений. Для рассматриваемых горных почв свойственно отсутствие морфологически выраженных признаков оглеения и морозных деформаций, поскольку формируются эти почвы в условиях хорошего дренажа и, следовательно, обладают хорошей водопроницаемостью и воздухоемкостью. Данные горно-тундровые и горно-луговые альпийские почвы за счет отсутствия признаков оподзоливания и оглеения отличаются от горных почв других территорий. Вполне вероятно, что их профиль, вследствие малой мощности и сильной щебнистости, подвергается при интенсивном выпадении летних осадков сквозному промыванию, при котором суспензионное перемещение минеральных частиц происходит без существенного их химического изменения. Кроме того, более энергичное течение процессов выветривания каменистых включений в верхних почвенных горизонтах может в какой-то мере компенсировать вымывание подвижных соединений. Наконец, слабое перераспределение по профилю основных оксидов валового

химического состава может обуславливаться в определенные фазы (высушивания или сильного промерзания) и процессами возвратного подтягивания к верхним горизонтам подвижных соединений, как это показано многими исследователями для почв некоторых горных стран [2].

Заключение

На основании проведенных исследований, с учетом анализа имеющихся литературных источников, установлено, что в высокогорном поясе отрога Курайского хребта Юго-Восточного Алтая широкое распространение имеют горно-тундровые дерновые и горно-тундровые торфянистые почвы, наряду с которыми на значительной территории, покрытой разнотравными альпийскими лугами, формируются горно-луговые альпийские почвы. Рассматриваемые почвы отнесены к отделу литоземы, к типам литоземы грубогумусовые, торфяно-литоземы и литоземы перегнойно-темногумусовые. В связи со своеобразными условиями формирования рассматриваемые почвы имеют ряд особенностей, проявляющихся в свойствах и морфологии. Установлено относительно большое количество органического вещества и глубокое проникновение его в нижние горизонты (до 2%), однако вследствие неполного разложения растительных остатков и слабой микробиологической активности гумус горных почв «грубый». Отмечается, что с глубиной уменьшается содержание мелких фракций и возрастает количество крупнозема в результате более активного физического выветривания в верхней, наиболее подверженной резким колебаниям температур части профиля почв.

Основываясь на морфологии и физико-химических свойствах изученных почв, можно сказать, что ведущими элементарными процессами почвообразования являются дерновый, гумусообразование, торфонакопление, а также первичное, или примитивное, почвообразование, наиболее ярко проявляющееся в верхних частях пояса. Характерный процесс торфонакопления в данном случае не сопровождается заболачиванием, так как определяется слабой биохимической активностью почвы в условиях хорошего дренажа. Для всех вариантов рассмотренных почв, обладающих хорошей водопроницаемостью и воздухоемкостью, свойственно отсутствие морфологически выраженных признаков процессов оподзоливания, оглеения и морозных деформаций. Все это в определенной мере отличает исследованные почвы от подобных почв других горных сооружений.

Литература

1. Захаров С.А. О некоторых спорных вопросах горного почвоведения // Почвоведение. 1948. № 6. С. 347–356.
2. Владыченский А.С. Особенности горного почвообразования. М. : Наука, 1998. 191 с.
3. Ковалев Р.В., Волковинцер В.И., Хмелев В.А., Макеев О.В. Горный Алтай // Путеводитель почвенной экскурсии по Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1967. 147 с.

4. Смоленцева Е.Н. Разнообразие почв и экологические особенности условий почвообразования в высокогорных аридных котловинах Юго-Восточного Алтая // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное использование. Труды Тигирекского заповедника. 2010. № 3. С. 111–117.
5. Broll G., Keplin B. Mountain ecosystems: studies in treeline ecology. Berlin ; Heidelberg : Springer, 2005. 354 p.
6. Севастьянов В.В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1998. 199 с.
7. Модина Т.Д. Климаты Республики Алтай. Новосибирск : НИУ, 1997. 186 с.
8. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1970, 482 с.
9. Воробьева Л.А. Химический анализ почв. М. : Изд-во МГУ, 1998. 425 с.
10. Середина В.П., Спирина В.З. Аналитические методы исследования почв. Томск : ТГУ, 2007. 106 с.
11. Классификация и диагностика почв СССР. М. : Колос, 1977. 221 с.
12. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
13. Ковалев Р.В., Хмелев В.А., Волковинцер В.И. Почвы Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск : Наука, 1973. 357 с.
14. Смирнов М.П. Почвы Западного Саяна. М. : Наука, 1970. 235 с.
15. Manojlovic M., Cabilovski R., Sitaula B. Soil Organic Carbon in Serbian Mountain Soils: Effects of land use and altitude // Polish Journal of Environmental Studies. 2011. Vol. 20, № 4. P. 977–986.
16. Dai W., Huang Y. Relation of soil organic matter concentration to climate and altitude in zonal soils of China // Catena. 2006. Vol. 65, № 1. P. 87–94.
17. Караваева Н.А., Таргульян В.О. К изучению почв Северной Якутии // О почвах Восточной Сибири. М. : АН СССР, 1963. С. 153–195.
18. Давыдов В.В., Тимошок Е.Е. Формирование почв на молодых моренах в бассейне Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Сибирский экологический журнал. 2010. № 3. С. 505–514.
19. Корнева Т.А. К минералогии коры выветривания почв Курайского хребта // Почвоведение. 1967. № 11. С. 133–135.
20. Новиков И.С. Морфотектоника Алтая // Геоморфология. 2003. № 3. С. 10–25.
21. Горбачев В.Н. Почвы Восточного Саяна. М. : Наука, 1973. 197 с.
22. Волковинцер В.И. О почвообразовании в степных котловинах юга Сибири // Почвоведение. 1969. № 8. С. 3–11.
23. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. 205 с.
24. Волковинцер В.И. Степные криоаридные почвы. Новосибирск : Наука, 1978. 208 с.
25. Петров Б.Ф. Почвы Алтае-Саянской области. М. : Труды Почв. ин-та им. В.В. Докучаева, 1952. Т. 2. 245 с.

Авторский коллектив:

Спирина Валентина Захаровна – канд. биол. наук, доцент кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: tanya_raud@mail.ru

Раудина Татьяна Валериевна – аспирант кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета; м.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: tanya_raud@mail.ru

Поступила в редакцию 14.07.2014 г.; повторно 07.02.2015 г.; принята 09.04.2015 г.

Spirina VZ, Raudina TV. Features of pedogenesis and spatial distribution of the South-Eastern Altai highland soils. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):6-19. doi: 10.17223/19988591/30/1 In Russian, English summary

Valentina Z. Spirina, Tatiana V. Raudina

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Features of pedogenesis and spatial distribution of the South-Eastern Altai highland soils

The aim of this work was to determine the genesis peculiarities and automorphic properties of mountain-tundra and alpine mountain-meadow soils of the Kurai ridge alpine spur zone of the South-Eastern Altai formed on the slopes of varying steepness and exposure (50°6'4" N and 88°51'48" E, 2484 m above sea level), as well as their classification category.

We examined the territory by comparative-geographical and morphological method of studying to assess the soil properties at the level of the soil profile and genetic horizons. We defined chemical and physical and chemical properties and granulometric composition with the help of conventional methods in soil science. We carried out soil diagnostics using "Classification and diagnostics of soils in the USSR" and "Classification and diagnostics of soils in Russia" (2004).

We obtained information which characterizes patterns of distribution, structure and properties of soils. On the slopes and tops of the South-Eastern Altai ridges there is a gradual reduction in the deficit of moisture as it rises into the mountains and an increase in scarcity of heat in the same direction. Phenomena of winter temperature inversions in the Southeast Altai cause inversion in the distribution of soil types and vegetation formations. We established that in the alpine zone of the considered territory, under original climatic conditions under various formations of the alpine tundra vegetation, mountain-tundra sod and mountain-tundra peat soils are widespread. Along with that, alpine mountain-meadow soils are formed over a large area covered with mixed grass alpine meadows. An important factor in the development of mountain soils is solar radiation, especially large at high altitudes, so on the southern slopes mountain-tundra soils are gradually reduced and replaced by alpine mountain-meadow soil. On the northern and north-eastern slopes the alpine mountain-meadow soils are replaced by automorphic mountain-tundra sod and mountain-tundra peat soils. The studied soils belong to Litozems and soil types are raw humus Litozems, peat Litozems and dark-humus Litozems. Granulometric composition of the studied soils ranged from medium to light loam. They are characterized by a decrease in silt particles down the profile and an increase in the amount of sand fractions and coarse dust with depth. A feature of these soils is a significant accumulation of organic matter, but raw humus or mor is observed. A large amount of humus is detected in BC horizon (0,5-2%). The above discussed soils are characterized by a rather high content of exchangeable forms of calcium and magnesium. Thus, the main elementary processes of soil formation are primary, sod-forming, humification and peat accumulation. We noted the absence of morphologically overt signs of processes of podzolization, gleying and frost deformations for all variants of the soil because these soils are formed under conditions of good drainage.

The article contains 1 Figure, 25 References.

Key words: soils of the South-Eastern Altai highlands; dry permafrost; raw humus; primary soil forming process; inversion; physical weathering.

References

1. Zakharov SA. O nekotorykh spornykh voprosakh gornogo pochvovedeniya [On some controversial issues of mountain soil science]. *Pochvovedenie*. 1948;6:347-356. In Russian
2. Vladychenskiy AS. Osobennosti gornogo pochvoobrazovaniya [Features of mountain soil formation]. Moscow: Nauka Publ.; 1998. 191 p. In Russian
3. Kovalev RV, Volkovintser VI, Khmelev VA, Makeev OV. Gornyy Altay [Mountain Altai]. *Putevoditel' pochvennoy ekskursii po Zapadnoy Sibiri* [Guide to a soil trip of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. 147 p. In Russian
4. Smolentseva EN. Raznoobrazie pochv i ekologicheskie osobennosti usloviy pochvoobrazovaniya v vysokogornyykh aridnykh kotlovinakh Yugo-Vostochnogo Altaya [Soil variety and environmental conditions of soil formation characteristics in mountainous arid basins of the South-Eastern Altai]. In: *Gornye ekosistemy Yuzhnoy Sibiri: izuchenie, okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie. Trudy Tigireksskogo zapovednika* [Mountain ecosystems in South Siberia: studying, protection and rational use. Proceedings of the Tigireksky reserve]. 2010;3:111-117. In Russian
5. Broll G, Keplin B. Mountain ecosystems: studies in treeline ecology. Berlin, Heidelberg: Springer; 2005. 354 p.
6. Sevast'yanov VV. Klimat vysokogornyykh rayonov Altaya i Sayan [Climate of mountainous areas of the Altai and the Sayan]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1998. 199 p. In Russian
7. Modina TD. Klimaty respubliki Altay [Climate of the Altai Republic]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 1997. 186 p. In Russian
8. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu [Manual for chemical analysis]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1970. 482 p. In Russian
9. Vorob'eva LA. Khimicheskii analiz pochv [Chemical analysis of soils]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1998. 425 p. In Russian
10. Seredina VP, Spirina VZ. Analiticheskie metody issledovaniya pochv [Analytical methods for the study of soils]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2007. 106 p. In Russian
11. Egorov VV. Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR [Classification and diagnostics of soils in the USSR]. Moscow: Kolos Publ.; 1977. 221 p. In Russian
12. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. in Russian
13. Kovalev RV, Khmelev VA, Volkovintser VI. Pochvy Gorno-Altayskoy avtonomnoy oblasti [Soils of Gorno-Altai Autonomous Region]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973. 357 p. in Russian
14. Smirnov MP. Pochvy Zapadnogo Sayana [Soils of the Western Sayan]. Moscow: Nauka Publ.; 1970. 235 p. In Russian
15. Manojlovic M, Cabilovski R, Sitaula B. Soil Organic Carbon in Serbian Mountain Soils: Effects of land use and altitude. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2010;4:977-986.
16. Dai W, Huang Y. Relation of soil organic matter concentration to climate and altitude in zonal soils of China. *Catena*. 2006;1:87-94.
17. Karavaeva NA, Targul'yan VO. K izucheniyu pochv Severnoy Yakutii [On the study of soils of Northern Yakutia]. In: *O pochvakh Vostochnoy Sibiri* [Soils in Eastern Siberia]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR; 1963:153-195 p. In Russian
18. Davydov VV, Timoshok EE. Soil Formation on Young Moraines in the Aktru Basin (Central Altay, Severo-Chuysky Ridge). *Siberian Journal of Ecology*. 2010;3:505-514. In Russian, English summary
19. Kornev TA. K mineralogii kory vyvetrivaniya pochv Kurayskogo khrebtta [On mineralogy of soil weathering crust of the Kurai ridge]. *Pochvovedenie*. 1967;11:133-135. In Russian
20. Novikov S. Altai Morphotectonics. *Geomorphology RAS*. 2003;3:10-25. In Russian

21. Gorbachev VN. Pochvy Vostochnogo Sayana [Soils of the Eastern Sayan]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 197 p. In Russian
22. Volkovintser VI. O pochvoobrazovanii v stepnykh kotlovinakh yuga Sibiri [On soil formation in steppe basins of the south of Siberia]. *Pochvovedenie*. 1969;8:3-11. In Russian
23. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [Vegetative cover of Altai]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1960. 205 p. In Russian
24. Volkovintser VI. Stepnye krioaridnye pochvy [Steppe cryo arid soils]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 208 p. In Russian
25. Petrov BF. Pochvy Altae-Sayanskoy oblasti [Soils of the Altai-Sayan region]. Vol. 2. Moscow: Trudy Pochv. in-ta im. VV Dokuchaeva; 1952. 245 p. In Russian

Received 14 July 2014;

Revised 07 February 2015;

Accepted 9 April 2015

Author info:

Spirina Valentina Z., Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of Soil Science and Soil Ecology, Tomsk State University, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: tanya_raud@mail.ru

Raudina Tatiana V., Post Graduate Student, Department of Soil Science and Soil Ecology; Junior Researcher, Laboratory of Biogeochemical and Remote Methods of Environment Monitoring, Tomsk State University, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: tanya_raud@mail.ru

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 631.46; 631.417.2; 577.128

doi: 10.17223/19988591/30/2

К.А. Петроченко¹, А.В. Куровский^{1,2}, А.С. Бабенко¹, Ю.Е. Якимов¹

¹Национальный исследовательский

Томский государственный университет, г. Томск, Россия

²Национальный исследовательский

Томский политехнический университет, г. Томск, Россия

Вермикомпост на основе листового опада – перспективное кальциевое удобрение

Установлено наличие специфических свойств вермикомпоста, полученного путём переработки листового опада культурой *Eisenia fetida*. В вермикомпосте, полученном из конского навоза, суммарное содержание катионов Ca^{2+} и K^+ составило в среднем 130 мг-экв / кг сухого веса. Сумма растворимых форм кальция и калия в вермикомпостах на основе листового опада характеризовалась статистически значимым снижением содержания в ряду: тополиный опад–ивовый опад–березовый опад и составила 113, 106 и 93 мг-экв / кг соответственно. Содержание нитрат-иона в вермикомпосте на основе конского навоза, на основе тополиного, ивового и березового опада зафиксировано на уровне 87, 22, 18 и 14 мг-экв/кг соответственно. Кратность количественного отношения $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^+$ в вермикомпосте из конского навоза равнялась 3,5. В образцах вермикомпоста, полученного из березового, ивового и тополиного опада, этот показатель значимо возрастал и достигал значений 4,1; 4,7 и 5,7 соответственно. Выращивание изолированных ростков картофеля сорта Невский на вытяжках из вермикомпоста на основе тополиного опада приводило к статистически значимому увеличению веса образовавшихся корней по сравнению с ростками, выращиваемыми на вытяжках вермикомпоста, полученного из конского навоза.

Ключевые слова: вермикомпостирование; *Eisenia fetida*; *Populus nigra* L.; отношение $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^+$; *Solanum tuberosum* L.; корнеобразование.

Введение

Вермикультивирование – выращивание дождевых червей на органических субстратах – широко распространено в различных странах как прогрессивная технология переработки органических остатков, получения высокоэффективного удобрения и кормового белка животного происхождения [1, 2]. Вермикомпост, полученный из различных бытовых и сельскохозяйственных отходов, служит хорошим удобрением и стимулятором роста

различных культур [3, 4]. В ряде случаев из копролитов дождевых червей выделяют специфические штаммы микроорганизмов, которые используют для высокоэффективной защитной бактеризации зерновых культур [5]. В настоящее время в России и за рубежом в качестве основного субстрата для вермикультуры чаще всего используется навоз разных видов сельскохозяйственных животных и птицы [6–8]. Компост на основе навоза, как правило, содержит достаточно большие количества неорганического азота и калия [9]. Использование вермикомпоста с высоким содержанием ионов NO_3^- и K^+ в качестве удобрения способствует усиленному вегетативному росту растений и повышению урожайности. Однако в практическом земледелии повышенный азотный фон пролонгирует фазу вегетативного роста и препятствует формированию и созреванию плодов, клубней, корнеплодов [10], что в условиях короткого вегетационного периода может привести к существенному снижению урожая. Переизбыток калия, увеличивая обводненность тканей [11], способствует более быстрому распространению возбудителей различных болезней. С другой стороны, хорошо известна важная роль кальция как элемента минерального питания, повышающего устойчивость растений к стрессам и болезням [12, 13]. В вермикомпостах, полученных на основе богатых азотсодержащей органикой субстратов, соотношение ионов кальция и калия, как правило, характеризуется преобладанием последнего [9], в то время как в большинстве естественных пищевых субстратов дождевых червей, в том числе в листовом опаде, наблюдается обратная картина [14–18]. В последние годы все большее внимание уделяется изучению процессов разложения листового опада как одного из важнейших звеньев биогеохимических циклов [19, 20]. Но эти же процессы можно реализовать и в искусственных условиях как одну из технологических задач вермикомпостирования, которая имеет, как минимум, два важных аспекта. Во-первых, часто практикующееся в настоящее время сжигание опавших листьев является нерациональным, вредным для окружающей среды мероприятием. В то же время лиственный опад представляет собой почти бесплатный, легкодоступный субстрат для переработки. Во-вторых, вермикомпостирование листового опада позволяет получить образцы вермикомпоста, обогащенного кальциевыми соединениями. По нашему мнению, использование данного биотехнологического продукта в качестве органоминерального удобрения (в определенные периоды онтогенеза) будет оказывать положительное влияние на корнеобразование и формирование неспецифической устойчивости растительного организма.

Цель работы – исследование некоторых агрохимических свойств вермикомпоста, при производстве которого в качестве основного пищевого субстрата использовался лиственный опад определенных видов древесных растений.

Материалы и методики исследования

В экспериментах использовался компостный червь *Eisenia fetida* Savigny (Lumbricidae), наиболее технологичный и приспособленный для вермиком-

постирования вид. Вермикультура *Eisenia fetida* поддерживается на кафедре защиты растений профессором А.С. Бабенко. Исходная популяция червей получена от Ю.Б. Морева (Институт биологии АН Киргизской ССР) в 1991 г.

Для вермикультивирования использовали пластиковые контейнеры объемом 250 мл, которые наполняли субстратом. Кроме субстрата, в каждый контейнер помещали по несколько неполовозрелых особей дождевых червей общим весом $1,5 \pm 0,1$ г. В качестве субстрата вермикультивирования использовали смесь верхового торфа как поглотительного материала, конского навоза или одного из трех видов высушенного листового опада: березового (*Betula pendula* L.), тополиного (*Populus nigra* L.) и ивового (*Salix alba* L.). Выбор данных видов древесных растений обусловлен их массовым совместным произрастанием на открытой территории Сибирского Ботанического сада и на ООПТ «Университетская роща» (г. Томск). Все вышеуказанные виды произрастают в одинаковых почвенно-климатических условиях. Следовательно, все возможные различия в физико-химических свойствах листового опада для этих трёх видов можно рассматривать как генетически детерминированные [21].

Исходные субстраты взяты в соотношении 1:8 по воздушно-сухому весу: 4 г сухого пищевого компонента (навоз или один из трех видов опада) и 32 г торфа. Дистиллированная вода добавлялась в сухую смесь в количестве 120 мл. Таким образом, начальная рабочая влажность субстратов вермикомпостирования составила 77%. В дальнейшем влажность субстратов поддерживалась на уровне $70 \pm 10\%$ путем регулярного добавления дистиллированной воды. Закрытые перфорированными крышками контейнеры находились в темной комнате при температуре $+21 \pm 3^\circ\text{C}$. Вермикомпостирование проводилось до завершения фазы прироста биомассы червей и проявления выраженной тенденции к снижению данного параметра. В наших экспериментах (с ограниченным объемом контейнеров и пищевых ресурсов) это происходило в среднем к 21-м суткам культивирования червей.

По завершении экспериментов отсеченный от червей вермикомпост высушивался в сушильном шкафу при температуре 105°C . Все эксперименты по культивированию червей *Eisenia fetida* на навозе и листовом опаде от разных видов древесных растений проводили в 5 повторностях.

Для приготовления экстрактов из полученных вермикомпостов брали пробы с воздушно-сухим весом 5 г и заливали 95 мл дистиллированной воды (разведение 1:20). Пробы с водой количественно переносили в сосуды из темного стекла объемом 100 мл, закрывали крышкой, перемешивали в течение 3 мин на магнитной мешалке и оставляли на сутки в помещении при комнатной температуре для окончательной экстракции. Экстракт фильтровали и производили измерения требуемых физико-химических параметров.

Концентрацию ионов калия и нитрат-ионов в экстрактах из вермикомпостов определяли посредством ионометрии. Измерения проводили на иономере ИПЛ-103 серии «Мультитест» (Россия). Электродная ячейка

включала в себя ионоселективный электрод «ЭЛИС»-121К или «ЭЛИС»-121NO₃ и электрод сравнения ЭВЛ-1 М3.1. Содержание ионов Ca²⁺ в исследуемых экстрактах определяли комплексонометрическим методом.

Физиологическое воздействие полученных образцов вермикомпоста изучалось на изолированных ростках картофеля (*Solanum tuberosum* L.) распространенного в России сорта Невский (Всеволожская селекционная станция). В чашки Петри на дно укладывали фильтровальную бумагу. В каждую чашку помещали по 3 ростка весом 0,5–1 г. Фильтровальная бумага на дне чашек смачивалась питательными растворами, в качестве которых служили водные вытяжки (1:20) из высушенных образцов вермикомпоста на основе навоза и тополиного опада. Экстракцию проводили способом, описанным выше. Чашки Петри с культивируемыми ростками картофеля помещались в малогабаритную фитокамеру со светопериодом день / ночь, равным 16:8. Продолжительность культивирования ростков определялась временем формирования развитой корневой системы и в среднем составляла 3–5 сут. Всего проведено 5 повторностей данного эксперимента. Отношение сырого веса образовавшихся за фиксированное время корней к общему сырому весу ростка, выраженное в процентах, служило главным исследуемым показателем воздействия питательных сред на изолированные ростки. В дальнейшем этот показатель мы называем «относительный вес корней».

Методы статистической обработки результатов выбирали исходя из малого объема выборок и невозможности, в силу данного обстоятельства, надежной оценки распределений. В качестве средних показателей использовали медианы, для оценки вариации вычисляли 25–75%-ные перцентили (1-й и 3-й квартили). Статистическую значимость отличий медиан исследуемых совокупностей рассчитывали, используя непараметрический критерий Вилкоксона–Манна–Уитни [22]. Вычисления производили в свободно распространяемом табличном процессоре Gnumeric, версия 1.10.16.

Результаты исследования и обсуждение

Процессы онтогенетического изменения статуса минерального питания у высших растений – гликофитов – в настоящее время хорошо изучены [23, 24]. Одна из генеральных тенденций заключается в том, что листья (как древесных, так и травянистых растений) в ходе онтогенеза постепенно теряют калий (в результате оттока к более молодым органам и последующей реутилизации), но все больше и больше накапливают кальций. В стареющих и отмирающих листьях этот макроэлемент фиксируется в виде оксалатов и других слаборастворимых соединений, однако определенное количество кальция в тканях опада также присутствует и в форме иона наряду с ионами калия и нитрат-ионами.

На рис. 1 представлены данные о суммарном содержании катионов кальция и калия и содержании нитрат-иона в пробах вермикомпоста, полученного из различных исходных субстратов.

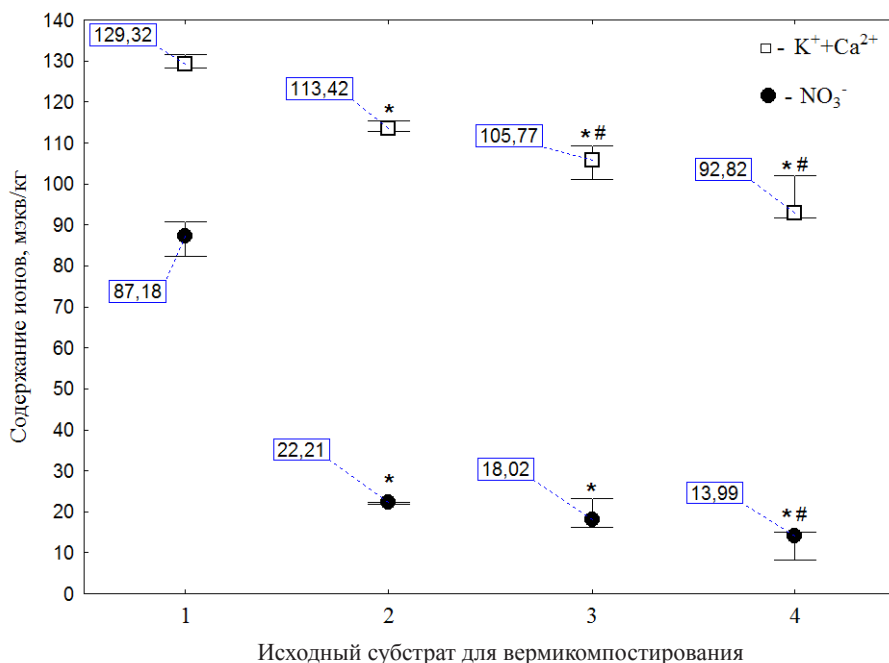


Рис. 1. Распределение суммы ионов кальция и калия, а также нитрат-ионов по образцам вермикомпоста, полученного из разных исходных субстратов.

Здесь и на рис. 2, 3: 1 – вермикомпост на основе конского навоза; 2, 3, 4 – на основе тополиного, березового и ивового опада соответственно;

* – статистически значимые отличия от выборки № 1 ($p < 0,005$); # – статистически значимые отличия от предыдущей (слева направо) выборки ($p < 0,005$); маркеры средних точек обозначают медиану, планки погрешностей – первый и третий квартили.

[Fig. 1. Distribution of the amount of calcium and potassium ions, and nitrate ions according to vermicompost samples obtained from different initial substrates.

Note: 1 - horse manure-based vermicompost, 2-4 - poplar, birch or willow litter-based, respectively; * - statistically significant differences from sample 1 ($p < 0.005$); # - statistically significant differences from the previous (from left to right) sample ($p < 0.005$); the markers of midpoints indicate the median, the error bars - the first and third quartiles.

On the ordinate axis - Ion content, meq/kg; On the abscissa axis - Initial substrate for vermicomposting]

Из графика видно, что вермикомпост, полученный из листового опада, статистически значимо уступает по суммарному содержанию двух главных макро-катионов в сухом веществе вермикомпосту на основе конского навоза. В то же время количественно эти различия нельзя назвать большими, так как суммарное содержание двух главных катионов в вермикомпосте из тополиного опада всего на 12% меньше, чем в вермикомпосте на основе навоза. Образцы вермикомпоста из листового опада от разных видов древесных растений также характеризуются значимыми различиями по исследуемому показателю: максимальные величины суммы катионов кальция и калия зафиксированы в образцах вермикомпоста из тополиного опада, минимальные – из березового (см. рис. 1).

По содержанию нитрат-иона различия между вермикомпостом на основе навоза и на основе опада выражены гораздо сильнее, чем по суммарному содержанию главных катионов.

Как видно из рис. 1, содержание NO_3^- в сухой массе вермикомпоста, полученного на основе навоза, в 4–6 раз превышает значение этого же параметра в пробах вермикомпоста на основе листового опада. При этом различия между разными видами листового опада незначительны. Такая картина распределения нитрат-ионов по исследуемым образцам является вполне ожидаемой: практически любой листовой опад относится к категории субстратов, обеднённых азотом [25].

Другим важным свойством вермикомпоста как органоминерального удобрения является количественное отношение «содержание кальция / содержание калия». Результаты расчетов данного коэффициента представлены на рис. 2. Известно, что этот маркерный химический признак может быть детерминирован генетически и экологически [26, 27]. Отношение $\text{Ca}^{2+} / \text{K}^+$ является максимальным в пробах вермикомпоста, полученных из смеси торфа и тополиного опада. Минимальными значениями данного показателя характеризовались пробы вермикомпоста, полученные на основе навоза (см. рис. 2).

Таким образом, исследуя свойства вермикомпоста, полученного из разных исходных субстратов, мы обнаружили два наиболее альтернативных (по совокупности исследуемых параметров) варианта: «традиционный» вермикомпост на основе навоза и вермикомпост на основе тополиного опада. Именно эти два варианта протестированы на растительных объектах в ходе гидропонных экспериментов по выращиванию ростков картофеля сорта Невский на средах с добавлением водных вытяжек из полученных образцов вермикомпоста. Результаты данных экспериментов представлены на рис. 3. Для ростков картофеля сорта Невский экспозиция на вермикомпосте, полученном на основе тополиного опада, приводила к статистически значимому, почти двукратному увеличению относительного веса корней по отношению к варианту с вермикомпостом, произведенным на основе навоза. На основании полученных данных можно сделать заключение о благоприятном влиянии вытяжек из вермикомпоста на основе тополиного опада на устойчивость и выживаемость ростков картофеля сорта Невский, используемых в целях размножения ценного семенного материала. Почему в данном случае акцент делается на такие понятия, как «выживаемость» и «повышение устойчивости»? Ответ заключается в самом способе размножения картофеля посредством изолированных ростков. Данный метод разрабатывался (и продолжает совершенствоваться в настоящее время) как недорогая и быстрая альтернатива меристемным культурам и системам типа «картофельное дерево».

Одним из наиболее уязвимых аспектов росткового размножения является непосредственный контакт ростков с питательным раствором. Изолированный росток не имеет полноценных морфофизиологических приспособлений

для оптимального поглощения нутриентов, рецепторных и транспортных систем для изменения проницаемости мембран в случаях резких колебаний ионной силы, pH окружающего раствора либо появления в нём токсичных веществ.

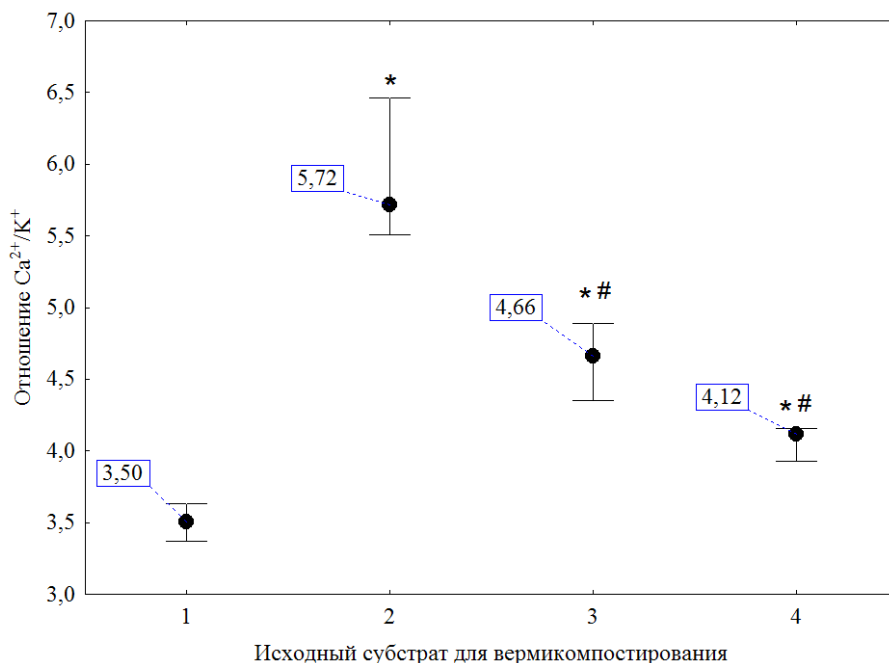


Рис. 2. Отношение содержание Ca^{2+} /содержание K^{+} в образцах вермикомпоста, полученного из разных исходных субстратов
 [Fig. 2. Ratio of " Ca^{2+} content/ K^{+} content" in vermicompost samples obtained from different initial substrates. On the ordinate axis - $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ ratio;
 On the abscissa axis - Initial substrate for vermicomposting]

Следовательно, первичную стадию проращивания изолированных ростков (до образования полноценной системы корней) на любом субстрате можно рассматривать как стрессовое состояние [28]. И здесь на первый план выходят антистрессовые свойства кальция как макроэлемента минерального питания. Механизмы протекторных свойств Ca^{2+} многообразны, но изучены далеко не полно. Некоторые авторы делают акцент на универсальном каскаде адаптационных реакций, запускаемом ионами кальция, выполняющими роль вторичных мессенджеров в клетках [12, 13]. Однако полученные нами результаты, очевидно, связаны с другим не менее известным эффектом Ca^{2+} – стимуляцией процессов корнеобразования [29].

В целом, проведенные исследования позволили рассмотреть актуальные проблемы оптимизации кальциевого питания растений с еще одной – биотехнологической – точки зрения. Кальций является одним из самых про-

блемных элементов минерального питания растений ввиду очень слабой степени реутилизации и медленным, затрудненным возвращением из опада в корнеобитаемые горизонты [30, 31].

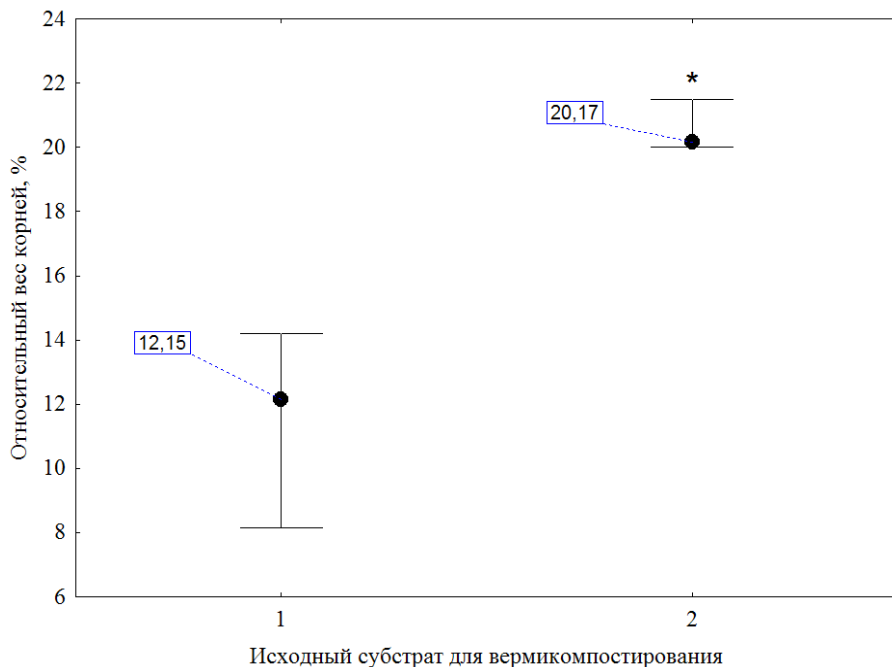


Рис. 3. Относительный вес корней у изолированных ростков картофеля сорта Невский, проращиваемых на вытяжках из вермикомпоста, полученного из конского навоза и тополиного опада

[Fig. 3. Relative root weight of isolated potato variety “Nevsky” sprouts germinated on vermicompost extracts obtained from horse manure and poplar litter. On the ordinate axis - Relative root weight, %; On the abscissa axis - Initial substrate for vermicomposting]

Решить данную проблему помогают дождевые черви, которые имеют уникальные анатомо-физиологические особенности, связанные с извлечением из субстрата кальция и дальнейшим его метаболизмом. Речь идет о так называемых кальциевых железах [32]. Несмотря на то, что степень развития кальциевых желёз у *Eisenia fetida* относительно невелика (по сравнению с почвенными видами червей), высокая технологичность (плодовитость, экологическая пластичность, простота в содержании) этого компостного вида с успехом позволяет использовать его при переработке листового опада [33]. В перспективе это может повысить эффективность и вариативность использования вермикомпоста в качестве удобрения в растениеводстве.

Выводы

Проведенное сравнительное исследование свойств вермикомпостов, полученных путём переработки разных пищевых субстратов вермикультурой *Eisenia fetida* (Savigny), позволило установить следующее.

1. В вермикомпосте, полученном из конского навоза, суммарное содержание катионов Ca^{2+} и K^{+} составило в среднем 130 мг-экв/кг сухого веса. Сумма растворимых форм кальция и калия в вермикомпостах на основе листового опада характеризовалась статистически значимым снижением содержания в ряду: тополиный опад–ивовый опад–березовый опад и составила 113, 106 и 93 мг-экв/кг соответственно.

2. Содержание нитрат-иона в вермикомпосте на основе конского навоза, на основе тополиного, ивового и березового опада зафиксировано на уровне 87, 22, 18 и 14 мг-экв/кг соответственно.

3. Кратность количественного отношения $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ в вермикомпосте из конского навоза равнялась 3,5. В образцах вермикомпоста, полученного из березового, ивового и тополиного опада, этот показатель статистически значимо возрастал и достигал значений 4,1; 4,7 и 5,7 соответственно.

4. Выращивание изолированных ростков картофеля сорта Невский на вытяжках из вермикомпоста на основе тополиного опада приводило к статистически значимому увеличению относительного веса образовавшихся корней (20,17% от общего веса ростков) по сравнению с ростками, выращиваемыми на вытяжках вермикомпоста, полученного из конского навоза (12,15%).

Литература

1. Edwards C.A., Burrows I., Fletcher K.E., Jones B.A. The use of earthworms for composting farm wastes // Composting Agricultural and Other Wastes / Ed. by J.K.R. Gasser. London ; New York : Elsevier, 1985. P. 229–241.
2. Hartenstein R., Bisesi M.S. Use of earthworm biotechnology for the management of effluents from intensively housed livestock // Outlook on Agriculture. 1989. Vol. 18. P. 3–7.
3. Arancon N., Edwards C., Babenko A., Cannon J., Galvis P., Metzger J. Influences of vermicompost produced by earthworms and micro-organisms from cattle manure, food waste and paper waste, on the germination, growth and flowering of petunias in the greenhouse // Applied Soil Ecology. 2008. Vol. 39. P. 91–99.
4. Atiyeh R.M., Subler S., Edwards C.A., Bachman G., Metzger J.D., Shuster W. Effects of vermicomposts and composts on plant growth in horticultural container media and soil // Pedobiologia. 2000. Vol. 44. P. 579–590.
5. Терещенко Н.Н., Кравец А.В., Акимова Е.Е., Минаева О.М., Зотикова А.П. Эффективность применения микроорганизмов, изолированных из копролитов дождевых червей, для увеличения урожайности зерновых культур // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2013. № 5. С. 10–17.
6. Морев Ю.Б. Искусственное разведение дождевых червей. Фрунзе : Илим, 1990. 63 с.
7. Городний Н.М., Мельник И.А., Повхан М.Ф. Биоконверсия органических отходов в биодинамическом хозяйстве. Киев : Урожай, 1990. С. 111–164.

8. Chan P.L.S., Griffiths D.A. The vermicomposting of pre-treated pig manure // Biological Wastes. 1988. Vol. 24. P. 57–69.
9. Atiyeh R.M., Edwards C.A., Subler S., Metzger J.D. Pig manure vermicompost as a component of a horticultural bedding plant medium: effects on physicochemical properties and plant growth // Bioresource Technology. 2001. P. 11–20.
10. Койка С.А., Скорилов В.Т. Нитраты и нитриты в продукции растениеводства // Вестник Российского университета дружбы народов. Сер. Агрономия и животноводство. 2008. № 3. С. 58–63.
11. Hsiao T.C., Lauchli A. Role of potassium in plant-water relations // Advances in Plant Nutrition. / eds. by B. Tinker and A. Lauchli. N.Y. : Praeger Scientific, 1986. Vol. 2. P. 281–312.
12. Bressan Ray A., Hasegawa Paul M., Pardo José M. Plants use calcium to resolve salt stress // Trends in Plant Science. 1998. Vol. 3. P. 411–412.
13. Poovaiah B.W., Reddy A.S.N. Calcium and Signal Transduction in Plants // Critical Reviews in Plant Sciences. 1993. Vol. 12. P. 185–185.
14. Sariyildiz T., Anderson J.M. Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types // Forest Ecology and Management. 2005. P. 303–319.
15. Lemma B., Nilsson I., Kleja D.B., Olsson M., Knicker H. Decomposition and substrate quality of leaf litters and fine roots from three exotic plantations and a native forest in the southwestern highlands of Ethiopia // Soil Biology & Biochemistry. 2007. P. 2317–2328.
16. Carnol M., Bazgir M. Nutrient return to the forest floor through litter and throughfall under 7 forest species after conversion from Norway spruce // Forest Ecology and Management. 2013. P. 66–75.
17. Ma Y., Filley T.R., Szlavecz K., McCormick M.K. Controls on wood and leaf litter incorporation into soil fractions in forests at different successional stages // Soil Biology & Biochemistry. 2014. Vol. 69. P. 212–222.
18. Cizungu L., Staelens J., Huygens D., Walangululu J., Muhindo D., Cleemput O.V., Boeckx P. Litterfall and leaf litter decomposition in a central African tropical mountain forest and *Eucalyptus* plantation // Forest Ecology and Management. 2014. Vol. 326. P. 109–116.
19. Li T., Ye Y. Dynamics of decomposition and nutrient release of leaf litter in *Kandelia obovata* mangrove forests with different ages in Jiulongjiang Estuary, China // Ecological Engineering. 2014. Vol. 73. P. 454–460.
20. Cuchietta A., Marcotti E., Gurvich D.E., Cingolani A.M., PérezHarguindeguy N. Leaf litter mixtures and neighbor effects: Low-nitrogen and high-lignin species increase decomposition rate of high-nitrogen and low-lignin neighbours // Applied Soil Ecology. 2014. Vol. 82. P. 44–51.
21. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. М. : Агропромиздат, 1991. 415 с.
22. Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л. : Медицина, 1973. 141 с.
23. Осмоловская Н.Г., Кучаева Л.Н., Новак В.А. Роль органических кислот при формировании ионного состава листьев гликофитов в онтогенезе // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 3. С. 381–388.
24. Осмоловская Н.Г. Особенности ионного гомеостатирования у гликофитных растений // Вестник СПбГУ. 1998. Сер. 3, вып. 2, № 10. С. 78–84.
25. Petrochenko K., Kurovskiy A., Babenko A. Ionic homeostasis and some other features of *Eisenia fetida* (*Oligocheta*) cultivated on substrates of various characters and of different chemical composition // Advances in Earthworm Taxonomy VI (*Annelida: Oligochaeta*). Kasperek Verlag, Heidelberg: Printed in Germany, 2014. P. 171–176.
26. Лархер В. Экология растений. М. : Мир, 1978. 384 с.

27. Куровский А.В. Эколого-физиологические аспекты кальциефильности травянистых растений // Вестник Томского государственного университета. 2009. № 329. С. 237–240.
28. Якимов Ю.Е., Елисеева М.А., Куровский А.В. Эффективность размножения семенного картофеля частями клубня // Сборник трудов региональной научно-практической конференции «Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике», Томск, 2010. Вып. 12. С. 92–96.
29. Schiefelbein J.W., Shipley A., Rowse P. Calcium influx at the tip of growing root-hair cells of *Arabidopsis thaliana* // Planta. 1992. P. 455–459.
30. Ponge J.F., Patzel N., Delhaye L., Devigne E., Levieux C., Beros P., Wittebroodt R. Interactions between earthworms, litter and trees in an old-growth beech forest // Biology and Fertility of Soils. 1999. P. 360–370.
31. Reich P.B., Oleksyn J., Modrzynski J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D.M., Chorrover J., Chadwick O.A., Hale C.M., Tjoelker M.G. Linking litter calcium, earth-worms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. // Ecology. 2005. Letters 8. P. 811–818.
32. Canti M.G., Pearce T.G. Morphology and dynamics of calcium carbonate granules produced by different earthworm species // Pedobiologia. 2002. P. 511–521.
33. Петроченко К.А., Куровский А.В., Бабенко А.С. Некоторые физико-химические аспекты переработки листового опада дождевыми червями *Eisenia fetida* в лабораторных условиях // Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы : материалы IV Международной конференции, посвящённой памяти Ю.А. Львова. Томск, 2012. С. 401–404.

Авторский коллектив:

Петроченко Ксения Александровна – аспирант кафедры защиты растений Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: charlie9008@yandex.ru

Куровский Александр Васильевич – канд. биол. наук, доцент кафедры экологической и сельскохозяйственной биотехнологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета; доцент кафедры иностранных языков Физико-технического института Томского политехнического университета (г. Томск, Россия).

E-mail: a.kurovskii@yandex.ru

Бабенко Андрей Сергеевич – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой защиты растений Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: andrey.babenko.56@mail.ru

Якимов Юрий Евгеньевич – ст. преподаватель кафедры экологической и сельскохозяйственной биотехнологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: yak4103@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.02.2015 г.; повторно 23.04.2015 г.; принята 19.05.2015 г.

Petrochenko KA, Kurovsky AV, Babenko AS, Yakimov YuE. Leaf litter-based vermicompost as promising calcium fertilizer. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):20-34. doi: 10.17223/19988591/30/2 In Russian, English summary

**Ksenia A. Petrochenko¹, Aleksander V. Kurovsky^{1,2},
Andrey S. Babenko¹, Yury E. Yakimov¹**

¹Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

²Tomsk Polytechnic University, Tomsk, Russian Federation

Leaf Litter-Based Vermicompost As Promising Calcium Fertilizer

Nowadays a lot of attention is paid to studying the processes of leaf litter decomposition, which is one of the most important stages of biogeochemical cycles. Under simulated conditions these processes can be realised as one of the technological tasks of vermicomposting. Leaf litter is a substrate available for vermicultures, and it is rich in calcium. Vermicomposting of leaf litter makes it possible to get vermicompost samples enriched in calcium combination. This research aimed at studying the agrochemical properties of vermicompost made from leaf litter of particular species of woody plants.

To form the substrate for the vermiculture *Eisenia fetida* Savigny (*Lumbricidae*) we used the mixture of terrestrial peat with horse manure or the mixture of terrestrial peat with one of three kinds of leaf litter: birch (*Betula pendula* L.), poplar (*Populus nigra* L.) and willow (*Salix alba* L.). These species of woody plants grew within the same area, under similar soil and climate conditions. We carried out vermicomposting in plastic 250-millilitre containers up to the end of the phase of biomass growth. In water extracts from the obtained vermicomposts we measured the concentration of K^+ , Ca^{2+} and NO_3^- . The total capacity of Ca^{2+} and K^+ in the horse manure vermicompost was, on average, 130 milliequivalents/kg in dry weight. The sum of soluble forms of calcium and potassium in the vermicompost from leaf litter was characterised by a statistically significant decrease in the range: poplar litter - willow litter - birch litter, and was 113, 106 and 93 milliequivalents/kg correspondingly. We registered the nitrate-ion concentration in the vermicompost from horse manure, from poplar, willow and birch litter at the level of 87, 22, 18 and 14 milliequivalents/kg, correspondingly. The ratio Ca^{2+}/K^+ in the vermicompost from poplar litter was 3.5. In the samples of vermicompost made from poplar, willow and birch litter this index was significantly higher; it was 4.1, 4.7 and 5.7 correspondingly. In accordance with their chemical properties, the two most different variants are the horse manure and poplar litter vermicompost. We tested these two variants on plant objects in hydroponic experiments on studying the speed of root-formation in isolated potato sprouts (the variety Nevsky, Russia). Growing isolated potato sprouts of the variety Nevsky on the extract of the vermicompost from poplar litter resulted in a statistically significant increase in the weight of formed roots (20.17% of the total weight of sprouts) in comparison with the sprouts raised on the extract of the vermicompost from horse manure (12.15%). The obtained effect is discussed from the point of view of the stimulating impact of large amount of Ca^{2+} on the root-formation processes of plants.

The article contains 3 Figures, 33 References.

Key words: vermicomposting; *Eisenia fetida*; *Populus nigra* L.; Ca^{2+}/K^+ ratio; *Solanum tuberosum* L.; root formation.

References

1. Edwards CA, Burrows I, Fletcher KE, Jones, BA. The use of earthworms for composting farm wastes. In: Composting Agricultural and Other Wastes. Gasser JKR, editor. London and New York: Elsevier; 1985. pp. 229-241.
2. Hartenstein R, Bisesi MS. Use of earthworm biotechnology for the management of effluents from intensively housed livestock. *Outlook on Agriculture*. 1989;18:3-7.
3. Arancon N, Edwards C, Babenko A, Cannon J, Galvis P, Metzger J. Influences of vermicompost produced by earthworms and micro-organisms from cattle manure, food waste and paper waste, on the germination, growth and flowering of petunias in the greenhouse. *Applied Soil Ecology*. 2008;39:91-99. doi: [10.1016/j.apsoil.2007.11.010](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.11.010)
4. Atiyeh RM, Subler S, Edwards CA, Bachman G, Metzger JD, Shuster W. Effects of vermicomposts and composts on plant growth in horticultural container media and soil. *Pedo biologia*. 2000;44:579-590.
5. Tereshchenko NN, Kravets AV, Akimova EE, Minaeva OM, Zotikova AP. Effectiveness of applying microorganisms isolated from earthworm coprolites in increasing yielding capacity of grain crops. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2013;5:10-17. In Russian, English summary
6. Morev YuB. Iskustvennoe razvedenie dozhdevykh chervyey [Artificial breeding of earthworms]. Frunze: Ilim Publ.; 1990. 63 p. In Russian
7. Gorodniy NM, Mel'nik IA, Povkhan MF. Biokonversiya organicheskikh otkhodov v biodinamicheskoy khozyaystve [Bioconversion of organic waste in biodynamic farming]. Kiev: Harvest Publ.; 1990. 256 p. In Russian
8. Chan PLS, Griffiths DA. The vermicomposting of pre-treated pig manure. *Biological Wastes*. 1988;24(1):57-69.
9. Atiyeh RM, Edwards CA, Subler S, Metzger JD. Pig manure vermicompost as a component of a horticultural bedding plant medium: effects on physicochemical properties and plant growth. *Bioresource Technology*. 2001;78:11-20.
10. Kojka SA, Skorikov VT. Nitrates and nitrites in production vegetative. *Vestnik Rossiyskogo universiteta druzhby narodov. Seriya: Agronomiya i Zhivotnovodstvo*. 2008;3:58-63. In Russian
11. Hsiao TC, Lauchli A. Role of potassium in plant-water relations. In: *Advances in Plant Nutrition*. Tinker B, Lauchli A, editors. Vol. 2. New York: Praeger Scientific; 1986. pp. 281-312.
12. Bressan Ray A, Hasegawa Paul M, Pardo José M. Plants use calcium to resolve salt stress. *Trends in Plant Science*. 1998;3(11):411-412. doi: [10.1016/S1360-1385\(98\)01331-4](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01331-4)
13. Poovaiah BW, Reddy ASN. Calcium and Signal Transduction in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1993;12:185-185.
14. Sariyildiz T, Anderson JM. Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types. *Forest Ecology and Management*. 2005;210:303-319. doi: [10.1016/j.foreco.2005.02.043](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.043)
15. Lemma B, Nilsson I, Kleja DB, Olsson M, Knicker H. Decomposition and substrate quality of leaf litters and fine roots from three exotic plantations and a native forest in the southwestern highlands of Ethiopia. *Soil Biology & Biochemistry*. 2007;39(9):2317-2328. doi: [10.1016/j.soilbio.2007.03.032](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.032)
16. Carnol M, Bazgir M. Nutrient return to the forest floor through litter and throughfall under 7 forest species after conversion from Norway spruce. *Forest Ecology and Management*. 2013;309:66-75. doi: [10.1016/j.foreco.2013.06.042](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.042)
17. Ma Y, Filley TR, Szlavecz K, McCormick MK. Controls on wood and leaf litter incorporation into soil fractions in forests at different successional stages. *Soil Biology & Biochemistry*. 2014;69:212-222. doi: [10.1016/j.soilbio.2013.10.043](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.10.043)
18. Cizungu L, Staelens J, Huygens D, Walangululu J, Muhindo D, Cleemput OV, Boeckx P. Litterfall and leaf litter decomposition in a central African tropical mountain forest and

- Eucalyptus* plantation. *Forest Ecology and Management*. 2014;326:109-116. doi: [10.1016/j.foreco.2014.04.015](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.015)
19. Li T, Ye Y. Dynamics of decomposition and nutrient release of leaf litter in *Kandelia obovata* mangrove forests with different ages in Jiulongjiang Estuary, China. *Ecological Engineering*. 2014;73:454-460.
 20. Cuchiettia A, Marcotti E, Gurvich DE, Cingolani AM, PérezHarguindeguy N. Leaf litter mixtures and neighbor effects: Low-nitrogen and high-lignin species increase decomposition rate of high-nitrogen and low-lignin neighbours. *Applied Soil Ecology*. 2014;82:44-51. doi: [10.1016/j.apsoil.2014.05.004](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.004) 0929-1393
 21. Klimashevskiy EL. Geneticheskiy aspekt mineral'nogo pitaniya rasteniy [Genetic aspect of mineral nutrition of plants]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1991. 415 p. In Russian
 22. Gubler EV, Genkin AA. Primenenie neparametricheskikh kriteriev statistiki v mediko-biologicheskikh issledovaniyakh [The use of nonparametric statistics in biomedical research]. Leningrad: Medicine Publ.; 1973. 141 p. In Russian
 23. Osmolovskaya NG, Kuchaeva LN, Novak VA. Role of organic acids in the formation of the ionic composition in developing glycophyte leaves. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2007;54(3):336-342
 24. Osmolovskaya NG. The peculiarities of ionic homeostasis in plants - glycophytes. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*. 1998;10:78-84. In Russian
 25. Petrochenko K, Kurovskiy A, Babenko A. Ionic homeostasis and some other features of *Eisenia fetida* (*Oligochaeta*) cultivated on substrates of various characters and of different chemical composition. In: *Advances in Earthworm Taxonomy VI (Annelida: Oligochaeta)*. Tomáš Pavlíček, Patricia Cardet, Maria Teresa Almeida, Cláudia Pascoal and Fernanda Cássio, editors. Proc. of the 6th International Oligochaeta Taxonomy Meeting (6th IOTM), Palmeira de Faro, April 22-25, 2013. Germany, Heidelberg: Kasperek Verlag; 2014. pp. 171-176.
 26. Larher W. Plant ecology. Viktorov DP, translated from German; Rabotnov TA, editor. New York: Wiley; 1978. 384 p. In Russian Moscow: Mir Publ.; 1978. 384 p.
 27. Kurovskiy AV. Ecological-physiological aspects of calcium requirement of herbs. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2009;329:237-240. In Russian
 28. Yakimov YuE, Eliseeva MA, Kurovskiy AV. Effektivnost' razmnzheniya semennogo kartofelya chastyami klubnya [The effectiveness of reproduction of seed potatoes by small tuber pieces]. In: *Sbornik trudov regional'noy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Sovremennye problemy i dostizheniya agrarnoy nauki v zhivotnovodstve, rastenievodstve i ekonomike»* [Modern challenges and achievements of agricultural science in animal husbandry, horticulture and economy. Proc. of the Sci. Conf.]. Vol. 12. Tomsk: Tomsk Publ.; 2010. pp. 92-96. In Russian
 29. Schiefelbein JW, Shipley A, Rowse P. Calcium influx at the tip of growing root-hair cells of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*. 1992;187(4):455-459. doi: [10.1007/BF00199963](https://doi.org/10.1007/BF00199963)
 30. Ponge JF, Patzel N, Delhay L, Devigne E, Levieux C, Beros P, Wittebroodt R. Interactions between earthworms, litter and trees in an old-growth beech forest. *Biology and Fertility of Soils*. 1999;29:360-370.
 31. Reich PB, Oleksyn J, Modrzyński J, Mrozinski P, Hobbie SE, Eissenstat DM, Cho-Rover J, Chadwick OA, Hale CM, Tjoelker MG. Linking litter calcium, earth-worms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*. 2005;8(8):811-818. doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x)
 32. Canti MG, Pearce TG. Morphology and dynamics of calcium carbonate granules produced by different earthworm species. *Pedobiologia*. 2003;47:511-521. doi: [10.1078/0031-4056-00221](https://doi.org/10.1078/0031-4056-00221)
 33. Petrochenko KA, Kurovskiy AV, Babenko AS. Nekotorye fiziko-khimicheskie aspekty pererabotki listovogo opada dozhdevymi chervyami *Eisenia fetida* v laboratornykh

usloviyakh [Some physical and chemical aspects of leaf litter processing by earthworms *Eisenia fetida* under artificial conditions]. Biogeotsenologiya i landshaftnaya ekologiya: itogi i perspektivy: materialy IV Mezhdunarodnoy konferentsii, posvyashchennoy pamyati YuA L'vova [Biogeocenology and landscape ecology: Results and Prospects. Proc. of the IV Int. Sci. Conf.]. Tomsk: Tomsk Publ.; 2012. pp. 401-404.

Received 1 February 2015;

Revised 23 April 2015;

Accepted 19 May 2015

Author info:

Petrochenko Kseniya A. Postgraduate student, Department of Plant Protection, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: charlie9008@yandex.ru

Kurovsky Alexander V. Cand. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Department of Ecological and Agricultural Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation; Department of Foreign Languages, Physical-Technical Institute, Tomsk Polytechnic University, 30 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: a.kurovskii@yandex.ru

Babenko Andrey S. Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Plant Protection, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: andrey.babenko.56@mail.ru

Yakimov Yuri E. Senior Lecturer, Department of Ecological and Agricultural Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: yak4103@yandex.ru

БОТАНИКА

УДК 581.95 : 502.753

doi: 10.17223/19988591/30/4

В.А. Глазунов

Институт проблем освоения Севера СО РАН, г. Тюмень, Россия

Распространение и охрана *Lycopodiella inundata* (L.) Holub (*Lycopodiaceae*) в Западной Сибири

Приведены обобщенные данные об исторических и современных местонахождениях *Lycopodiella inundata* (L.) Holub в Западной Сибири. Отмечены тенденция распространения вида по нарушенным местообитаниям и неуклонное увеличение числа местонахождений. Рассматриваются причины редкости вида, его современное состояние и вопросы охранного статуса.

Ключевые слова: *Lycopodiella inundata*; Западная Сибирь; редкий вид; реликт.

Введение

Lycopodiella inundata (L.) Holub (*Lycopodium inundatum* L.) – ликоподиелла заливаемая, плаунок заливаемый, – многолетнее летнезеленое, травянистоподобное, надземно-ползучее, укореняющееся растение с ежегодно отмирающими побегами (за исключением верхушечных почек). Плаун с неравнодихотомическим ветвлением. Встречается на сырых песчаных или торфянистых субстратах по берегам водоемов, лесным опушкам, на заболоченных лугах. В естественных условиях ликоподиелла – настоящий эксплерент с узкой экологической амплитудой и непостоянным характером популяций, быстро исчезает при изменении гидрологического режима. Ценофобный вид, для которого низкая численность является биологической нормой. Восстановление растительного покрова в местах произрастания приводит к уменьшению численности ликоподиеллы; нарушение почвенно-растительного покрова, напротив, способствует ее распространению [1–3].

Циркумбореальный (неморально-бореальный), преимущественно атлантический вид с дизъюнктивным ареалом. В Сибири до недавнего времени считался чрезвычайно редким – известны единичные местонахождения в Бурятии, Тюменской и Томской областях [4–6]. Рассматривается как реликт не моложе третичного возраста (плиоцен) [7, 8]. В последнее время наблюдается неуклонное увеличение числа местонахождений ликоподиеллы как

в Сибири, так и в европейской части, в том числе на территориях, где вид считался исчезнувшим [9–13]. При этом вид, как правило, признается реликтовым и заносится в список охраняемых. К настоящему времени ликоподиелла с различным статусом занесена в красные книги Беларуси, Украины, государств Прибалтики и более чем 30 регионов России. В качестве мер охраны, как правило, предлагаются сохранение местообитаний вида и создание охраняемых территорий.

Целью нашей работы, учитывая повышенный интерес к виду, разночтения в оценке его состояния в природе и факторов, определяющих численность популяций, – обобщение всех имеющихся данных о распространении ликоподиеллы на территории Западной Сибири и обоснование необходимости принятия специальных мер по ее охране.

Материалы и методики исследований

Полевые исследования автора на территории Западной Сибири, в ходе которых отмечены местонахождения ликоподиеллы на территории Белоярского района Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (ХМАО), Надымского района Ямало-Ненецкого автономного округа (ЯНАО) и Уватского района Тюменской области, охватывают период с 1997 по 2013 г. В большинстве случаев использован метод конкретных флор, предусматривающий сбор гербарных образцов и составление флористических списков, а также выполнение геоботанических описаний. Сборы хранятся в гербарии лаборатории экологии, математического моделирования и ГИС-технологий Института проблем освоения Севера СО РАН (не имеет акронима). В работе использованы опубликованные сведения об исторических и современных местонахождениях вида.

В результате обобщения данных составлена карта распространения *Lycopodiella inundata* в Западной Сибири с использованием геоинформационной системы MapInfo.

Результаты исследования и обсуждение

Исторические и современные местонахождения вида. Для большинства сибирских регионов исторические указания на находки *Lycopodiella inundata* отсутствуют. Вместе с тем споры *Lycopodiella inundata* неоднократно обнаружены в палинологических образцах, собранных в лесостепном Зауралье (Курганская и Тюменская области), возраст которых составляет от 2 тыс. до 300 лет до н.э. [14, 15], что подтверждает широкое распространение вида здесь в прошлом и реликтовый характер его современных местонахождений в естественных местах обитания (рис. 1). В Прибайкалье споры ликоподиеллы фиксируются в отложениях позднего плиоцена [16].

Л.П. Сергиевской [4] и Д.Н. Шауло [5] *Lycopodiella inundata* приводится только из единичных местонахождений в Томской области и в северной тай-

ге, у границы ЯНАО и ХМАО: верховья рек Казым и Надым в районе озер Нумто и Комар-Лор. Местонахождения лycopодиеллы в этом районе имеют подтверждения и в настоящее время – обширные популяции отмечены по береговым отмелям некоторых озер (Соромлор и другие) южнее оз. Нумто; между оз. Нумто и р. Мураяха в истоках р. Надым [17, 18]; в котловине спущенного оз. Ай-Надымтыйлор [19, 20].

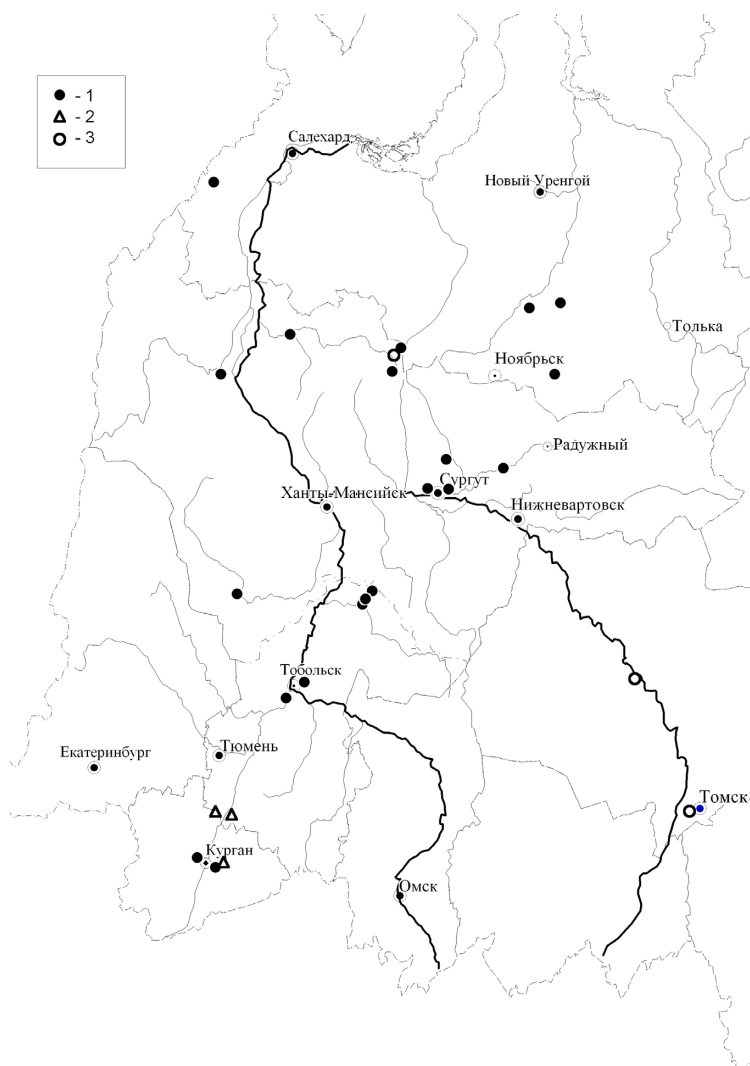


Рис. 1. Распространение *Lycopodiella inundata* (L.) Holub в Западной Сибири: 1 – современные местонахождения (не более 25 лет); 2 – местонахождения спор в палинологических образцах; 3 – исторические местонахождения
[Fig. 1. Distribution of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub in Western Siberia: 1 - modern locations (no more than 25 years); 2 - locations of spores in palynological samples; 3 - historical locations]

В Тюменской обл. ликоподиелла отмечена вдоль федеральной автодороги Тюмень – Ханты-Мансийск в Уватском р-не – три большие популяции на влажном песке с мелким ивняком и на тропе через мезотрофное болото в 1 км к северу от оз. Долгий Сор – данные Н.Г. Ильминских [21]. Находки ликоподиеллы приводятся для окрестностей г. Тобольск (пос. Менделеево) и д. Малозоркальцево Тобольского р-на [22]. Крупная популяция отмечена нами на границе Нефтеюганского и Уватского р-нов, у разъезда Кинтус, на сыром песке в зарастающем карьере. Несколько популяций с высокой численностью (более тысячи экземпляров) обнаружены в зарастающем карьере у оз. Долгий Сор, на зарастающей дороге и на вырубке у небольшого карьера по левому берегу р. Вах в Уватском р-не.

На территории ХМАО ликоподиелла встречается в окрестностях п. Салым в Нефтеюганском р-не, на старой песчаной отсыпке разведочной скважины [23]; в урочище «Барсова гора» близ оз. Рица в окрестностях г. Сургут [23, 24]; в бассейне р. Лямин в верховьях р. Моховая у оз. Имлор; по р. Минчимкина, у г. Покачи, в основном на нарушениях, – данные В.Н. Тюрина [24]; в окрестностях г. Белоярский у оз. Ун-Новыйинклор – данные Е.Д. Лапшиной, И.В. Филиппова [25]; в окрестностях пос. Светлый Березовского р-на [25, 26].

Н.В. Хозяиновой ликоподиелла обнаружена в трех локалитетах в бассейнах рр. Пякупур и Айваседапур в Пуровском р-не ЯНАО: 15 км юго-западнее г. Губкинский, правый берег р. Пякупур; 100 км северо-восточнее г. Ноябрьск, р. Нюдя-Пягуныха; 90 км южнее г. Тарко-Сале, устье р. Хадутамалтарка. В гербарии ИЭРЖ УрО РАН (SVER) имеются сборы из верховий р. Собь на Полярном Урале [27].

В Томской обл. вид отмечен у оз. Барачное в Колпашевском р-не, у с. Городок в окрестностях г. Томск и в устье р. Тым [4, 7, 28, 29].

В лесостепной зоне ликоподиелла встречается в Курганской обл., по сырым песчаным местообитаниям на берегах заполненных водой старых карьеров: севернее г. Курган за пос. Рябково, урочище «Голубые озера» и у пос. Старый Просвет [30, 31].

Характеристика местообитаний и тенденции распространения. В естественных условиях – на песчаных отмелях озер и на торфяном грунте – ликоподиелла отмечена нами только в районе оз. Нумто в Белоярском р-не ХМАО. Там же вид отмечен по дну спущенного озера (хасырея) на незадернованных и незаторфованных участках [19]. Все остальные местонахождения сделаны на переувлажненных слабо заросших субстратах техногенного происхождения. Большинство литературных данных о находках ликоподиеллы также относится к вторичным местообитаниям.

Аналогичная тенденция увеличения числа местонахождений и перехода *Lycopodiella inundata* из естественных во вторичные местообитания наблюдается в отдельных регионах Восточной Европы, включая европейскую часть России, где вид также является голоценовым реликтом [32] и активно

распространяется по нарушенным местообитаниям [2, 10, 33], в связи с чем предлагается понижение уровня его охраны [34]. Вместе с тем в некоторых регионах ликоподиеллы отнесены к числу охраняемых видов со статусом 2 – виды, сокращающиеся в численности [37, 38].

В лесной зоне Западной Сибири, на переувлажненных песчаных и торфянистых субстратах *Lycopodiella inundata* произрастает совместно с *Drosera rotundifolia*, *Lycopodium dubium*, *Juncus filiformis*, *Huperzia selago*, *Polytrichum* sp., местами с участием *Salix phylicifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris*, *Ledum palustre*, подростом *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*. Всего в сообществах с участием *Lycopodiella inundata* нами отмечено более 30 видов высших сосудистых растений. В условиях Вологодской области в сообществах с ее участием насчитывается свыше 40 видов высших сосудистых растений. Отмечено, что виды рода *Drosera* и *D. rotundifolia*, в частности, являются постоянными спутниками ликоподиеллы во всей евразийской части ареала [33].

Таким образом, в последнее десятилетие вид многократно отмечался на антропогенно нарушенных местообитаниях (зарастающих песчаных карьерах, тропах, грунтовых дорогах и т.п.) в различных природных зонах – от лесостепи до северной тайги и Полярного Урала в достаточно сходных по облику и флористическому составу группировках.

Статус редкости и необходимость охраны. Обобщение накопленных сведений о многочисленных находках ликоподиеллы дает основание для объективной оценки современного состояния этого вида в регионе и необходимости придания ему какого-либо охранного статуса.

Ликоподиелла заливаемая, с той или иной категорией редкости (от 1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения, до 4 – вид с неопределенным статусом), внесена в красные книги пяти западно-сибирских регионов: ЯНАО [27], ХМАО [25, 35], Курганской [31, 36], Томской [28, 29] и Тюменской областей [39].

Охраняется на территории природного парка «Нумто» и памятника природы «Система озер Ун-Новыйинклор, Ай-Новыйинклор» в ХМАО. Однако, как показывает опыт, реальной охраной популяции практически нигде не обеспечены. К тому же смысл организации специальных охраняемых территорий (памятников природы, видовых микрозаказников и т.п.) теряется, учитывая вторичный характер большинства местообитаний вида и его естественное исчезновение из сообществ по мере сукцессионных изменений. Европейский опыт *Lycopodiella inundata* показывает, что для эффективной охраны и постоянного существования популяций необходимо регулярное искусственное нарушение почвенно-растительного покрова и, при необходимости, реинтродукция в ранее известные местонахождения [33].

Учитывая неуклонно возрастающее число местонахождений и достаточно высокую численность популяций, следует признать, что на большей части территории Западной Сибири ликоподиелла в настоящее время в орга-

низации специальных мер охраны не нуждается. В условиях возрастающей техногенной нагрузки, связанной с добычей и транспортировкой углеводородного сырья и развитием сети экологически подходящих нарушенных местообитаний (трассы трубопроводов, зарастающие дороги и карьеры), можно сделать предположение, что далее будет наблюдаться активное распространение *Ликоподиеллы* по территории региона. В таких субъектах, как ЯНАО, ХМАО – Югра и Тюменская область, статус редкости вида необходимо изменить на категорию 5 – восстанавливаемые и восстанавливающиеся таксоны, численность и распространение которых восстанавливаются под воздействием естественных причин или принятых мер охраны. В остальных субъектах, где не наблюдается резкого увеличения числа и площади нарушенных местообитаний с подходящими для *Ликоподиеллы* условиями увлажнения, ее охранный статус может быть различным, в зависимости от наличия данных о динамике и численности популяций.

Заключение

Данные о распространении *Lycopodiella inundata* в Западной Сибири за последнее время существенно дополнились и, соответственно, изменились представления о ее редкости – вид успешно расселяется по нарушенным местообитаниям практически во всех природных подзонах тайги и лесостепи. Несмотря на реликтовую природу, в большинстве современных местонахождений в Западной Сибири вид имеет вторичное, заносное происхождение. В связи с этим охранный статус вида на большей части территории должен быть понижен и соответствовать его реальному состоянию на данном этапе.

Литература

1. Агафонов В.А., Сухоруков А.П., Зайцев М.Л., Негрбов В.В., Кузнецов Б.И., Разумова Е.В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Воронежской области // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 2. С. 274–279.
2. Красная книга Вологодской области. Растения и грибы / отв. ред. Г.Ю. Конечная, Т.А. Суслова. Вологда : ВГПУ, Изд-во «Русь», 2004. Т. 2. 360 с.
3. Красная книга Нижегородской области. Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы / отв. ред. А.Г. Охупкин. Нижний Новгород, 2005. Т. 2. 328 с.
4. Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Руководство к определению западносибирских растений. Т. 12 (дополнительный) : в 2 ч. / сост. Л.П. Сергиевская. Томск : Изд-во Томского ун-та, 1961. Ч. 1 : Polypodiaceae – Chenopodiaceae. С. 3073–3074.
5. Шауло Д.Н. *Lycopodiella Holub* – Ликоподиелла // Флора Сибири / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. С. 35–36.
6. Редкие и исчезающие растения Сибири / отв. ред. Л.И. Малышев, К.А. Соболевская. Новосибирск : Наука, 1980. 224 с.
7. Кузнецов В.Б., Рудский В.В. О распространении плауна *Lycopodium inundatum* L. на территории Азии // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 6. С. 880–882.
8. Харитонцев Б.С. Реликты во флоре юга Западной Сибири // Известия РГПУ им. А.И. Герцена. Сер. Естественные науки. 2005. Т. 5. С. 241–247.

9. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Новые находки редких видов растений в Удмуртской республике // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. 2007. № 10. С. 57–64.
10. Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2007. 403 с.
11. Красная книга Пермского края / ред. А.И. Шепель. Пермь : Книжный мир, 2008. 256 с.
12. Краснопевцева А.С., Краснопевцева В.М., Мартусова Е.Г. Новинки флоры сосудистых растений Байкальского заповедника // Turczaninowia. 2008. № 11, вып. 4. С. 47–49.
13. Кучеров И.Б., Пучнина Л.В., Разумовская А.В. Новые и редкие виды флоры сосудистых растений Архангельской области // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 2. С. 296–302.
14. Ларин С.И., Матвеева Н.П. Реконструкция среды обитания человека в раннем железном веке в северной части Тоболо-Ишимской лесостепи (по палинологическим материалам археологических памятников) // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 1997. Вып. 1. С. 133–140.
15. Семочкина Т.Г., Рябогина Н.Е. Палинологическая характеристика разреза кургана 15 Чистолёбязского могильника // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 1999. Вып. 2. С. 115–120.
16. Demske D., Mohr B., Oberhänsli H. Late Pliocene vegetation and climate of the Lake Baikal region, southern East Siberia, reconstructed from palynological data // Palaeo. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2002. Vol. 184. P. 107–129.
17. Глазунов В.А. Флора природного парка «Нумто» (Белоярский район, Ханты-Мансийский автономный округ) // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень : ИПОС СО РАН, 2005. Вып. 6. С. 3–15.
18. Валева Э.И., Московченко Д.В., Арефьев С.П. Природный комплекс парка «Нумто». Новосибирск : Наука, 2008. 280 с.
19. Шведчикова Н.К., Аветов Н.А., Шишконокова Е.А. Новые местонахождения редких растений на территории ХМАО – Югры // Turczaninowia. 2012. Вып. 15 (1). С. 45–50.
20. Шишконокова Е.А., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. Болота котловины хасырея Ай-Надымтылор (природный парк «Нумто», Ханты-Мансийский автономный округ – Югра) // Бюллетень МОИП. Отд. биологический. 2013. Т. 118, № 2. С. 48–56.
21. Драчёв Н.С. Флора подзоны южной тайги в пределах Тюменской области : дис. ... канд. биол. наук (03.02.01. – Ботаника) / рук. Д.Н. Шауло. Новосибирск : Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, 2010. 331 с.
22. Харитонцев Б.С. Сосудистые споровые растения юга Тюменской области // Вестник Тюменского государственного университета. 2006. № 5. С. 99–105.
23. Шепелева Л.Ф., Самойленко З.А., Тарусина Е.А. Новые находки редких и охраняемых растений на территории Ханты-Мансийского автономного округа // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 301. С. 227–228.
24. Тюрин В.Н., Кукуричкин Г.М. Особенности распространения редких видов высших сосудистых растений в Сургутской низине (Ханты-Мансийский автономный округ – Югра) // Актуальные проблемы экологии: Материалы IV Всероссийской научной конф. «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран», Северо-Осетинский гос. ун-т им. К.Л. Хетагурова. Владикавказ : Изд-во СОГУ, 2010. С. 140–143.
25. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы / отв. ред. А.М. Васин, А.Л. Васина. Екатеринбург : Баско, 2013. 460 с.
26. Хозяинова Н.В., Цибарт И.Н. Находки редких видов сосудистых растений на юго-востоке Березовского района // Экология и природопользование в Югре : материалы научно-практической конф., посвященной 10-летию кафедры экологии СурГУ. Сургут : ИЦ СурГУ, 2009. С. 126–127.

27. Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы / отв. ред. С.Н. Эктова, Д.О. Замятин. Екатеринбург : Баско, 2010. 308 с.
28. Красная книга Томской области / отв. ред. А.С. Ревушкин. Томск : Изд-во Томского ун-та, 2002. 402 с.
29. Красная книга Томской области / отв. ред. А.М. Адам. Томск : Печатная мануфактура, 2013. 504 с.
30. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курганского гос. ун-та, 2008. 512 с.
31. Красная книга Курганской области / под ред. В.Н. Большакова. Курган : Издательство Курганского государственного университета, 2012. 448 с.
32. Трегуб Т.Ф., Федюнин И.В. Палеогеография и стратиграфия археологической стоянки Четвериково в Среднедонском левобережье // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. Геология. 2011. № 1. С. 60–69.
33. Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А. *Lycopodiella inundata* и *Selaginella selaginoides* в Вологодской области // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 4. С. 515–532.
34. Суслова Т.А., Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А., Ширяева О.С., Левашов А.Н. Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2013. Т. VII, № 3. С. 93–104.
35. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: животные, растения, грибы / ред.-сост. А.М. Васин. Екатеринбург : Пакрус, 2003. 376 с.
36. Красная книга Курганской области. Курган : Зауралье, 2002. 424 с.
37. Красная книга Тверской области / ред. А.С. Сорокин. Тверь : ООО «Вече Твери», ООО «Издательство АНТЭК», 2002. 256 с.
38. Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1 : Растения и грибы / под ред. Б.М. Миркина. Уфа, 2011. 384 с.
39. Красная книга Тюменской области: животные, растения, грибы / отв. ред. О.А. Петрова. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2004. 245 с.

Поступила в редакцию 01.07.2014 г.; повторно 12.02.2015 г.; принята 23.04.2015 г.

Глазунов Валерий Александрович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии, математического моделирования и ГИС-технологий Института проблем освоения Севера СО РАН (г. Тюмень, Россия). E-mail: v_gl@inbox.ru

Glazunov VA. Distribution and protection of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub in Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):35–45. doi: 10.17223/19988591/30/4 In Russian, English summary

Valerii A. Glazunov

Institute of Northern Development, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russian Federation

Distribution and protection of *Lycopodiella inundata* (L.) Holub in Western Siberia

The aim of this study was to synthesize all available data on distribution of *Lycopodiella inundata* in Western Siberia. We considered that it was necessary to assess the level of protection of the species at present. More than 20 new locations of *L. inundata* practically in all natural taiga and forest-steppe subzones of Western Siberia, mainly, on disturbed sites have been found in recent years. It may be connected with considerable technogenic transformation of landscapes as a result of field surveys, production and transportation of oil and gas and a wide proliferation of secondary

habitats with suitable ecological conditions. The similar tendency of species transition to secondary habitats is observed in the European part of the area. In Western Siberia *L. inundata* grows on the rehumidified sandy and peaty substrates. In plant communities with its participation more than 40 species of vascular plants are fixed. The species is the subject of protection in more than 30 regions of Russia and in a number of European countries. *L. inundata* with various category of rarity is included in Red Lists of five regions of Western Siberia: Yamalo-Nenets autonomous okrug, Khanty-Mansi autonomous okrug-Ugra, Kurgan oblast, Tomsk oblast and Tyumen oblast. The species is protected on the territory of the natural park "Noomto" and the nature sanctuary "System of lakes Un-Novyinklor and Ai-Novyinklor" in Khanty-Mansi autonomous okrug.

Considering that the species is successfully spread on disturbed habitats and in the majority of locations on the territory of Western Siberia is of strange, but not relict origin, it is necessary to reduce its protection level according to the real state in nature – in some regions relating to a forest zone (Yamalo-Nenets autonomous okrug, Khanty-Mansi autonomous okrug or Tyumen oblast) *L. inundata* should refer to a category of restored taxons, whose number and distribution increase due to natural reasons. In known locations, to maintain the number of populations, periodic artificial soil and vegetation disturbance is required.

The article contains 1 Figure and 39 References.

Key words: *Lycopodiella inundata*; Western Siberia; rare species; relict species.

References

1. Agafonov VA, Sukhorukov AP, Zaytsev ML, Negrobov VV, Kuznetsov BI, Razumova EV. New and rare vascular plant species in the flora of Voronezh region. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2011;96(2):274-279. In Russian, English summary
2. Krasnaya kniga Vologodskoy oblasti. Rasteniya i griby [Red list of Vologda region. Plants and fungi]. Vol. 2. Konechnaya GYu, Suslova TA, editors. Vologda: VGPU, Rus' Publ.; 2004. 360 p. In Russian
3. Krasnaya kniga Nizhegorodskoy oblasti. Sosudistye rasteniya, vodorosli, lishayniki, griby [Red list of Nizhny Novgorod region. Vascular plants, algae, lichens and fungi]. Vol. 2. Ohapkin AG, editor. Nizhny Novgorod: Committee for Nature Conservation and Environmental Management of Nizhny Novgorod oblast; 2005. 328 p.
4. Krylov PN. Flora Zapadnoy Sibiri. Rukovodstvo k opredeleniyu zapadosibirskikh rasteniy. Polypodiaceae – Chenopodiaceae [Flora of Western Siberia. Guide to the determination of West Siberian plants. Polypodiaceae – Chenopodiaceae]. Vol. 12. Part 12 (dopolnitel'nyy). Sergievskaya LP, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1961. pp. 3073-3074. In Russian
5. Shaulo DN. *Lycopodiella* Holub – *Likopodiella*. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 1. Krasnoborov IM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. pp. 35-36. In Russian
6. Redkie i ischezayushchie rasteniya Sibiri [Rare and endangered plants of Siberia]. Malyshev LI, Sobolevskaya KA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1980. 224 p. In Russian
7. Kuvaev VB, Rudskiy VV. About distribution of a club moss *Lycopodium inundatum* L. in the territory of Asia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1973;58(6):880-882. In Russian
8. Haritontsev BS. The aged components in the flora of the south of Western Siberia. *Izvestiya RGPU im. AI Gertsena: Seriya Estestvennyye nauki – Izvestia: Herzen University Journal of Humanities and Sciences. Ser. Natural sciences*. 2005;5:241-247. In Russian, English summary
9. Baranova OG, Puzirev AN. New findings of rare plants species in the Udmurt Republic. *Vestnik Udmurtskogo universiteta*. 2007;10:57-64. In Russian, English summary

10. Kravchenko AV. Konspekt flory Karelii [An abstract of Karelian flora]. Petrozavodsk: Karelian science center RAS Publ.; 2007. 403p. In Russian
11. Krasnaya kniga Permskogo kraia [Red list of Perm region]. Shepel AI, editor. Perm: Knizhnyy mir Publ.; 2008. 256 p. In Russian
12. Krasnopevtseva AS, Krasnopevtseva VM, Martusova EG. The news of vascular flora of the Baikalsky reserve. *Turczaninowia*. 2008;11(4):47-49. In Russian, English summary
13. Kuchеров IB, Puchnina LV, Razumovskaya AV. New and rare vascular plants of Arkhangelsk region flora. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2009;94(2):296-302. In Russian, English summary
14. Larin SI, Matveeva NP. Rekonstruktsiya sredy obitaniya cheloveka v rannem zheleznom veke v severnoy chasti Tobolo-Ishimskoy lesostepi (po palinologicheskim materialam arkhologicheskikh pamyatnikov) [Reconstruction of man inhabiting medium in the early iron age in the northern part of Tobol-Irtysh forest-steppe (a case of the palynological materials of archaeological sites)]. *Vestnik arheologii, antropologii i etnografii*. 1997;1:133-140. In Russian, English summary
15. Semochkina TG, Ryabogina NE. Palinologicheskaya kharakteristika razreza kurgana 15 Chistolebyazhskogo mogil'nika [Palynological stratigraphic description of mound 15 in the Chistolebyazhye burial ground]. *Vestnik arheologii, antropologii i etnografii*. 1999;2:115-120. In Russian, English summary
16. Demske D, Mohr B, Oberhänsli H. The late Pliocene vegetation and climate of the Lake Baikal region, southern East Siberia, reconstructed from palynological data. *Palaeo. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2002;184:107-129.
17. Glazunov VA. Flora of "Noomto" natural park (Beloyarsky district, Khanty-Mansi autonomous okrug). *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2005;6:3-15. In Russian, English summary
18. Valeeva EI, Moskovchenko DV, Aref'ev SP. Prirodnyy kompleks parka "Numto" [Natural complex of "Noomto" park]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 280 p. In Russian
19. Shvedchikova NK, Avetov NA, Shishkonakova EA. New localities of rare plants on the territory of HMAO-Yugra. *Turczaninowia*. 2012;15(1):45-50. In Russian, English summary
20. Shishkonakova EA, Abramova LI, Avetov NA, Tolpysheva TYu, Shvedchikova NK. Wetlands formed on the former Ai-Nadymtiylor lake bed (Numto nature park, Khanty-Mansi autonomous okrug). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2013;118(2):48-56. In Russian, English summary
21. Drachev NS. Flora podzony yuzhnoy taygi v predelakh Tyumenskoy oblasti [Flora of the southern taiga subzone within Tyumen region. CandSci. Dissertation, Biology]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden; 2010. 331p. In Russian
22. Kharitontsev BS. Sosudistye sporovye rasteniya yuga Tyumenskoy oblasti [Vascular sporous plants of the South of Tyumen region]. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2006;5:99-105. In Russian
23. Shepeleva LF, Samoylenko ZA, Tarusina EA. New findings of the rare and protected plants on the territory of Khanty-Mansi autonomous okrug. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2007;301:227-228. In Russian
24. Tyurin VN, Kukurichkin GM. Osobennosti rasprostraneniya redkikh vidov vysshikh sosudistyykh rasteniy v Surgutskoy nizine (Khanty-Mansiyskiy avtonomnyy okrug – Yugra) [Features of distribution of rare species of higher vascular plants in the Surgut lowland (Khanty-Mansi autonomous okrug)]. In: *Aktual'nye problemy ekologii: Materialy IV Vserossiyskoy nauchnoy konf.* [Contemporary environmental problems. Proc. of the 4th Russian Sci. Conf.]. Vladikavkaz: SOGU Publ.; 2010. pp. 140-143. In Russian

25. Krasnaya kniga Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga – Yugry: zhivotnye, rasteniya, griby [Red list of Khanty-Mansi autonomus okrug-Yugra: animals, plants and fungi]. Vasin AM, Vasina AL, editors. Yekaterinburg: Basko Publ.; 2013. 460 p. In Russian
26. Khozyainova NV, Tsi bart IN. Nakhodki redkikh vidov sosudistyykh rasteniy na yugovostoke Berezovskogo rayona [Findings of rare species of vascular plants in the southeast of Berezovsky area]. In: *Ekologiya i prirodopol'zovanie v Yugre*. Materialy nauchno-prakticheskoy konf., posvyashchennoy 10-letiyu kafedry ekologii SurGU [Ecology and environmental management in Yugra. Proc. of the Sci. Conf.]. Surgut: Surgut State University Publ.; 2009. pp. 126-127. In Russian
27. Krasnaya kniga Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga: zhivotnye, rasteniya, griby [Red list of Yamal-Nenets autonomus okrug: animals, plants and fungi]. Ektova SN, Zamyatin DO, editors. Yekaterinburg: Basko Publ.; 2010. 308 p. In Russian
28. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [Red list of Tomsk region]. Revushkin AS, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2002. 402 p. In Russian
29. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [Red list of Tomsk region]. Adam AM, editor. Tomsk: Pechatnaya manufaktura Publ.; 2013. 504 p. In Russian
30. Naumenko NI. Flora i rastitel'nost' Yuzhnogo Zaural'ya [Flora and vegetation of the southern Trans-Ural region]. Kurgan: Kurgan State University Publ.; 2008. 512 p. In Russian
31. Krasnaya kniga Kurganskoy oblasti [Red book of Kurgan region]. Bol'shakov VN, editor. Kurgan: Kurgan State University Publ.; 2012. 448 p. In Russian
32. Tregub TF, Fedyunin IV. Palaeogeography and stratigraphy archaeological Chetvericovo site in the Sredneoskoe levoberezhie. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Geologiya – Proceedings of Voronezh State University. Series: Geology*. 2011;1:60-69. In Russian, English summary
33. Czobadze AB, Philippov DA. *Lycopodiella inundata* and *Selaginella selaginoides* in Vologda region. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 2013;98(4):515-532. In Russian, English summary
34. Suslova TA, Czobadze AB, Filippov DA, Shiryayeva OS, Levashov AN. The second edition of Red data book of Vologda region: revisions in lists of protected and biological control required species of plants and fungi. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy – Phytodiversity of Eastern Europe*. 2013;VII(3):93-104. In Russian, English summary
35. Krasnaya kniga Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga: zhivotnye, rasteniya, griby [Red list of Khanty-Mansi autonomus okrug: animals, plants and fungi]. Vasin AM, editor. Yekaterinburg: Pakrus Publ.; 2003. 376 p. In Russian
36. Krasnaya kniga Kurganskoy oblasti [Red list of Kurgan region]. Shevelev VP, editor. Kurgan: Zaural'e Publ.; 2002. 424 p. In Russian
37. Krasnaya kniga Tverskoy oblasti [Red list of Tver region]. Sorokin AS, editor. Tver: Veche Tveri, ANTEK Publ.; 2002. 256 p. In Russian
38. Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. Rasteniya i griby [Red list of the Republic of Bashkortostan. Vol.1. Plants and fungi]. Mirkin BM, editor. Ufa: MediaPrint Publ.; 2011. 384 p. In Russian
39. Krasnaya kniga Tyumenskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby [Red list of Tyumen region: animals, plants and fungi]. Petrova OA, editor. Yekaterinburg: Ural State University Publ.; 2004. p. 245. In Russian

Received 1 July 2014;

Revised 12 February 2015;

Accepted 23 April 2015

В.Н. Годин

Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия

Половые формы и их экологические корреляции у растений класса Liliopsida в Сибири

285 видов и подвидов (26,8%) цветковых растений класса Liliopsida в Сибири характеризуются семью формами половой дифференциации: моноэция (212 видов, 19,9%), андромоноэция (42 видов, 3,9%), диэция (24 вида, 2,3%), гинодиэция (4 вида, 0,4%), гиномоноэция (1 вид, 0,09%), тримonoэция (1 вид, 0,09%) и андродиэция (1 вид, 0,09%). Из 29 семейств однодольных растений 8 семейств включают виды только с однополыми цветками: Asparagaceae, Commelinaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae, Najadaceae, Sparganiaceae, Typhaceae и Zannicelliaceae. Выявлена связь между половой экспрессией у однодольных растений и жизненными формами, способом опыления, консистенцией околоплодника, окраской цветков, типами ареалов, экологическими группами по степени увлажнения и поясно-зональными группами. Показано, что диэция связана с водными травами, опылением с помощью насекомых или воды, желтоватыми околоцветниками, сочными плодами. Моноэция у однодольных растений ассоциирована с водными травами, опылением водой, циркумполярным распространением. Андромоноэцичные однодольные растения представляют собой растения с белыми венчиками. Выявлено, что соотношение раздельнополых и гермафродитных растений в эколого-биологических комплексах видов напрямую зависит от частоты встречаемости в них видов с эндемичными ареалами.

Ключевые слова: Liliopsida; половая дифференциация; экологические корреляции; Сибирь.

Введение

Оригинальность класса однодольных растений проявляется в целом комплексе признаков. Наиболее часто в литературе обсуждаются вопросы происхождения, эволюции и систематики однодольных, положение которых в системе цветковых растений до сих пор остаётся дискуссионным [1, 2]. Реже анализируется специфический спектр половых форм однодольных: более высокая доля видов с моноэцией и более редкая встречаемость таксонов с гетероморфной половой экспрессией (диэцичных, гинодиэцичных, андродиэцичных, субдиэцичных и т.д.) в сравнении с двудольными растениями [3–6]. Для территории Сибири мало что известно о приуроченности разнообразных вариантов половой дифференциации к разным таксонам однодольных растений, о распространении их внутри отдельных семейств. Цель данной работы – выявление видов с половым полиморфизмом и анализ

взаимосвязей половой дифференциации растений с их эколого-биологическими особенностями на примере класса Liliopsida в Сибири.

Материалы и методики исследования

К классу Liliopsida в Сибири относят 3 подкласса (Alismatidae, Liliidae, Agrecidae), 18 порядков, 29 семейств, 160 родов и 1 065 видов и подвидов [7]. Список видов и подвидов для исследования основан на «Конспекте флоры Сибири» [7] и «Флоре Сибири» [8–11]. Для каждого вида и подвида указаны следующие характеристики: половая дифференциация, жизненная форма, способ опыления, консистенция околоплодника, окраска цветков, тип ареала, поясно-зональная группа, экологическая группа по отношению к увлажнению. Жизненные формы, типы ареалов, поясно-зональные группы, экологическая приуроченность видов приведены по работам [12–19]. Жизненные формы классифицированы по системе И.Г. Серебрякова [20] и выделены соответственно: древесные, полудревесные растения, наземные (поликарпические и монокарпические) и водные травы. Для выявления особенностей структуры жизненных форм у видов крупных родов или целых семейств использованы работы Ю.Е. Алексеева [21], Т.В. Егоровой [22], Е.И. Курченко [23], И.В. Татаренко [24] и В.А. Черемушкиной [25]. Выделены пять типов ареалов (циркумполярные, евразийские, азиатско-американские, азиатские, геми- и эндемики) и пять экологических групп растений по степени увлажнения (ксерофиты, мезоксерофиты и ксеромезофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты). Все виды и подвиды отнесены к шести поясно-зональным группам: степные, лесостепные, бореальные, высокогорные, арктические и гипарктические, аazonальные. Консистенция околоплодника (сухие или сочные плоды) приведена по работе А.В. Боброва и др. [26]. Способ опыления и окраска цветков большинства видов даны по сводке Р. Knuth [27]. По способу опыления выделены три группы растений: анемофильные, энтомофильные и гидрофильные. Все изученные виды по окраске цветков распределены на шесть групп: зелёная и зеленоватая (в том числе невзрачная), белая, жёлтая, красная (в том числе розовая и все варианты от розово-сиреневой до пурпурно-сиреневой), голубая и синяя, фиолетовая.

Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот видов с половой дифференциацией использован критерий χ^2 . Величина χ^2 вычисляется по формуле

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^m \frac{(n_{ij} - \tilde{n}_{ij})^2}{\tilde{n}_{ij}},$$

где $\tilde{n}_{ij}$ – ожидаемые численности, определяемые как

$$\tilde{n}_{ij} = \frac{N_i + n_j}{N} \quad (\text{здесь } N = N_1 + N_2 + \dots + N_k, n_j = n_{1j} + n_{2j} + \dots + n_{kj}),$$

где k – общее число выборок, n_{ij} – численность фенотипа j в i -выборке, N_i –

объем i -выборки, N – суммарная численность всех k -выборок, n_j – суммарная численность фенотипа j во всех k выборках. Число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1) * (m - 1)$, где k – число сравниваемых выборок, а m – общее число разных фенотипов. Для наглядности построены точечные графики соотношения фактическая численность / теоретическая численность моноэцичных, андромоноэцичных и дизэцичных видов с определённым эколого-биологическим признаком. Статистическая обработка материала и построение графиков проведены с помощью программы Microsoft Excel: Mac 2011.

В приведённом ниже списке семейства, роды и виды внутри семейства расположены по алфавиту. Для каждого вида указана его половая дифференциация. Приняты следующие условные обозначения: М – моноэция, АМ – андромоноэция, ГМ – гиномоноэция, ТМ – тримonoэция, Д – дизэция, ГД – гинодизэция, АД – андродизэция [28]. Половая форма видов и подвидов дана по литературному источнику, который приведён после конкретного вида или рода в целом.

Результаты исследования и обсуждение

Приводим список видов и подвидов, для которых в настоящее время выявлены негермафродитные половые формы.

Подкласс Alismatidae.

Alismataceae. *Sagittaria natans* Pall. [М], *S. sagittifolia* L. [М], *S. trifolia* L. [М] [29].

Hydrocharitaceae. *Elodea canadensis* Michx. [Д], *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle [М], *Hydrocharis morsus-ranae* L. [Д], *Stratiotes aloides* L. [Д], *Vallisneria spiralis* L. [Д] [30].

Najadaceae. *Caulinia flexilis* Willd. [М], *C. minor* (All.) Coss. & Germ. [М], *Najas major* All. [Д], *N. marina* L. [Д] [31].

Zannichelliaceae. *Althenia filiformis* F. Petit ssp. *orientalis* Tzvel. [М], *Zannichellia pedunculata* Reichenb. [М], *Z. repens* Boenn. [М] [32].

Подкласс Liliidae.

Asparagaceae. *Asparagus brachyphyllus* Turcz. [Д], *A. burjaticus* Peschkova [Д], *A. davuricus* Fisch. ex Link [Д], *A. gibbus* Bunge [Д], *A. neglectus* Kar. & Kir. [Д], *A. officinalis* L. [Д], *A. officinalis* L. ssp. *polyphyllus* (Stev.) Tzvel. [Д], *A. oligoclonos* Maxim. [Д], *A. pallasii* Misch. [Д], *A. schoberioides* Kunth [Д], *A. tamariscinus* Ivanova ex Grub. [Д] [33].

Commelinaceae. *Commelina communis* L. [АМ] [34].

Convallariaceae. *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce [АМ] [35].

Cyperaceae. *Carex acuta* L. [М], *C. acutiformis* Ehrh. [М], *C. adelostoma* V. Krecz. [М], *C. alba* Scop. [М], *C. amgunensis* Fr. Schmidt [М], *C. appendiculata* (Trautv. & C. A. Mey.) Kuk. [М], *C. appropinquata* Schum. [М], *C. aquatilis* Wahlenb. s. str. [М], *C. aquatilis* Wahlenb. ssp. *stans* (Drej.) Hult. [М],

C. argunensis Turcz. ex Trev. [M], *C. arnellii* Christ [M], *C. aterrima* Hoppe [M], *C. atherodes* Spreng. [M], *C. atrata* L. [M], *C. atrofusca* Schkuhr [M], *C. bicolor* All. [M], *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. & D. Love [M], *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *ensifolia* (Gorodk.) Holub [M], *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. ssp. *rigidioides* (Gorodk.) Egor. [M], *C. bohémica* Schreb. [M], *C. bonanzensis* Britt. [M], *C. brunnescens* (Pers.) Poir. [M], *C. buxbaumii* Wahlenb. [M], *C. canescens* L. [M], *C. capillaris* L. [M], *C. capitata* L. [M], *C. capricornis* Meinsh. ex Maxim. [M], *C. caryophyllea* Latourr. [M], *C. caucasica* Stev. [M], *C. cespitosa* L. [M], *C. chloroleuca* Meinsh. [M], *C. chordorrhiza* Ehrh. [M], *C. cinerascens* Kuk. [M], *C. contigua* Hoppe [M], *C. coriophora* Fisch. & C. A. Mey. [M], *C. curaica* Kunth s. str. [M], *C. curaica* Kunth ssp. *pyncnostachya* (Kar. & Kir.) Egor. [M], *C. dahurica* Kuk. [M], *C. delicata* Clarke [M], *C. diandra* Schrank [M], *C. digitata* L. [M], *C. diluta* Bieb. [M], *C. dioica* L. [Д], *C. diplasiocarpa* V. Krecz. [M], *C. disperma* Dew. [M], *C. distans* L. ssp. *aspratilis* (V. Krecz.) Egor. [M], *C. disticha* Huds. s. str. [M], *C. disticha* Huds. ssp. *lithophila* (Turcz.) Hamet-Ahti [M], *C. duriuscula* C.A. Mey. [M], *C. elata* All. ssp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas [M], *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth [M], *C. elongata* L. [M], *C. enervis* C.A. Mey. [M], *C. eremopyroides* V. Krecz. [M], *C. ericetorum* Poll. [M], *C. falcata* Turcz. [M], *C. flava* L. [M], *C. fuliginosa* Schkuhr ssp. *misandra* (R. Br.) W. Dietr. [M], *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. [M], *C. glacialis* Mackenz. [M], *C. glareosa* Wahlenb. [M], *C. glauciformis* Meinsh. [M], *C. globularis* L. [M], *C. gynocrates* Wormsk. [Д], *C. hancockiana* Maxim. [M], *C. hartmanii* Cajand. [M], *C. heleonastes* Ehrh. [M], *C. heterolepis* Bunge [M], *C. holostoma* Drej. [M], *C. humilis* Leyss. [M], *C. iljinii* V. Krecz. [M], *C. jacutica* V. Krecz. [M], *C. juncella* (Fries) Th. Fries [M], *C. kirganica* Kom. [M], *C. korshinskyi* Kom. [M], *C. krausei* Boeck. [M], *C. kreczetoviczii* Egor. [M], *C. lachenalii* Schkuhr [M], *C. lanceolata* Boott [M], *C. lapponica* O. Lang [M], *C. lasiocarpa* Ehrh. [M], *C. laxa* Wahlenb. [M], *C. ledebouriana* C.A. Mey. ex Trev. s. str. [M], *C. ledebouriana* C.A. Mey. ex Trev. ssp. *substepposa* Malysch. [M], *C. ledebouriana* ssp. *transbaicalensis* Malysch. [M], *C. leiorhyncha* C.A. Mey. [M], *C. leporina* L. [M], *C. limosa* L. [M], *C. livida* (Wahlenb.) Willd. [M], *C. loliacea* L. [M], *C. lugens* H. T. Holm [M], *C. mackenziei* V. Krecz. [M], *C. macrogyna* Turcz. ex Steud. [M], *C. macrostigmatica* Kuk. [M], *C. macroura* Meinsh. [M], *C. magellanica* Lam. [M], *C. malyshevii* Egor. [M], *C. maritima* Gunn. [M], *C. martynenkoi* Zolot. [M], *C. media* R. Br. [M], *C. melanantha* C.A. Mey. [M], *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. [M], *C. melanocephala* Turcz. [M], *C. melanostachya* Bieb. ex Willd. [M], *C. meyeriana* Kunth [M], *C. microglochin* Wahlenb. [M], *C. minuscula* (Kuvajev) Rebr. [M], *C. minuta* Franch. [M], *C. mollissima* Christ [M], *C. montana* L. [M], *C. muricata* L. [M], *C. nanella* Ohwi [M], *C. nigra* (L.) Reichard [M], *C. norvegica* Retz. [M], *C. obtusata* Liljeb. [M], *C. orbicularis* Boott s. str. [M], *C. orbicularis* Boott ssp. *altaica* (Gorodk.) Egor. [M], *C. otrubae* Podp. [M], *C. pallescens* L. [M], *C. pallida* C.A. Mey. [M], *C. pamirica* (O. Fedtsch.) O. et B. Fedtsch. [M],

C. pamirica (O. Fedtsch.) O. et B. Fedtsch. ssp. *dichroa* (Freyn) Egor. [M], *C. panicea* L. [M], *C. parallela* (Laest.) Sommerf. s. str. [Д], *C. parallela* (Laest.) Sommerf. ssp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor. [Д], *C. pauciflora* Lightf. [M], *C. pediformis* C.A. Mey. [M], *C. podocarpa* R. Br. [M], *C. praecox* Schreb. [M], *C. pseudocuraica* Fr. Schmidt [M], *C. pseudocyperus* L. [M], *C. pseudofetida* Kuk. [M], *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith [M], *C. relaxa* V. Krecz. [M], *C. reptabunda* (Trautv.) V. Krecz. [M], *C. rhizina* Blytt ex Lindbl. [M], *C. rhizina* Blytt ex Lindbl. ssp. *reventa* (V. Krecz.) Egor. [M], *C. rhynchophysa* C.A. Mey. [M], *C. riparia* Curt. [M], *C. rostrata* Stokes [M], *C. rotundata* Wahlenb. [M], *C. rugulosa* Kuk. [M], *C. rupestris* All. [M], *C. sabulosa* Turcz. ex C.A. Mey. [M], *C. sabynensis* Less. ex Kunth [M], *C. sajanensis* V. Krecz. [M], *C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela [M], *C. schmidtii* Meinsh. [M], *C. scirpoidea* Michx. [M], *C. secalina* Willd. ex Wahlenb. [M], *C. sedakowii* C.A. Mey. ex Meinsh. [M], *C. selengensis* Ivanova [M], *C. serotina* Merat [M], *C. songorica* Kar. & Kir. s. str. [M], *C. songorica* Kar. & Kir. ssp. *gotoi* (Ohwi) M. Pop. [M], *C. sordida* Heurck & Muell. Arg. [M], *C. stenophylla* Wahlenb. s. str. [M], *C. stenophylla* Wahlenb. ssp. *stenophylloides* (V. Krecz.) Egor. [M], *C. stylosa* C.A. Mey. [M], *C. subebracteata* (Kuk.) Ohwi [M], *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem. [M], *C. supina* Willd. ex Wahlenb. s. str. [M], *C. supina* Willd. ex Wahlenb. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. [M], *C. sylvatica* Huds. [M], *C. tatjanae* Malysch. [M], *C. tenuiflora* Wahlenb. [M], *C. tomentosa* L. [M], *C. trautvetteriana* Kom. [M], *C. tristis* Bieb. ssp. *stenocarpa* (Turcz. ex V. Krecz.) Egor. [M], *C. turkestanica* Regel [M], *C. ursina* Dew. [M], *C. vaginata* Tausch [M], *C. vanheurckii* Muell. Arg. s. str. [M], *C. vanheurckii* Muell. Arg. ssp. *crassispiculata* (Malysch.) Malysch. [M], *C. vesicaria* L. [M], *C. vesicata* Meinsh. [M], *C. viridula* Michx. [M], *C. vulpina* L. [M], *C. williamsii* Britt. [M] [36], *Eriophorum angustifolium* Honck s. str. [ГД] [37], *E. russeolum* Fries s. str. [ГД], *E. vaginatum* L. [ГД] [27], *Kobresia capilliformis* Ivanova [M], *K. filifolia* (Turcz.) Clarke [M], *K. myosuroides* (Vill.) Fiori [M], *K. ovczinnikovii* Egor. [M], *K. sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck. [M], *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. ssp. *subfilifolia* (Egor., Jurtz. & Petrovsky) Egor. [M], *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. ssp. *subholarctica* Egor. [M], *K. smirnovii* Ivanova [M], *K. stenocarpa* (Kar. & Kir.) Steud. [M], *Rhynchospora alba* (L.) Vahl [AM] [36], *Trichophorum cespitosum* (L.) C. Hartm. [ГД] (для *Scirpus cespitosus* L., [27]).

Liliaceae. *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. & Schult. fil. [АД] [38], *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. [AM] [39].

Melanthiaceae. *Veratrum album* L. ssp. *misae* (Sirj.) Tzvel. [AM, АД], *V. dahuricum* (Turcz.) Loes. fil. [AM, АД], *V. lobelianum* Bernh. [AM, АД], *V. nigrum* L. [AM, АД], *V. oxysepalum* Turcz. [AM, АД] [40].

Poaceae. *Anthoxanthum odoratum* L. [AM] [41], *Arundinella anomala* Steud. [AM] [42], *Beckmannia eruciformis* (L.) Host s. str. [AM], *B. eruciformis* (L.) Host ssp. *borealis* Tzvel. [AM], *B. hirsutiflora* (Roshev.) Probat. [AM], *B. syzigachne* (Steud.) Fern. [AM], *Festuca hubsugulica* Krivot. [Д], *F. komarovii* Krivot. [Д], *F. sibirica* Hack. ex Boiss. [Д] [43], *Hierochloe alpina* (Sw.) Roem. & Schult.

[AM], *H. annulata* V. Petrov [AM], *H. arctica* C. Presl [AM], *H. glabra* Trin. s. str. [AM], *H. glabra* ssp. *bungeana* (Trin.) Peschkova [AM], *H. glabra* ssp. *chakassica* Peschkova [AM], *H. ochotensis* Probat. [AM], *H. odorata* (L.) Beauv. [AM], *H. pauciflora* R. Br. [AM], *H. repens* (Host.) Beauv. [AM], *H. sibirica* (Tzvel.) Czer. [AM] [42], *Hordeum bogdanii* Wilensky [AM], *H. brevisubulatum* (Trin.) Link [AM], *H. jubatum* L. [AM], *H. macilentum* Steud. [AM], *H. nevskianum* Bowden [AM], *H. roshevitzii* Bowden [AM], *H. turkestanicum* Nevski [AM] [44], *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. [AM] [42], *Poa annua* L. [GM] [45], *Setaria pumila* (Poir.) Schult. [AM] [46], *S. viridis* (L.) Beauv. s. str. [AM], *S. viridis* ssp. *glareosa* (V. Petrov) Peschkova (для *S. viridis* (L.) Beauv.) [AM], *S. viridis* ssp. *purpurascens* (Maxim.) Peschkova (для *S. viridis* (L.) Beauv.) [AM], *S. viridis* ssp. *pycnocoma* (Steud.) Tzvel. (для *S. viridis* (L.) Beauv.) [AM] [38], *Spodiopogon sibiricus* Trin. [AM] [47], *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. [AM], *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf [TM] [42].

Подкласс Arecidae.

Araceae. *Calla palustris* L. [AM] [48].

Lemnaceae. *Lemna minor* L. [M], *L. trisulca* L. [M], *L. turionifera* Landolt [M], *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. [M] [49].

Sparganiaceae. *Sparganium angustifolium* Michx. [M], *S. emersum* Rehm. [M], *S. erectum* L. [M], *S. glomeratum* (Laest.) L. Neum. [M], *S. gramineum* Georgi [M], *S. hyperboreum* Laest. [M], *S. microcarpum* (Neum.) Raunk. [M], *S. minimum* Wallr. [M], *S. rothertii* Tzvel. [M], *S. stoloniferum* (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz. [M] [50].

Typhaceae. *Typha angustifolia* L. [M], *T. latifolia* L. [M], *T. laxmannii* Lep-ech. [M], *T. minima* Funck [M], *T. orientalis* C. Presl [M] [51].

Анализ половой дифференциации представителей класса Liliopsida в Сибири показал следующее.

Раздельнополые и гермафродитные виды. Из 1 065 видов и подви-дов для 285 характерны негермафродитные цветки. Иными словами, 26,8% однодольных растений на территории Сибири характеризуются половым полиморфизмом, что в процентном отношении близко к числам, указанным С. Yampolsky и Н. Yampolsky [6] для мировой флоры класса Liliopsida (27,0%). При этом три подкласса однодольных растений отличаются степенью половой экспрессии и разнообразием половых форм. Наиболее высокая доля негермафродитных видов встречается в подклассе Arecidae. У 20 видов этого подкласса из 21 выявлены две половые формы: моноэция (19 видов) и андромоноэция (1 вид). В подклассах Alismatidae и Liliidae степень половой экспрессии почти совпадает: 26,3 и 25,3% соответственно. Однако эти подклассы сильно различаются спектром половых форм. Так, в подклассе Alismatidae описано две половые формы: моноэция (9 видов) и диэция (6 видов). В подклассе Liliidae наблюдается самый широкий спектр половых форм в сравнении с другими подклассами однодольных растений – семь форм половой дифференциации: моноэция (184 видов), гиномоноэция

(1 вид), андромоноэция (41 видов), тримonoэция (1 вид), диэция (18 видов), гинодиэция (4 вида) и андродиэция (1 вид).

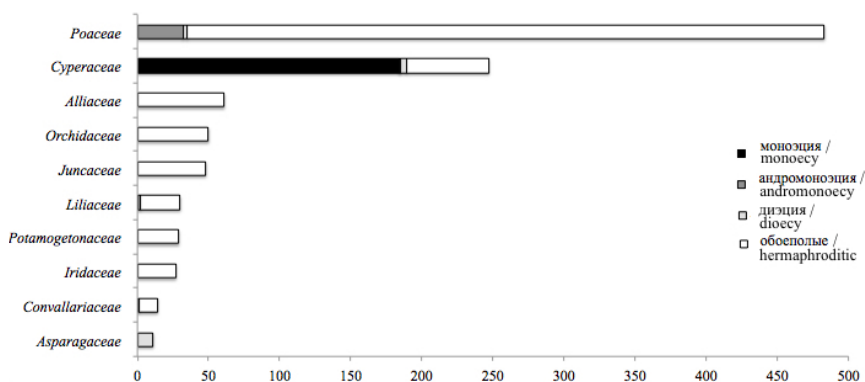


Рис. 1. Ведущие семейства однодольных растений флоры Сибири (1 000 видов; 93,9% от общего числа видов). По горизонтальной оси – число видов, по вертикальной оси – семейства

[Fig. 1. Ten most abundant families of Liliopsida in Siberia and their breeding systems (1 000 species; 93.9% of the flora). On the abscissa axis - Number of species, on the ordinate axis - Families]

На уровне семейств в 15 из 29 (51,7%) встречаются таксоны с однополыми цветками. Спектр половых форм в 10 наиболее многовидовых семействах однодольных флоры Сибири представлен на рис. 1. В 8 семействах на территории Сибири представлены виды только с половой дифференциацией: Asparagaceae, Commelinaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae, Najadaceae, Sparganiaceae, Typhaceae и Zannichelliaceae. При этом в пяти из этих семейств все виды имеют только один вариант половой экспрессии: моноэцию (Lemnaceae, Sparganiaceae, Typhaceae, Zannichelliaceae), андромоноэцию (Commelinaceae), диэцию (Asparagaceae). В двух семействах наблюдается сочетание двух вариантов половой дифференциации: моно- и диэции (Hydrocharitaceae, Najadaceae).

Оставшиеся 7 семейств по степени уменьшения встречаемости видов с однополыми цветками располагаются в следующем порядке: Cyperaceae (78,1% видов) – Melanthiaceae (55,5%) – Araceae (50,0%) – Alismataceae (33,3%) – Poaceae (7,7%) – Convallariaceae (7,1%) – Liliaceae (6,7%).

14 семейств – Alliaceae, Asphodelaceae, Butomaceae, Nemerocallidaceae, Hyacinthaceae, Iridaceae, Ixioliriaceae, Juncaceae, Juncaginaceae, Orchidaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Scheuchzeriaceae, Trilliaceae – в пределах Сибири представлены видами, формирующими только гермафродитные цветки (см. рис. 1). Представители пяти монотипных семейств (с одним родом) – Butomaceae, Nemerocallidaceae, Ixioliriaceae, Ruppiaceae, Scheuchzeriaceae – и одного олиготипного сем. Potamogetonaceae (2 рода) формируют лишь обоеполые цветки не только на территории Сибири, но и в мировой

флоре. Среди оставшихся восьми семейств встречаются виды с разными половыми формами вне территории Сибири. Наиболее часто встречается гинодия: *Allium ochroleucum* Waldst. et Kit. (Alliaceae; [52]), *Bulbinella gibbsii* Ckn. (Asphodelaceae; [53]), *Ornithogalum umbellatum* L. (Hyacinthaceae; [27]), *Iris douglassiana* Herb. (Iridaceae; [54]), *Juncus roemerianus* Scheele (Juncaceae; [55]), *Satyrium ciliatum* Lindl. (Orchidaceae; [56]), *Trillium camschatcense* Ker-Gawler (Trilliaceae; [57]). В сем. Juncaginaceae описаны диэция у *Tetroncium* и тримоноэция у *Lilaea* [58], а в сем. Orchidaceae – ещё и андромоноэция у *Myrosmodes cochleare* Garay [59].

Из 160 родов класса Liliopsida на территории Сибири в 37 (23,1%) отмечены виды с половым полиморфизмом. Спектр половых форм в 10 наиболее многовидовых родах однодольных растений флоры Сибири представлен на рис. 2. В 120 родах встречаются исключительно гермафродитные растения, наиболее крупные из которых (даны в алфавитном порядке): *Allium*, *Calamagrostis*, *Elymus*, *Juncus*, *Potamogeton*, *Puccinellia* и др. К родам, все виды которых в Сибири обладают половой экспрессией, относят 28, наиболее крупные из них (даны в алфавитном порядке) – *Asparagus*, *Beckmannia*, *Carex*, *Caulinia*, *Hierochloe*, *Hordeum*, *Kobresia*, *Lemna*, *Najas*, *Sparganium*, *Typha*.

Изучение связей половой экспрессии растений с их биологическими и экологическими особенностями может способствовать решению такого важного вопроса проблемы пола у растений, как выяснение эволюционных причин разделения полов. Однако до настоящего времени среди исследователей нет единого мнения по этому вопросу, хотя многие из них считают, что разделение полов, особенно в форме диэции, – действенное свойство, обеспечивающее ксеногамию у растений [37, 60, 61].

Жизненные формы. Доля видов с половой дифференциацией различается среди двух отделов жизненных форм (в понимании И.Г. Серебрякова [20]), характерных для однодольных растений Сибири. У водных трав частота встречаемости растений с однополыми цветками в два раза выше, чем среди наземных травянистых растений. Так, у водных трав доля растений с негермафродитными цветками составляет 51,4%, в то время как у наземных травянистых – 24,1%. Частота встречаемости полового полиморфизма в пределах разных отделов жизненных форм сильно варьирует и зависит от «типа» жизненной формы в понимании И.Г. Серебрякова [20].

Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (рис. 3) показывает, что отмечается связь между моноэцией и водными травами ($\chi^2 = 28,28$; $p < 0,001$), диэцией и водными травами ($\chi^2 = 7,4$; $p < 0,01$). В пределах отдела наземных травянистых растений наиболее высокой долей видов с половым полиморфизмом характеризуются поликарпические травы – 25,3%, в то время как среди монокарпических трав частота видов с половой дифференциацией существенно ниже – 9,5%. На аналогичную низкую долю встречаемости половой экспрессии среди одно-

летних и малолетних растений отмечают у гинодиэцичных видов В.Н. Годин и Е.И. Демьянова [3], А.Г. Сидорский и соавт. [62].

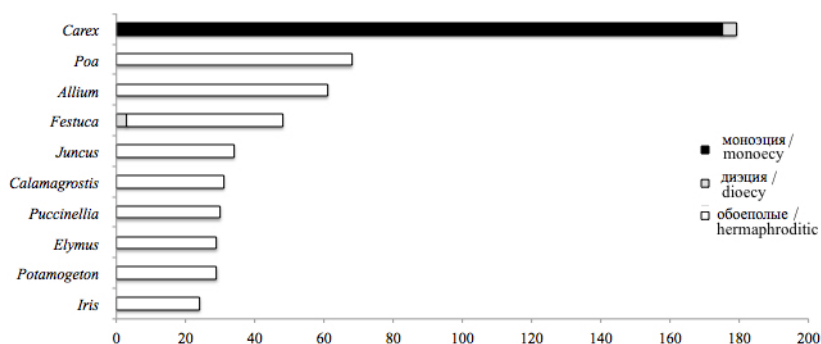


Рис. 2. Ведущие роды однодольных растений флоры Сибири (533 вида; 50,0% от общего числа видов). По горизонтальной оси – число видов, по вертикальной оси – роды

[Fig. 2. Ten most abundant genera of Liliopsida in Siberia and their breeding systems (533 species; 50.0% of the woody flora). On the abscissa axis - Number of species, on the ordinate axis - Genera]

Разные отделы и типы жизненных форм отличаются не только по частоте встречаемости растений с однополыми цветками, но и спектром разнообразия половых форм растений, входящих в их состав. Наиболее широкий спектр разнообразия половых форм наблюдается у наземных поликарпических травянистых растений, которые обладают почти всеми возможными вариантами полового полиморфизма, описанного у однодольных растений флоры Сибири: моноэция, андромоноэция, тримonoэция, диэция, гинодиэция и андродиэция. Противоположная ситуация отмечается у монокарпических травянистых растений, которые обладают двумя половыми формами на территории Сибири: гиномоноэцией и андромоноэцией. Довольно широк спектр форм половой экспрессии в отделе водных трав, среди которых встречаются моноэцичные, андромоноэцичные, диэцичные и гинодиэцичные растения.

Способ опыления. Среди однодольных растений Сибири преобладают анемофильные виды (77,8%) над энтомофильными (21,0%). Крайне редко встречаются виды с гидрофильным способом опыления – 1,2%. Согласно результатам исследований Е. Daumann [63] доля энтомофильных и анемофильных родов во флоре бывшей Чехословакии у двудольных растений составляет 87,0 и 4,6%, в то время как у однодольных – 33,0 и 59,0%. Отмечается положительная связь между диэцией и энтомофилией ($\chi^2 = 12,53$; $p < 0,001$), моноэцией и гидрофилией ($\chi^2 = 5,46$; $p < 0,05$) и диэцией и гидрофилией ($\chi^2 = 51,44$; $p < 0,001$) (рис. 3).

Как показали исследования [64, 65], водные травы с гидрофильным опылением обладают высокой долей раздельнополости в форме моноэции и диэции, что обусловлено отсутствием у них механизмов, предотвращающих

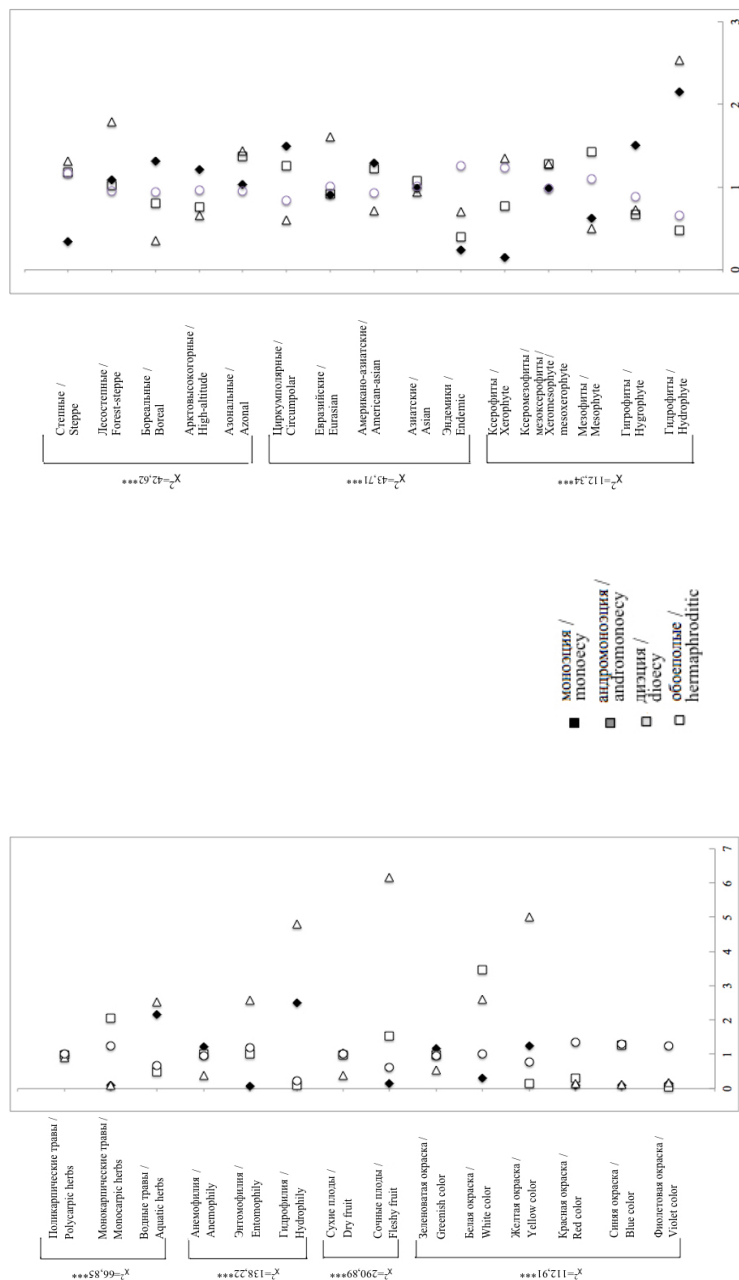


Рис. 3. Соотношение фактических и ожидаемых численностей для дицичных и моноэичных видов с определённым эколого-биологическим признаком. По оси абсцисс – соотношение фактических и ожидаемых численностей видов, по оси ординат – эколого-биологические признаки. Значение соотношения > 1 указывает, что определённая половая форма связана с данным признаком. Значение χ^2 указывает на статистическую значимость различий. *** $p < 0,001$

[Fig. 3. Ratio of observed to expected species for the ecological traits. A value > 1 indicates that the breeding system is overrepresented for the trait group, under the assumption that the breeding system and the ecological trait are statistically independent. χ^2 values shown next to each comparison. *** $p < 0.001$]

или ограничивающих автогамию (дихогамия, херкогамия, гетеростилия и самонесовместимость).

Консистенция околоплодника. Подавляющее большинство однодольных растений в Сибири образует сухие плоды (96,9%). Однако доля раздельнополости высока у видов с сочными плодами – 54,5% против 25,9% у гермафродитных видов. Отмечается положительная связь между диэцией и сочными плодами ($\chi^2 = 282,04$; $p < 0,001$) (см. рис. 3), которая обусловлена двудомными представителями сем. *Asparagaceae* с сочной консистенцией околоплодника.

Окраска цветков. Такой важный признак, как окраска цветков, редко применяется при экологическом анализе флор [66]. Распределение видов по окраске околоцветника показало, что у однодольных растений Сибири преобладают виды с зелёной или зеленоватой окраской цветков – 79,0%. Остальные варианты окрасок (белая, жёлтая, красная, синяя, фиолетовая) встречаются довольно редко, их доля варьирует от 1,1 (фиолетовые цветки) до 7,5% (все оттенки красного). Тем не менее доля раздельнополости зависит от окраски цветков. Так, среди растений с красными цветками и их оттенками доля раздельнополых видов составляет 1,3%, а среди растений с жёлтыми и желтоватыми цветками – 42,6%. Наблюдается положительная связь между андромоноэцией и белой окраской цветков ($\chi^2 = 16,78$; $p < 0,01$), диэцией и желтоватой окраской цветков ($\chi^2 = 74,61$; $p < 0,001$) (см. рис. 3). Отмеченные связи обусловлены высокой долей андромоноэции у видов сем. *Melanthiaceae* с белыми венчиками и диэции у видов сем. *Asparagaceae* с желтоватыми цветками.

Наиболее важным элементом при анализе флоры многие флорогенетики считают расчленение флоры по типам ареалов слагающих её видов [66].

Типы ареалов. Наблюдается неравномерное распределение раздельнополых и гермафродитных растений, обладающих разным географическим распространением (см. рис. 3). Наиболее часто раздельнополые растения встречаются среди видов с циркумполярными ареалами – 38,3%. Наоборот, среди видов с эндемичными ареалами доля негермафродитных растений крайне мала и составляет всего 7,9%. Анализ соотношения фактических и теоретических численностей половых форм (см. рис. 3) показывает, что отмечается связь между моноэцией и циркумполярным распространением ($\chi^2 = 27,02$; $p < 0,001$), гермафродитизмом и эндемичным распространением ($\chi^2 = 6,19$; $p < 0,05$). Объясняется это тем, что среди видов с циркумполярным ареалом преобладают представители сем. *Сурегасеае*, в котором доля негермафродитных растений велика: 78,1% от общей численности видов с половой дифференциацией. Противоположная ситуация отмечается у видов с эндемичными ареалами: доминируют семейства, представители которых образуют только обоеполые или очень редко однополые цветки – *Alliaceae* (100% с гермафродитными цветками), *Potamogetonaceae* (100%), *Iridaceae* (100%) и очень редко (6 видов) из рода *Carex*. Можно предполагать, что на-

личие полового полиморфизма играет роль дополнительного адаптивного фактора наряду с другими, расширяя норму реакции вида и позволяя ему заселять новые местообитания, в которых существование гермафродитных растений может быть затруднено.

Экологические группы по степени увлажнения. В литературе неоднократно целым рядом исследователей убедительно показано, что степень проявления половой дифференциации и соответственно половая структура популяций у растений тесно зависят от степени увлажнения местообитания [38, 60]. Анализ распределения половых форм однодольных растений по экологическим группам по степени увлажнения показал неравномерный его характер: наиболее редко раздельнополые растения встречаются среди ксерофитов (9,1%). Выявлена положительная связь между моноэцией и гигрофитами ($\chi^2 = 15,36$; $p < 0,001$) и гидрофитами ($\chi^2 = 27,75$; $p < 0,001$), диэцией и гидрофитами ($\chi^2 = 5,58$; $p < 0,05$) (см. рис. 3). В направлении ксерофиты – мезофиты – гигрофиты – гидрофиты доля негермафродитных растений закономерно увеличивается и у последних достигает своего максимума – 51,4%. Такое неравномерное распространение раздельнополых и гермафродитных растений, по нашему мнению, связано с неодинаковой представленностью среди них видов с разными типами ареалов, особенно с эндемичными ареалами. Так, 71,0% ксерофитов обладают азиатскими и эндемичными ареалами, а 85,0% гидрофитов имеют циркумполярные и евразийские типы ареалов.

Поясно-зональные группы. Неравномерное распределение половых форм, наблюдающееся в группах по степени увлажнения, приводит и к неравномерному распределению раздельнополых и гермафродитных растений в разных поясно-зональных группах (см. рис. 3). На аналогичную закономерность указывали и другие исследователи [62]. Наиболее низкая доля негермафродитных растений отмечается в степных сообществах (14,8%). Анализ данных показал, что неравномерное распределение видов с половой экспрессией у растений поясно-зональных комплексов обусловлена разной встречаемостью среди них видов с различными типами ареалов. Так, 65,0% видов степного комплекса характеризуются азиатскими и эндемичными ареалами. Иное соотношение видов с разными типами ареалов наблюдается в остальных поясно-зональных комплексах: например, только 45,0% бореальных видов обладают азиатскими и эндемичными ареалами.

Флористические провинции. В литературе неоднократно обсуждался вопрос о роли раздельнополых видов в отдельных флорах земного шара. Анализ литературных источников свидетельствует о разном соотношении половых форм в пределах флористических регионов, хотя гермафродитные растения везде преобладают. По мнению большинства исследователей, доля раздельнополых видов во флорах закономерно уменьшается с увеличением географической широты региона, что особенно отчётливо прослеживается на примере диэции (наиболее полный обзор приведён А.К. Sakai и

S.G. Weller [67]). По всей видимости, увеличение доли раздельнополых растений по направлению к тропикам объясняется следующим. Максимальная частота встречаемости видов с половой экспрессией (чаще всего в форме диэции) отмечается именно у древесных растений, которые доминируют только в условиях влажных экваториальных лесов.

Средний уровень (26,8%) половой экспрессии, выявленный для флоры однодольных растений в Сибири, характеризует не каждую флористическую провинцию. Наиболее высокая частота встречаемости видов с негермафродитными цветками (42,1%) отмечается в сибирской северо-восточной провинции, минимальная (29,1%) – в Алтае-Енисейской горно-гемибореальной провинции. Анализ встречаемости половой дифференциации в исследованных флористических провинциях Сибири показал, что доля раздельнополых видов зависит от степени эндемизма в конкретной провинции. Чем выше число эндемичных видов, встречающихся в пределах флористической провинции, тем ниже доля видов с однополыми цветками. Так, в двух провинциях – Сибирской северо-восточной горно-гипарктической и Урало-Западно-Сибирской бореальной – с самой высокой долей раздельнополых видов (42,1 и 38,5% соответственно) отсутствуют эндемичные виды. Напротив, в двух провинциях – Алтае-Енисейской горно-гемибореальной и Байкальской гемибореальной – с самой низкой частотой негермафродитных видов (29,1 и 31,9% соответственно) отмечается наиболее высокая степень эндемизма: 11,3 и 9,5% соответственно. Объясняется это тем, что, как показано выше, именно среди эндемичных видов наиболее редко встречаются раздельнополые растения.

Половые формы. У видов и подвидов однодольных растений с половой дифференциацией на территории Сибири представлены восемь вариантов половых форм (перечислены в порядке уменьшения встречаемости): гермафродитизм, моноэция, андромоноэция, диэция, гинодиэция, гиномоноэция, тримonoэция и андродиэция.

Моноэция. Группа моноэцичных растений насчитывает 212 видов, что составляет 19,9% по отношению ко всем однодольным видам флоры. Согласно сводке С. Yampolsky и Н. Yampolsky [6], однодомные растения составляют около 10,0% видов в рамках однодольных мировой флоры.

Группа моноэцичных растений включает представителей 9 семейств. Абсолютное большинство моноэцичных видов относится к сем. Сурегасеae (184 вида), второе место занимает сем. Sparganiaceae (10 видов). На долю остальных семи семейств приходится 18 видов. В сем. Сурегасеae моноэция широко распространена и является вполне устойчивым систематическим признаком. Наибольшее число моноэцичных видов среди сытевых зарегистрировано в роде *Carex* (175 видов). Виды *Carex* наиболее характерны для умеренного и холодных поясов Северного полушария. Они встречаются почти повсеместно, принимая большое участие в формировании растительного покрова, в особенности сырых и болотных биотопов [22]. Большая часть моноэцичных растений принадлежит к травянистым поликарпическим

(167 видов) и водным растениям (45), среди монокарпических трав моноэция как половая форма не встречается. Моноэция у однодольных растений тесно коррелирует с анемофилией как способом переноса пыльцы.

Андромоноэция. Эта половая форма обнаружена у 42 видов из 7 семейств, что составляет 3,9% от общего числа однодольных растений флоры Сибири. В рамках мировой флоры среди однодольных растений андромоноэция встречается достаточно часто – 9,2% видов [6]. В Сибири наибольшее число андромоноэцичных видов отмечено у представителей сем. Роасеае (32 вида). У Роасеае андромоноэция генетически закреплена и описана рядом авторов [43, 68–70]. Согласно данным литературы, андромоноэцичные злаки наиболее многочисленны среди Просовых (Paniceae) и Бородачевниковых (Andropogoneae). В других трибах они отмечаются значительно реже. Однако, по нашим данным, на территории Сибири злаки с андромоноэцией наиболее часто встречаются в трибах Канареечниковых (12 видов), Пшеницевых (7 видов) и Просовых (5 видов). Второе место по числу андромоноэцичных видов занимает сем. Melanthiaceae (5 видов). Что касается жизненных форм андромоноэцичных видов, то можно констатировать преобладание поликарпических травянистых растений (34 вида).

Гиномоноэция. В районе исследования эта половая форма включает только один вид из сем. Роасеае, что составляет 0,09% от всего видового состава однодольных растений Сибири. В рамках мировой флоры среди однодольных растений гиномоноэция встречается также достаточно редко – 0,27% [6]. У *Poa annua* гиномоноэция известна давно и используется в качестве систематического признака [42, 45]. Эта половая форма крайне редка в сем. Роасеае и встречается главным образом у тропических злаков [69, 70].

Тримоноэция. Данная половая форма выявлена только у 1 вида из сем. Роасеае. Согласно данным литературы [6], тримоноэция как половая форма довольно редко встречается у цветковых растений.

Диэция. Число двудомных видов среди однодольных растений в Сибири невелико (24 вида; 2,3%) и в процентном отношении чуть меньше доли диэцичных растений в рамках мировой флоры однодольных – 3,5% [6]. Диэция отмечена в пяти семействах на территории Сибири. Почти половина всех двудомных видов относится к сем. Asparagaceae. Среди диэцичных видов преобладают травянистые поликарпики (18 видов), водных трав с данной формой половой дифференциации выявлено 6 видов.

Гинодиэция. Женская диэция обнаружена у 4 видов из сем. Сурегасеае. Доля гинодиэцичных видов очень редко указывается исследователями в рамках разных флор, что связано в большинстве случаев с включением данной половой формы в состав широко понимаемой группы диэцичных растений (собственно диэцичные, гино- и андродиэцичные виды). Согласно данным В.Н. Година и Е.И. Демьяновой [3], в рамках мировой флоры насчитывается 1 126 гинодиэцичных видов, которые наиболее широко распространены в

умеренной зоне Северного полушария. Как отмечают эти авторы [3], гинодиэция в большей степени свойственна двудольным, нежели однодольным растениям, что подтверждают и наши данные. По характеру жизненных форм подавляющее большинство гинодиэцичных видов среди однодольных относится к травянистым поликарпическим растениям (3 вида).

Андродиэция. Эта половая форма зарегистрирована только у 1 вида из сем. Liliaceae. Согласно литературным данным, андродиэция как форма половой дифференциации встречается крайне редко [6]. Вероятно, именно по этой причине наличие её в природе вызывает сомнение у целого ряда исследователей, начиная с Ч. Дарвина [37]. В последнее время в сем. Liliaceae выявлен целый ряд андродиэцичных видов: *Fritillaria involucrata* All., *F. messanensis* Raf. [71], *F. montana* Hoppe ex W. D. J. Koch [72], *F. persica* L. [60], *Lilium bulbiferum* L., *Tulipa sylvestris* L. [71].

Андродиэция наблюдается у *Lloydia serotina* (L.) Rchb. [39] и представителей близкого к сем. Liliaceae рода *Veratrum* [40], однако андромоноэцичные растения у этих видов встречаются намного чаще, чем мужские и обоеполые особи.

Анализ экологических корреляций между различными эколого-биологическими особенностями и разными половыми формами у однодольных растений Сибири показал следующее. Диэция во флоре Сибири у однодольных растений связана с водными травами, опылением с помощью насекомых или воды, желтоватыми околоцветниками, сочными плодами. Разными авторами выявлена связь диэции с древесной формой роста, мелкими цветками зелёного или белого цвета, опыляющимися неспециализированными насекомыми, ветром или водой, сочными плодами [73–75]. Однако в перечисленных исследованиях представлены данные по различным флорам тропического пояса. Выявление половых форм и их экологических корреляций у растений умеренного пояса ранее не проводилось, что затрудняет сравнение полученных нами результатов с имеющимися в литературе.

Моноэция у однодольных растений флоры Сибири ассоциирована с водными травами, опылением водой, циркумполярным распространением. Данные по экологическим корреляциям моноэции с разнообразными особенностями растений в разных флорах немногочисленны [76, 77]: отмечается связь с сухими плодами и тропическим распространением.

Андромоноэцичные однодольные растения на территории Сибири представляют собой растения с белыми венчиками. К большому сожалению, в литературе нами не обнаружены данные о связях андромоноэции с экологическими особенностями растений.

В настоящее время происходит накопление сведений об экологических корреляциях разных половых форм (в основном диэции и моноэции) с различными особенностями растений во флорах тропического пояса Земли. Однако корректное сравнение полученных результатов с нашими пока невозможно по двум причинам. Во-первых, все имеющиеся данные касаются ис-

ключительно тропических флор разных регионов. Во-вторых, как предполагают некоторые исследователи [78], экологические корреляции прежде всего диэции и ряда других половых форм по-разному проявляются в подклассах или надпорядках цветковых растений. Необходимы дальнейшие разносторонние исследования в этом направлении, затрагивающие разные регионы Земли и различные половые формы для решения вопросов об эволюции и распространении раздельнополости у цветковых растений.

Заключение

У 285 видов и подвидов из 1 065 однодольных растений Сибири выявлено семь форм половой экспрессии: моноэция (212 видов), андромоноэция (42 вида), диэция (24 вида), гинодиэция (4 вида), гиномоноэция (1 вид), тримоноэция (1 вид) и андродиэция (1 вид). Из 29 семейств однодольных растений 8 включают виды только с однополыми цветками: *Asparagaceae*, *Commelinaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lemnaceae*, *Najadaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae* и *Zannicelliaceae*. Из 160 родов класса *Liliopsida* на территории Сибири в 37 (23,1%) отмечены виды с половым полиморфизмом. К родам, все виды которых в Сибири обладают половой экспрессией, относятся 28, наиболее крупные из которых (даны в алфавитном порядке): *Asparagus*, *Beckmannia*, *Carex*, *Caulinia*, *Hierochloe*, *Hordeum*, *Kobresia*, *Lemna*, *Najas*, *Sparganium*, *Typha*.

У представителей класса однодольных в Сибири чётко прослеживается связь между половой экспрессией растений и жизненными формами, способами опыления, консистенцией околоплодников, окраской цветков, типами ареалов, экологическими группами по степени увлажнения. Выявлена неравномерная встречаемость раздельнополых растений класса *Liliopsida* в флористических провинциях Сибири. Соотношение раздельнополых и гермафродитных растений в эколого-биологических комплексах видов напрямую зависит от частоты встречаемости в них видов с эндемичными ареалами. Несомненно, что половой полиморфизм имеет адаптивное значение в жизни растений: расширяет норму реакции вида, уменьшает внутривидовую конкуренцию и способствует процветанию вида в разных эколого-географических условиях.

Литература

1. Хохряков А.П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с.
2. Kubitzki K., Rudall P.J., Chase M.C. Systematics and evolution // The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). 1998. Vol. 3. P. 23–33.
3. Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэции у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
4. Vogel S. Floral biology // The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae). 1998. Vol. 3. PP. 34–48.

5. Weiblen G.D., Oyama R.K., Donoghue M.J. Phylogenetic analysis of dioecy in Monocotyledons // Amer. Natur. 2000. Vol. 155, № 1. P. 46–58.
6. Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // Bibl. Genetica. 1922. Vol. 3. P. 1–62.
7. Конспект флоры Сибири: сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
8. Флора Сибири. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. 199 с.
9. Флора Сибири. Poaceae (Gramineae) / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2. 361 с.
10. Флора Сибири. Cyperaceae / под ред. Г.А. Пешковой, Л.И. Малышева. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 3. 279 с.
11. Флора Сибири. Agaceae – Orchidaceae / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1987. Т. 4. 247 с.
12. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток : Дальнаука, 2006. 296 с.
13. Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана / под ред. А.Н. Куприянова. Барнаул : Гербарий им. В.В. Сапожникова Алтайского государственного университета, 2006. Вып. 12. С. 3–28.
14. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Наука, 1960. 450 с.
15. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск : Наука, 1984. 265 с.
16. Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 2001. 192 с.
17. Растительный покров Хакасии. Новосибирск : Наука, 1976. 424 с.
18. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. : КМК, 2004. 131 с.
19. Флора Салаирского кряжа. Новосибирск : Гео, 2007. 252 с.
20. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
21. Алексеев Ю.Е. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М. : Аргус, 1996. 251 с.
22. Egorova T.V. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former URSS). St.-Petersburg ; Saint-Louis, 1999. 772 p.
23. Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. М. : Прометей, 2010. 514 с.
24. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. : Аргус, 1996. 207 с.
25. Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск : Наука, 2004. 276 с.
26. Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М. : Либрикон, 2009. 400 с.
27. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. Bd. 2, T. 2. 705 S.
28. Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
29. Buchenau Fr. Alismataceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 227–232.
30. Ascherson P., Gürke M. Hydrocharitaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 238–258.
31. Magnus P. Najadaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 214–218.
32. Ascherson P. Potamogetonaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 194–214.
33. Engler A. Liliaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 5. S. 10–91.

34. Ushimaru A., Itagaki T., Ishii H.S. Floral correlations in an andromonoecious species, *Commelina communis* (Commelinaceae) // Plant Species Biol. 2003. Vol. 18, № 2–3. P. 103–106.
35. Guitián J.J., Medrano M.M., Oti J.E. Variation in floral sex allocation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae) // Ann. Bot. 2004. Vol. 94, № 3. P. 433–440.
36. Pax F. Cyperaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 2. S. 98–126.
37. Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. London : John Murray, 1877. 352 p.
38. Демьянова Е.И. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 10. С. 1297–1315.
39. Jones B., Gliddon C. Reproductive biology and genetic structure in *Lloydia serotina* // Plant Ecology. 1999. Vol. 141, № 1/2. P. 151–161.
40. Loesener O. Übersicht über die Arten der Gattung *Veratrum* // Feddes Repert. 1927. Vol. 24. P. 61–72.
41. Rajakaruna N., Perez-Orozco N.P., Perez-Orozco J., Harris T.B. Ornithocoprophilous plants of Mount Desert Rock, a remote bird-nesting Island in the Gulf of Maine, U.S.A. // Rhodora. 2009. Vol. 111, № 948. P. 417–447.
42. Hackel E. Gramineae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 2. S. 1–97.
43. Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
44. Невский С.А. *Hordeum* L. // Флора СССР / под ред. В.Л. Комарова. Л. : Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. С. 722–728.
45. Hackel E. Zur Biologie der *Poa annua* L. // Osterr. Bot. Z. 1904. Vol. 54, № 8. S. 273–278.
46. Рожевиц П.Ю. *Setaria* P. V. // Флора СССР / под ред. В.Л. Комарова. Л. : Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. С. 38–44.
47. Рожевиц П.Ю. *Spodiopogon* Trin. // Флора СССР / Под ред. В.Л. Комарова. Л. : Изд-во АН СССР, 1934, Т. 2. С. 11–12.
48. Engler A. Araceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 3. S. 102–153.
49. Engler A. Lemnaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 3. S. 154–164.
50. Engler A. Sparganiaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 192–193.
51. Engler A. Typhaceae // Ibid. Leipzig, 1889. T. 2, Abt. 1. S. 183–186.
52. Kirchner O. Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten // Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. Stuttgart : Verlag von Ebner & Seubert., 1900. Jahrg. 56. S. 347–384.
53. Moore L.B. The New Zealand species of *Bulbinella* (Liliaceae) // N. Z. J. Bot. 1964. Vol. 2, № 4. P. 286–304.
54. Uno G.E. Comparative reproductive biology of hermaphroditic and male-sterile *Iris douglassiana* Herb. (Iridaceae) // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, № 5. P. 818–823.
55. Eleuterius L.N. Observations on the flowers of *Juncus roemerianus* // Castanea. 1974. Vol. 39, № 1. P. 101–108.
56. Huang S.Q., Lu Y., Chen Y.Z., Delph L.F. Parthenogenesis maintains male sterility in a gynodioecious orchid // Amer. Natur. 2009. Vol. 174, № 4. P. 578–584.
57. Kubota S., Ohara M. Discovery of male sterile plants and their contrasting occurrence between self-compatible and self-incompatible populations of the hermaphroditic perennial *Trillium camschatcense* // Plant Species Biol. 2009. Vol. 24, № 3. P. 169–178.
58. Buchenau Fr. *Scheuchzeriaceae* // Engler A. Das Pflanzenreich: regni vegetabilis conspectus. Leipzig, 1903. H. 16. S. 1–20.

59. Berry P.E., Calvo R.N. Pollinator limitation and position dependent fruit set in the high Andean orchid *Myrosmodes cochleare* (Orchidaceae) // Plant syst. evol. 1991. Vol. 174, № 1–2. P. 93–101.
60. Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботанический журнал. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
61. Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants // Adv. Genetics. 1958. Vol. 9. № 2. P. 217–281.
62. Сидорский А.Г., Правдин В.В., Деев С.В. Характеристика флоры европейской части СССР в связи с полом и жизненной формой растений // Ботанический журнал. 1984. Т. 69, № 8. С. 1011–1018.
63. Daumann E. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend // Preslia. 1972. Vol. 44, № 1. P. 28–36.
64. Pettitt J.M., Jermy A.C. Pollen in hydrophilous angiosperms // Micron. 1975. Vol. 5, № 4. P. 377–405.
65. Lewis D. Sexual incompatibility in plants. London : Edward Arnold Press, 1979. 59 p.
66. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Наука, 1973. 356 с.
67. Sakai A.K., Weller S.G. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches // Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer, 1999. P. 1–31.
68. Hildebrand F. Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse bei den Gramineen. Berlin : Kgl. Akademie der Wissenschaften, 1873. S. 337–364.
69. Пономарёв А.Н. Цветение и опыление злаков // Ученые записки Пермского университета. 1964. Т. 114. С. 115–179.
70. Connor H.E. Breeding systems in the grasses: a survey // N. Z. J. Bot. 1979. Vol. 74, № 4. P. 547–574.
71. Peruzzi L. Male flowers in Liliaceae are more frequent than previously thought // Bocconeia. 2012. Vol. 24. P. 301–304.
72. Peruzzi L., Mancuso E., Gargano D. Males are cheaper, or the extreme consequence of size/age-dependent sex allocation: sexist gender diphasy in *Fritillaria montana* (Liliaceae) // Bot. J. Linn. Soc. 2012. Vol. 168, № 3. P. 323–333.
73. Renner S.S., Ricklefs R.E. Dioecy and its correlates in the flowering plants // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82, № 5. P. 596–606.
74. Bawa K.S., Perry D.R., Beach J.H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, № 3. P. 331–345.
75. Schlessman M.A., Vary L.B., Munzinger J., Lowry II P.P. Incidence, correlates, and origins of dioecy in the island flora of New Caledonia // Inter. J. Plant Sci. 2014. Vol. 175, № 3. P. 271–286.
76. Gross C.L. A comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes – More monoecy but why? // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92, № 6. P. 907–919.
77. Vary L.B., Gillen D.L., Randrianjanahary M., Lowry II P.P., Sakai A.K., Weller S.G. Dioecy, monoecy, and their ecological correlates in the littoral forest of Madagascar // Biotropica. 2011. Vol. 43, № 5. P. 582–590.
78. Vamasi J.C., Otto S.P., Barrett S.C.H. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms // J. Evol. Biol. 2003. Vol. 16, № 5. P. 1006–1018.

Годин Владимир Николаевич – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (г. Москва, Россия).

E-mail: godinvn@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.07.2014 г.; повторно 12.03.2015 г.; принята 23.04.2015 г.

Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates in Liliopsida of Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):46-69. doi: 10.17223/19988591/30/3 In Russian, English summary

Vladimir N. Godin

Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russian Federation

Sexual forms and their ecological correlates in Liliopsida of Siberia

The ecological correlates and the potential driving forces for the evolution of sexual forms in plants have been debated intensively over the past decades. The main objective of the study of ecological correlates is to ascertain the reasons for the separation of sexes in flowering plants.

In 26.8% (285 species and sub-species) of flowering plants of Liliopsida in Siberia seven forms of sexual differentiation are found: monoecy (212 species; 19.9%), andromonoecy (42 species; 3.9%), dioecy (24 species; 2.3%), gynodioecy (4 species; 0.4%), gynomonoecey (1 species; 0.09%), trimonoecy (1 species; 0.09%) and androdioecy (1 species; 0.09%). At the family level, 14 of 29 families in Siberian flora contain only hermaphroditic taxa (Alliaceae, Asphodelaceae, Butomaceae, Hemerocallidaceae, Hyacinthaceae, Iridaceae, Ixioliriaceae, Juncaceae, Juncaginaceae, Orchidaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Scheuchzeriaceae, Trilliaceae). Seven of 29 families have mixed sex expression types (hermaphroditic + nonhermaphroditic) within the family (Cyperaceae, Melanthiaceae, Araceae, Alismataceae, Poaceae, Convallariaceae, Liliaceae). Of 29 families of monocots 8 families include species with only unisexual flowers: Asparagaceae, Commelinaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae, Najadaceae, Sparganiaceae, Typhaceae and Zannicelliaceae. At the genus level, 120 of 160 genera only contain hermaphroditic taxa (*Allium*, *Calamagrostis*, *Elymus*, *Juncus*, *Potamogeton*, *Puccinellia* etc.), 12 of them contain hermaphroditic and nonhermaphroditic taxa (*Festuca*, *Fritillaria*, *Poa* etc.) and 28 of them are exclusively nonhermaphroditic taxa (*Asparagus*, *Beckmannia*, *Carex*, *Caulinia*, *Hierochloe*, *Hordeum*, *Kobresia*, *Lemna*, *Najas*, *Sparganium*, *Typha* etc.).

We analyzed the relationship between sexual forms of plants and the number of their ecological and biological characteristics: life forms, mode of pollination, floral color, structural features of fructifications, habitat type, zonal group and ecological group. We found out that dioecious plants are likely to be hygrophytes, entomophilous or hydrophilous pollination, yellowish flowers and fleshy fruit. Monoecy is associated with aquatic herbs, water pollination and circumpolar areas. Andromonoecious species are associated with white flowers. We showed that the incidence of irregular non-hermaphroditic plants in different ecological and biological groups and floristic provinces of Siberia directly depends on the frequency of occurrence of these species in the endemic areas. Further accumulation of data on the ecological correlates of taxa at different phylogenetic levels is necessary.

The article contains 3 Figures, 78 References.

Key words: *Liliopsida*; sexual differentiation; ecological correlates; Siberia.

References

1. Khokhryakov AP. Somaticheskaya evolyutsiya odnodol'nykh [Somatic evolution of monocots]. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 196 p. In Russian
2. Kubitzki K, Rudall PJ, Chase MC. Systematics and evolution. In: *The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae)*. 1998;3:23-33.

3. Godin VN, Demyanova EI. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2013;98(12):1465-1487. In Russian
4. Vogel S. Floral biology. In: *The families and genera of vascular plants. Flowering plants. Monocotyledons: Lilianae (except Orchidaceae)*. 1998;3:34-48.
5. Weiblen GD, Oyama RK, Donoghue MJ. Phylogenetic analysis of dioecy in Monocotyledons. *American Naturalist*. 2000;155(1):46-58. doi: [10.1086/303303](https://doi.org/10.1086/303303)
6. Yampolsky C, Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*. 1922;3;1-62.
7. Konspekt flory Sibiri: sosudistye rasteniya [Synopsis of Siberian flora: vascular plants]. Baykov KS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 362 p. In Russian
8. Flora Sibiri. Lycopodiaceae–Hydrocharitaceae [Flora of Siberia. Lycopodiaceae–Hydrocharitaceae]. Krasnoborov IM, editor. Vol. 1. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 199 p. In Russian
9. Flora Sibiri. Poaceae (Gramineae) [Flora of Siberia. Poaceae (Gramineae)]. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Vol. 2. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1990. 361 p. In Russian
10. Flora Sibiri. Cyperaceae [Flora of Siberia. Cyperaceae]. Peshkova GA, Malyshev LI, editors. Vol. 3. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1990. 279 p. In Russian
11. Flora Sibiri. Araceae–Orchidaceae [Flora of Siberia. Araceae–Orchidaceae]. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Vol. 4. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. 247 p. In Russian
12. Bezdelev AB, Bezdeleva TA. Zhiznennyye formy semennykh rasteniy Dal'nego Vostoka Rossii [Life forms of seed plants in the Far East of Russia]. Vladivostok: Dalnauka Publ.; 2006. 296 p. In Russian
13. Korolyuk AYu. Ekologicheskie optimumy rasteniy yuga Sibiri. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan]. Kupriyanov AN, editor. Vol.12. Barnaul: Gerbariy im. VV Sapozhnikova Altayskogo gosudarstvennogo universiteta Publ.; 2006. pp. 3-28. In Russian
14. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [The vegetation cover of the Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1960. 450 p. In Russian
15. Malyshev LI, Peshkova GA. Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaykal'e i Zabaykal'e) [Features and genesis of Siberian flora (Cis-Baikal and Trans-Baikal)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 265 p. In Russian
16. Peshkova GA. Florogeneticheskiy analiz stepnoy flory gor Yuzhnoy Sibiri [Florogenetical analysis of steppe flora mountains of Southern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2001. 192 p. In Russian
17. Rastitel'nyy pokrov Khakasii [The vegetation cover of Khakassia]. Kuminova AV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 424 p. In Russian
18. Sekretareva NA. Sosudistye rasteniya Rossiyskoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent areas]. Moscow: KMK Publ.; 2004. 131 p. In Russian
19. Flora Salairskogo kryazha [Flora of the Salair Ridge]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2007. 252 p. In Russian
20. Serebryakov IG. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1962. 378 p. In Russian
21. Alekseev JuE. Osoki (morfologiya, biologiya, ontogenez, evolyutsiya) [The sedges (morphology, biology, ontogeny, evolution)]. Moscow: Argus Publ.; 1996. 251 p. In Russian
22. Egorova TV. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR). St.-Petersburg, Saint-Louis, 1999. 772 p.
23. Kurchenko EI. Rod polevica (*Agrostis* L., sem. Poaceae) Rossii i sopredel'nykh stran [The genus bentgrass (*Agrostis* L., fam. Poaceae) of Russia and adjacent countries]. Moscow: Prometey Publ.; 2010. 514 p. In Russian

24. Tatarenko IV. Orhidnye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy ohrany [Orchids of Russia: life forms, biology and protection issues]. Moscow: Argus Publ.; 1996. 207 p. In Russian
25. Cheremushkina VA. Biologiya lukov Evrazii [Biology of onions of Eurasia]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 2004. 276 p. In Russian
26. Bobrov AV, Melikjan AP, Romanov MS. Morfogenez plodov Magnoliophyta [Morphogenesis of fruits of Magnoliophytes]. Moscow: Librikon Publ.; 2009. 400 p. In Russian
27. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. 2. T. 2. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1899. 705 s. In German
28. Godin VN. Polovaya differentsiatsiya u rasteniy. Terminy i ponyatiya [Sex differentiation in plants. Terms and notions]. *Zhurnal obshchey biologii*. 2007;68(2):98-108. In Russian
29. Buchenau Fr. Alismataceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Engler A, Prantl K, editors. T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 227-232. In German
30. Ascherson P, Gürke M. Hydrocharitaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 238-258. In German
31. Magnus P. Najadaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 214-218. In German
32. Ascherson P. Potamogetonaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 194-214. In German
33. Engler A. Liliaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 5. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 10-91. In German
34. Ushimaru A, Itagaki T, Ishii HS. Floral correlations in an andromonoecious species, *Commelina communis* (Commelinaceae). *Plant Species Biology*. 2003;18(2-3):103-106. doi: [10.1111/j.1442-1984.2003.00092.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2003.00092.x)
35. Guitián JJ, Medrano MM, Oti JE. Variation in floral sex allocation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae). *Annals of Botany*. 2004;94(3):433-440. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mch163>
36. Pax F. Cyperaceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Engler A, Prantl K, editors. T. 2. Abt. 2. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 98-126. In German
37. Darwin C. The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray; 1877. 352 p.
38. Demyanova EI. Spektr polovykh tipov i form v lokal'nykh florah Urala (Predural'ya i Zaural'ya) [The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals)]. *Botanicheskii zhurnal – Botanical Journal*. 2011;96(10):1297-1315. In Russian
39. Jones B, Gliddon C. Reproductive biology and genetic structure in *Lloydia serotina*. *Plant Ecology*. 1999;141(1/2):151-161. doi: [10.1023/A:1009805401483](https://doi.org/10.1023/A:1009805401483)
40. Loesener O. Übersicht über die Arten der Gattung *Veratrum*. *Feddes Repertorium*. 1927;24(4-13):61-72. doi: [10.1002/fedr.19270240405](https://doi.org/10.1002/fedr.19270240405) In German
41. Rajakaruna N, Perez-Orozco NP, Perez-Orozco J, Harris TB. Ornithocoprophilous plants of Mount Desert Rock, a remote bird-nesting Island in the Gulf of Maine, U.S.A. *Rhodora*. 2009;111(948):417-447. doi: <http://dx.doi.org/10.3119/08-12.1>
42. Hackel E. Gramineae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Engler A, Prantl K, editors. T. 2. Abt. 2. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 1-97. In German
43. Cvelev NN. Zlaki SSSR [The cereals of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 788 p. In Russian
44. Nevskiy SA. *Hordeum* L. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Komarov VL, editor. Vol. 2. Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR; 1934. pp. 722-728. In Russian

45. Hackel E. Zur Biologie der *Poa annua* L. Oesterreichische botanische Zeitschrift. 1904;54(8):273-278. In German
46. Rozhevich RJu. *Setaria* P.V. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. In: Komarov VL, editor. Vol. 2. Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR; 1934. pp. 38-44. In Russian
47. Rozhevich RJu. *Spodiopogon* Trin. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. In: Komarov VL, editor. Vol. 2. Leningrad: izdatel'stvo AN SSSR; 1934. pp. 11-12. In Russian
48. Engler A. Araceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet*. Engler A, Prantl K, editors. T. 2. Abt. 3. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 102-153. In German
49. Engler A. Lemnaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 3. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 154-164. In German
50. Engler A. Sparganiaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 192-193. In German
51. Engler A. Typhaceae. In: *Ibid.* T. 2. Abt. 1. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1889. ss. 183-186. In German
52. Kirchner O. Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. In: *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*. Jahrg. 56. Stuttgart: Verlag von Ebner & Seubert.; 1900. ss. 347-384. In German
53. Moore LB. The New Zealand species of *Bulbinella* (Liliaceae). *New Zealand Journal of Botany*. 1964;2(4):286-304. doi: [10.1080/0028825X.1964.10443948](https://doi.org/10.1080/0028825X.1964.10443948)
54. Uno GE. Comparative reproductive biology of hermaphroditic and male-sterile *Iris douglassiana* Herb. (Iridaceae). *American Journal of Botany*. 1982;69(5):818-823. doi: [10.2307/2442973](https://doi.org/10.2307/2442973)
55. Eleuterius LN. Observations on the flowers of *Juncus roemerianus*. *Castanea*. 1974;39(1):101-108.
56. Huang SQ, Lu Y, Chen YZ, Delph LF. Parthenogenesis maintains male sterility in a gynodioecious orchid. *American Naturalist*. 2009;174(4):578-584. doi: [10.1086/605378](https://doi.org/10.1086/605378)
57. Kubota S, Ohara M. Discovery of male sterile plants and their contrasting occurrence between self-compatible and self-incompatible populations of the hermaphroditic perennial *Trillium camschatcense*. *Plant Species Biology*. 2009;24(3):169-178. doi: [10.1111/j.1442-1984.2009.00252.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2009.00252.x)
58. Buchenau Fr. Scheuchzeriaceae. In: *Engler A. Das Pflanzenreich: regni vegetabilis conspectus*. H. 16. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1903. ss. 1-20. In German
59. Berry PE, Calvo RN. Pollinator limitation and position dependent fruit set in the high Andean orchid *Myrosmodon cochleare* (Orchidaceae). *Plant systematics and evolution*. 1991;174(1-2):93-101. doi: [10.1007/BF00937697](https://doi.org/10.1007/BF00937697)
60. Sheremetyev SN. O prisposobitel'nom znachenii polovogo dimorfizma cvetkovykh rasteniy [On the adaptive significance of sexual dimorphism in flowering plants]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1983;68(5):561-571. In Russian
61. Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. *Advances in Genetics*. 1958;9(2):217-281.
62. Sidorskiy AG, Pravdin VV, Deev SV. Kharakteristika flory Evropeyskoy chasti SSSR v svyazi s polom i zhiznennoy formoy rasteniy [Characteristic flora of the European part of the USSR in connection with sex and life forms of plants]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1984;69(8):1011-1018. In Russian
63. Daumann E. Tier-, Wind- und Wassrblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend. *Preslia*. 1972;44(1):28-36. In German
64. Pettitt JM, Jermy AC. Pollen in hydrophilous angiosperms. *Micron*. 1975;5(4):377-405. doi: [10.1016/0047-7206\(74\)90023-5](https://doi.org/10.1016/0047-7206(74)90023-5)
65. Lewis D. Sexual incompatibility in plants. London: Edward Arnold Press; 1979. 59 p.

66. Kamelin RV. Florogeneticheskiy analiz estestvennoy flory gornoy Sredney Azii [Florogenetical analysis of the natural flora of the mountainous Central Asia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1973. 356 p. In Russian
67. Sakai AK, Weller SG. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. In: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Springer; 1999. pp. 1-31.
68. Hildebrand F. Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse bei den Gramineen. Berlin: Kgl. Akademie der Wissenschaften; 1873. ss. 337-364. In German
69. Ponomarev AN. Cvetenie i opylenie zlakov [Flowering and pollination of crops]. *Uchenye Zapiski Permskogo Universiteta*. 1964;114:115-179 In Russian.
70. Connor HE. Breeding systems in the grasses: a survey. *New Zealand Journal of Botany*. 1979;74(4):547-574. doi: [10.1080/0028825X.1979.10432571](https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432571)
71. Peruzzi L. Male flowers in Liliaceae are more frequent than previously thought. *Boccone*. 2012;24:301-304.
72. Peruzzi L, Mancuso E, Gargano D. Males are cheaper, or the extreme consequence of size/age-dependent sex allocation: sexist gender diphasy in *Fritillaria montana* (Liliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2012;168(3):323-333. doi: [10.1111/j.1095-8339.2011.01204.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01204.x)
73. Renner SS, Ricklefs RE. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*. 1995;82(5):596-606. doi: [10.2307/2445418](https://doi.org/10.2307/2445418).
74. Bawa KS, Perry DR, Beach JH. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany*. 1985;72(3):331-345. doi: [10.2307/2443526](https://doi.org/10.2307/2443526)
75. Schlessman MA, Vary LB, Munzinger J, Lowry II PP. Incidence, correlates, and origins of dioecy in the island flora of New Caledonia. *International Journal of the Plant Sciences*. 2014;175(3):271-286. doi: [10.1086/674452](https://doi.org/10.1086/674452)
76. Gross CL. A comparison of the sexual systems in the trees from the Australian tropics with other tropical biomes – More monoecy but why? *American Journal of Botany*. 2005;92(6):907-919. doi: [10.3732/ajb.92.6.907](https://doi.org/10.3732/ajb.92.6.907)
77. Vary LB, Gillen DL, Randrianjanahary M, Lowry II PP, Sakai AK, Weller SG. Dioecy, monoecy, and their ecological correlates in the littoral forest of Madagascar. *Biotropica*. 2011;43(5):582-590. doi: [10.1111/j.1744-7429.2010.00742.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00742.x)
78. Vamossi JC, Otto SP, Barrett SCH. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology*. 2003;16(5):1006-1018. doi: [10.1046/j.1420-9101.2003.00559.x](https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00559.x)

Received 15 July 2014;

Revised 12 March 2015;

Accepted 23 April 2015

Godin Vladimir N, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 88 Vernadskogo Pr., Moscow 119571, Russian Federation.
E-mail: godinvn@yandex.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК 595.799

doi: 10.17223/19988591/30/5

А.В. Мурылёв

Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет,
г. Пермь, Россия

Определение зимостойкости пчел *Apis mellifera* L., 1758 по активности каталазы в условиях Камского Предуралья

На территории Камского Предуралья исторически расселились медоносные пчелы *Apis mellifera mellifera* L., 1758. В настоящее время происходит интродукция еще одной породы – *Apis mellifera carnica* var *ukrainica carpatica*. Для определения зимостойкости медоносных пчел использованы параметры динамики наполнения ректума и активности каталазы ректальных желез. Установлено, что на начало зимовки масса ректума у исследуемых пород существенно не отличается: у *A. m. mellifera* составляет $16,13 \pm 1,77$ мг, у *A. m. carpatica* – $17,60 \pm 0,88$ мг. С января отмечены статистически значимые отличия массы ректума: у *A. m. mellifera* – $24,08 \pm 1,13$ мг, у *A. m. carpatica* – $29,17 \pm 2,36$ мг. Максимальные значения отмечены в марте: у *A. m. mellifera* – $34,6 \pm 1,62$ мг, у *A. m. carpatica* – $44,5 \pm 1,42$ мг. Активность каталазы в зимний период у пчел в условиях Камского Предуралья имеет определенную динамику: снижение и стабилизация параметров от начала зимовки к середине и повышение к концу периода. Самая высокая активность каталазы у *A. m. mellifera* отмечена в апреле – $13,64 \pm 0,7$ мкмоль/мин/мг, у *A. m. carpatica* – в марте – $11,42 \pm 0,5$ мкмоль/мин/мг. Активизация *A. m. carpatica* происходит раньше, что приводит к увеличению темпов наполнения ректума, а недостаточная секреция каталазы ведет к развитию гнилостных процессов.

Ключевые слова: медоносные пчелы; *Apis mellifera* L.; каталаза; ректум.

Введение

В Камском Предуралье сложился самый северный ареал естественного распространения медоносных пчел среднерусской породы *Apis mellifera mellifera* L., 1758. Пчелы, обитающие в условиях Камского Предуралья, особенно на его севере, приобрели целый набор защитных механизмов, способствующих выживанию в условиях продолжительной зимы (до 7 месяцев) и не всегда теплого, довольно короткого лета. Они отличаются высокой продуктивностью, толерантностью к низким температурам, экономным расходом корма в зимний промежуток времени, однако достаточно ройливы и агрессивны при осмотре [1–4].

Некоторые пчеловоды-любители, ориентируясь на ряд положительных

характеристик (миролюбие, более длинный хоботок [5]), завозят на территорию Камского Предуралья еще одну породу пчел – *Apis mellifera carnica* var *ukrainica carpatica* (далее *Apis m. carpatica*) [6]. Карпатская порода пчел сформировалась в условиях южного ареала. Известно, что не все организмы способны успешно приспособиться к новым природно-климатическим условиям [7], поэтому проведение сравнительного анализа физиологических особенностей пчел разных пород на территории Камского Предуралья актуально для развития пчеловодства.

Выживание вида *Apis mellifera* L. в условиях длительного зимнего периода связано в значительной мере с социальной организацией пчелиной семьи. Она позволяет пчелам коллективными усилиями противостоять неблагоприятному воздействию климатических факторов (активная регуляция внутригнездового микроклимата, сбор корма на зиму и т.д.) [8, 9]. Вместе с тем жизнеспособность пчелиной семьи во многом зависит от адаптивных возможностей ее членов [10]. Большое значение имеют адаптации пчел к периоду зимовки, который сопровождается существенной перестройкой образа жизни семьи и физиологическими изменениями организма пчел.

Зимостойкими пчелами считаются те, которые в зимний период потребляют незначительное количество корма, устойчивы к различным заболеваниям, а в весенний период отличаются быстрым развитием и увеличением силы семьи. Как правило, зимостойкость пчелиных семей определяется после зимовки по количеству подмора, чистоте гнезд и состоянию семьи. Существуют и косвенные показатели, по которым еще осенью можно оценить зимостойкость пчел. К ним относятся физиологические и биохимические параметры насекомого. Известны способы определения зимостойкости пчел по изменению количества воды в организме [11–13] и температуры максимального переохлаждения [14–17], динамике наполнения заднего отдела кишечника [18–19], накоплению в теле запасных веществ: жира [20–21], белка [22].

Особого внимания заслуживает способ определения зимостойкости пчел по активности каталазы ректальных желез. В течение зимнего периода, для поддержания благоприятного микроклимата внутри улья, медоносные пчелы находятся в относительно активном состоянии. Соответственно, они потребляют запасы меда, а кишечник наполняется непереваженными остатками пищи. Не имея возможности произвести облет в зимний период, пчелы не могут освободить кишечник от экскрементов [18, 23]. Для предотвращения гниения каловых масс у пчел появился специальный физиологический механизм – секретирование каталазы ректальными железами. Роль каталазы заключается в противостоянии гнилостным процессам в прямой кишке [24–26]. Для определения активности каталазы у пчел М.В. Жеребкин использовал газометрический метод [25], который многие ученые применяют и в настоящее время [27]. Однако сегодня известны более удобные и точные

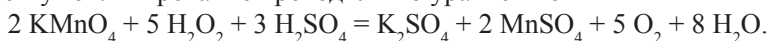
методы определения данного показателя: спектрофотометрический [28], перманганатометрический [29].

Целью настоящего исследования стало определение зимостойкости медоносных пчел среднерусской и карпатской пород по динамике наполнения заднего отдела кишечника (ректума) и активности каталазы ректальных желез в условиях Камского Предуралья.

Материалы и методики исследования

Исследование выполнено в 2011–2014 гг. на пчелах осенней генерации, зимовка которых проходила в ульях под снегом. Для изучения активности каталазы использовали пробы среднерусских пчел из племенного хозяйства «Нижнесыповское», расположенного в Уинском районе Пермского края, и пробы карпатских пчел с экспериментальной пасеки со сходными природно-климатическими условиями и растительными ресурсами, расположенной в Кунгурском районе. Породная принадлежность пчел определялась по микрометрическим исследованиям морфометрических параметров [30] с использованием методики компьютерных замеров по указанным координатам [31].

Определение каталазной активности в кишечнике пчел проводили по титриметрическому методу А.Н. Баха и А.И. Опарина [32]. Ежемесячно отдельно по каждой из исследуемых пород готовили вытяжки из 20 извлеченных ректумов. Титрование проводили по уравнению



Активность каталазы выражали в мкмоль пероксида водорода, распавшегося под действием фермента в расчете на 1 г исследуемого материала (или 1 мг вытяжки из него) за 1 мин.

Динамику каловой нагрузки определяли в 2013–2014 гг. по массе заднего отдела кишечника, путем его взвешивания на торсионных весах ВТ-1000 (Россия) [30]. По каждой исследуемой породе ежемесячно учитывали 40 образцов пчел.

Статистические анализы стандартных вариационных рядов и построение графика выполнены при помощи пакетов «Microsoft Excel 2007», StatSoft STATISTICA 5.1.

Результаты исследования и обсуждение

Устойчивость пчел к продолжительному периоду покоя характеризуется биохимическими изменениями в организме, служащими для консервирования каловых масс в ректуме. К подобным изменениям следует отнести активность каталазы. Изучение активности каталазы в кишечнике пчел показало ее изменение на протяжении зимнего периода. Нужно отметить, что все пчелы в семье в период покоя одного биологического возраста и физио-

логического состояния. На активность каталазы расположение пчел в клубе не влияет.

Зимостойкость медоносных пчел в течение зимнего периода заключается в динамике активности каталазы: в снижении параметров от начала зимовки к середине и дальнейшем повышении к концу периода покоя. Однако динамика данного показателя имеет отличия у исследуемых пород (таблица).

**Активность каталазы ректальных желез
у медоносных пчел в период зимовки, мкмоль/мин/мг
[Catalase activity of rectal glands (mcmol/min/mg) in honey bees during winter]**

Месяц [Month]	<i>Apis mellifera mellifera</i> L.						<i>Apis mellifera carnica</i> var <i>ukrainica carpatica</i>			
	2011/12		2012/13		2013/14		2012/13		2013/14	
	M±m	V, %	M±m	V, %	M±m	V, %	M±m	V, %	M±m	V, %
Октябрь [October]	—	—	—	—	9,64±0,3	1,23	—	—	12,22±0,2	3,58
Ноябрь [November]	7,31±1,2	3,48	9,53±0,9	2,35	8,92±0,1	0,39	12,68±0,6	2,16	10,94±0,1	1,52
Декабрь [December]	6,86±0,8	1,62	8,27±0,6	1,64	8,04±0,3	2,52	9,14±0,4	1,67	8,85±0,5	3,80
Январь [January]	5,84±1,8	2,54	4,48±0,3	2,07	5,12±0,4	2,14	5,26±1,5	4,23	5,76±0,2	5,65
Февраль [February]	4,48±1,5	3,06	6,21±0,6	3,12	5,85±0,4	3,84	8,46±0,9	4,71	9,84±0,8	4,05
Март [March]	8,24±2,6	3,28	9,41±1,2	2,06	10,62±0,6	1,44	9,25±1,8	5,46	11,42±0,5	8,34
Апрель [April]	—	—	—	—	13,64±0,7	5,08	—	—	6,38±0,9	5,29

Примечание. Данные за месяц для каждой породы пчел представлены по 20 извлеченным ректумам; M±m – средняя арифметическая ± ошибка средней; V, % – коэффициент вариации; «—» – данные не определялись.

[Note. Monthly data for each breed of bees are presented by 20 extracted rectums; M±m - mean value ± error of mean; V, % - coefficient of variation; — data have not been determined].

Проанализируем представленные наиболее полно данные за период зимовки 2013/14 гг. Высокая активность каталазы регистрируется в начале периода покоя и составляет у среднерусских пчел 9,64±0,3 мкмоль/мин/мг, у карпатских пчел – в 1,2 раза больше ($p < 0,01$) – 12,22±0,2 мкмоль/мин/мг (таблица). К январю активность каталазы снижается у среднерусских пчел в 1,9 раза и остается стабильной два месяца – январь и февраль, у карпатских пчел она снижается в 2,1 раза, а в феврале снова увеличивается. В январе разница между значениями исследуемого параметра у среднерусских и карпатских пчел незначительна ($p \geq 0,01$). К концу периода покоя активность фермента увеличивается у среднерусских пчел в 2,7 раза, у карпатских пчел – в 1,9 раза. Самая высокая активность каталазы у среднерусских пчел отмечена в апреле (13,64±0,7 мкмоль/мин/мг), у карпатских – в марте (11,42±0,5 мкмоль/мин/мг) ($p \leq 0,01$). В апреле у карпатских пчел активность каталазы значительно снижается, что свидетельствует о более раннем

окончании периода покоя. Данная особенность подтверждает сведения об активизации пчел в семье перед началом выращивания пчелиного расплода. Активизация карпатских пчел происходит раньше, что часто приводит к переполнению ректума и экскреции в улье. Среднерусские пчелы способны дольше находиться в состоянии диапаузы, вырабатывать каталазу в нужных количествах и эффективно ее использовать в процессе зимовки. Активность каталазы пчел карпатской породы имеет отличия от пчел среднерусской породы в связи с разным физиологическим состоянием пчелиных семей, имеющим различную генетическую природу.

Активность каталазы за периоды зимовки предыдущих лет (2011–2013 гг.) имеет определенные отличия. У среднерусских пчел снижение активности каталазы к середине зимовки 2011/12 гг. происходит медленней; в марте активность ниже, чем в аналогичные периоды 2013–2014 гг. В 2012–2013 гг. у среднерусских пчел активность каталазы в конце зимовки начинает увеличиваться раньше – в феврале; у карпатских пчел показатель значительно выше в начале зимовки, чем в аналогичные периоды 2013–2014 гг. Однако для всех изученных периодов зимовки характерна схожая динамика активности каталазы.

Сравнивая полученные результаты с данными других авторов, изучавших активность каталазы у пчел в регионах, расположенных рядом с Камским Предуральем, можно отметить сходства и отличия значений изучаемого параметра. В работе А.З. Брандорф и М.М. Ивойловой [33] показано, что у среднерусских пчел Кировской области активность каталазы увеличилась от осени (сентябрь) к весне (март) в 2,7 раза. По нашим данным, активность каталазы увеличилась с октября по апрель в 1,4 раза. Авторы не указывают на снижение активности каталазы в первую половину зимовки, а затем ее увеличение. По данным Ф.Г. Юмагужина и А.Б. Сафаргалина [34], у среднерусских пчел (бурзянских бортевых) Республики Башкортостан высокая активность каталазы отмечена в ноябре (7,12 мкмоль/мин/мг), в январе она снижается (3,2 мкмоль/мин/мг), а к февралю увеличивается в 2 раза (7,2 мкмоль/мин/мг). Схожие результаты получены в наших исследованиях, однако минимальные значения активности фермента у бурзянских бортевых пчел отмечены в марте (1,6 мкмоль/мин/мг), что свидетельствует о смене перезимовавших пчел молодыми пчелами весенней генерации. В это время среднерусские пчелы в Камском Предуралье все еще находятся в состоянии репродуктивной диапаузы, а активность каталазы у них сохраняется на высоком уровне до апреля (13,64 мкмоль/мин/мг). Близкие значения отмечены между динамикой активности каталазы у помесных пчел в Республике Башкортостан и карпатских пчел в Камском Предуралье. В ноябре отмечена высокая активность каталазы (у помесных – 13,4 мкмоль/мин/мг, у карпатских – 10,94 мкмоль/мин/мг). К январю она снижается (у помесных – 5,68 мкмоль/мин/мг, у карпатских – 5,26 мкмоль/мин/мг), а затем увеличивается. В конце зимовки снижение активности каталазы у помесных пчел в

республике Башкортостан происходит в марте (2,7 мкмоль/мин/мг), а у карпатских пчел в Камском Предуралье – в апреле (6,38 мкмоль/мин/мг). Таким образом, ферментативная активность каталазы ректальных желез зависит от продолжительности безоблетного периода и изменяется по регионам.

Изучение динамики наполнения ректума за 2013/14 г. показывает, что на начало зимовки масса задней кишки у исследуемых пород существенно не отличается: у среднерусской составляет (16,13±1,77 мг), у карпатской – (17,60±0,88 мг) ($t = 2,1$; $p > 0,05$) (рис. 1). С января отмечены статистически значимые отличия в данных значениях: у среднерусской породы – (24,08±1,13 мг), у карпатской – (29,17±2,36 мг) ($t = 3,8$; $p < 0,01$), которые в марте достигают своих максимумов: у среднерусской породы – (34,6±1,62 мг), у карпатской – (44,5±1,42 мг) ($t = 4,6$; $p < 0,001$). С началом весеннего облета каловая нагрузка идет на убыль. Нужно отметить, что масса ректума по средним показателям у карпатских пчел на протяжении зимнего периода больше на 1–10 мг, чем масса ректума среднерусских пчел. Значительное наполнение ректума у карпатских пчел свидетельствует об их большей активности в зимний период по сравнению со среднерусскими.

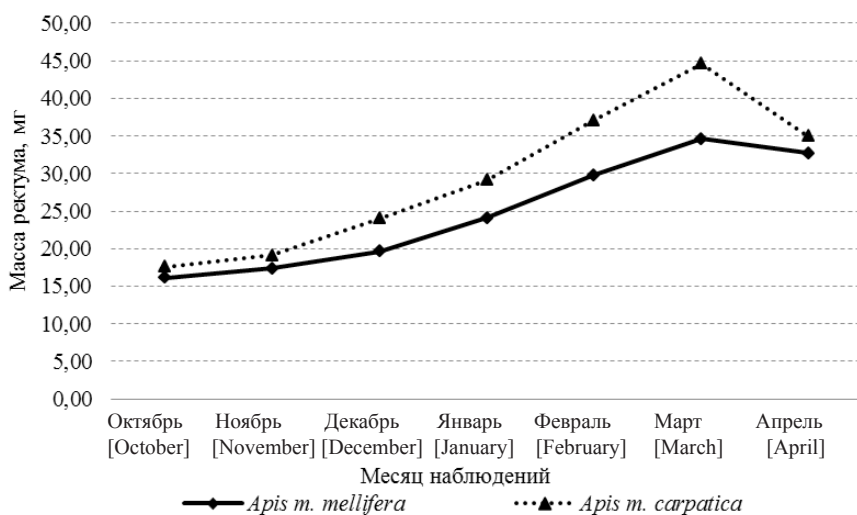


Рис. 1. Масса ректума пчел в период зимовки 2013/14 г.

[Fig. 1. Rectum weight of bees during the winter of 2013/14.

On abscissa axis - Month of observing; on ordinate axis - Rectum weight, mg]

По динамике наполнения ректума пчел (рис. 1) можно проследить процесс накопления непереваренных остатков корма в кишечнике; вместе с тем из представленной таблицы видно, что активность каталазы ректальных желез уменьшилась к середине зимовки и увеличилась к концу безоблетного периода. Каловые массы в кишечнике пчелы представляют собой пита-

тельную среду для молочнокислых бактерий, которые в процессе разложения сахара образуют перекись водорода. Следовательно, активность фермента в значительной степени зависит от темпов наполнения ректума. К такому же выводу в своей работе пришли А.З. Брандорф и М.М. Ивойлова [35], которые отмечают, что чем больше каловая нагрузка на ректум, тем больше выделяется каталазы. Во второй половине зимовки данный факт подтверждается положительными коэффициентами корреляции между исследуемыми показателями: у среднерусских пчел $r = 0,8$, $p \leq 0,01$; у карпатских пчел $r = 0,9$, $p \leq 0,01$. Однако в первую половину зимовки у исследуемых пород коэффициент корреляции отрицательный ($r = -1$, $p \leq 0,01$). Вероятно, это свидетельствует о наличии уровня допустимого количества перекиси водорода в организме, при достижении которого начинает активно секретироваться каталаза.

Таким образом, проведя сравнительный анализ активности каталазы и динамики наполнения ректума у исследуемых пород пчел, можно сделать вывод, что большей зимостойкостью в условиях Камского Предуралья обладают среднерусские пчелы. В конце периода зимовки карпатские пчелы активизируются раньше, что приводит к увеличению темпов наполнения ректума, а недостаточная секреция каталазы ведет к развитию гнилостных процессов. В результате при длительной зимовке у карпатских пчел может произойти экскреция в улье до начала весеннего облета, что негативно отразится на общем состоянии пчелосемьи.

Заключение

В течение зимнего периода темпы наполнения ректума у карпатских пчел выше, чем у среднерусских. Максимальная нагрузка отмечена в марте: у среднерусских – $34,6 \pm 1,62$ мг, у карпатских – $44,5 \pm 1,42$ мг. Активность каталазы в зимний период у пчел в условиях Камского Предуралья имеет определенную динамику: снижение параметров от начала зимовки к середине и повышение к концу периода покоя. В зимний период у карпатских пчел активность каталазы начинает увеличиваться с февраля, а у среднерусских пчел – с марта. В апреле у карпатских пчел активность каталазы значительно снижается, что свидетельствует о более раннем окончании периода покоя. Во вторую половину зимовки между динамикой наполнения ректума и активностью каталазы отмечена положительная взаимосвязь: чем больше в кишечнике каловых масс, тем выше секреция каталазы для нейтрализации образующейся перекиси водорода.

Литература

1. Петухов А.В., Шураков А.И., Еськов Е.К. Морфологическая характеристика среднерусских пчел верхнекамской популяции // Пчеловодство. 1996. № 5. С. 8–10.
2. Murylev A.V., Petukhov A.V., Lipatov V.Yu. Adaptations of honeybees *Apis mellifera mellifera* L. and *Apis mellifera carpatica* to low winter temperatures // Russian journal of Ecology. 2012. Vol. 43, is. 5. P. 409–411.

3. Мурылев А.В., Петухов А.В. Специфические адаптации местных и интродуцированных медоносных пчел в условиях Камского Предуралья. Пермь : ПГГПУ, 2013. 79 с.
4. Murylev A.V., Petukhov A.V. Habitat of a Prikamsky Honeybee Population // Achievements in the Life Sciences. 2014. Vol. 8, is. 1. P. 75–77.
5. Гайдар В.А., Пилипенко В.П. Карпатские пчелы. Ужгород : Карпаты, 1989. 320 с.
6. Гайдар В., Керек С., Кейль Э., Пани В., Мерцин И. Структура породы *Apis mellifera carnica* var *ukrainica carpatica* и ее основные отличия от *Apis mellifera carnica* // Внедрение инновационных технологий в пчеловодстве: Труды Международной научно-практической конференции (28–30 августа 2012 г). Астана : Восточно-Казахстанский НИИСХ, 2012. С. 104–110.
7. Sheppard W.S., Meixner M.D. *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia // Apidologie. 2003. Vol. 34, is. 4. P. 367–375.
8. Аветисян Г.А., Черевко Ю.А. Пчеловодство. М. : Академия, 2001. 320 с.
9. Кривоцов Н.И., Лебедев В.И. Получение и использование продуктов пчеловодства. М. : Нива России, 1993. 285 с.
10. Еськов Е.К. Экология медоносной пчелы. Рязань : Русское слово, 1995. 392 с.
11. Мартынов А.Г., Харитонов И.П. Свободная и связанная вода в теле пчел // Пчеловодство. 2002. № 6. С. 1–9.
12. Лебедев В.И., Биляш Н.Г. Биология пчелы медоносной и пчелиной семьи. М. : Колос, 2006. 255 с.
13. Морева Л.Я., Козуб М.А. Изменения содержания воды и жира в теле пчелы в период зимовки // Пчеловодство. 2011. № 1. С. 16–17.
14. Qin Y., Yang J. A new simple method to test insect supercooling point // Entomologie Knowledge. 2000. Vol. 37. P. 236–238.
15. Еськов Е.К. Индивидуальные и социальные адаптации медоносной пчелы к зимовке // Успехи современной биологии. 2003. № 4. С. 383–390.
16. Мурылев А.В., Петухов А.В. Точка кристаллизации тканей разных отделов тела медоносных пчел *Apis mellifera mellifera* L. и *A. mellifera carnica* в условиях Пермского края // Вестник Оренбургского государственного университета. 2012. № 142. С. 145–149.
17. Li Y., Wang S., Qin Y. Supercooling Points of *Apis mellifera ligustica* when Performing Different Age-Related Tasks // Journal of Apicultural Science. 2012. Vol. 56, is. 1. P. 107–114.
18. Лебедев В.И., Биляш Н.Г. Биология медоносной пчелы. М. : Агропромиздат, 1991. 239 с.
19. Мурылёв А.В., Петухов А.В. Динамика наполнения ректума пчел и продолжительность зимовки // Пчеловодство. 2011. № 4. С. 16–17.
20. Жеребкин М.В. Физиологические показатели зимостойкости пчел // Апиакта. 1974. № 2. С. 65–68.
21. Туктаров В.Р., Ишимеева З.Б. Морфометрические и гистохимические показатели изолированных клеток жирового тела медоносных пчел в разные периоды их жизнедеятельности // Морфология. 2008. Т. 133, № 2. С. 136.
22. Акопян Н.М., Павленко О.П., Асратян С.Г. Содержание белка в гемолимфе и общего азота в теле зимующих пчел // Пчеловодство. 1978. № 4. С. 7.
23. Szymas B., Langowska A., Kazimierzczak-Baryczko M. Histological structure of the Midgut of honey bees (*Apis mellifera* L.) Fed Pollen Substitutes Fortified with Probiotics // Journal of Apicultural Science. 2012. Vol. 56. P. 5–12.
24. Снодграсс Р.Э. Анатомия медоносной пчелы // Пчела и улей. 1969. С. 149–199.
25. Жеребкин М.В. Зимовка пчел. М. : Колос, 1979. 151 с.
26. Carminda da Cruz-Landim, Vagner Cavalcante. Ultrastructural and Cytochemical Aspects of Metamorphosis in the Midgut of *Apis mellifera* L. (*Hymenoptera: Apidae: Apinae*) // Zoological Science. 2003. Vol. 20, is. 9. P. 1099–1107.

27. Ivoilova M., Brandorf A., Xingan Li. A gasometric method to determine catalase activity in the intestinal tissue of local honeybee (*Apis mellifera* L.) species in Russian Far East // Apiculture of China. 2011. Vol. 5. P. 4–6.
28. Фрунзе О.Н., Петухов А.В., Максимов А.Ю. Активность каталазы у пчел летней и осенней генераций // Пчеловодство. 2009. № 2. С. 23.
29. Юмагузин Ф.Г. Биоморфологическая и популяционная адаптация бурзянской бортовой пчелы : дис. ... д-ра биол. наук. Саранск : Мордовский государственный университет, 2014. 300 с.
30. Методы проведения научно-исследовательских работ в пчеловодстве / отв. ред. Я.Л. Шагун. Рыбное : НИИП, 2006. 154 с.
31. Ломаев Г.В., Степанов В.А., Хан Н. Экспресс-методика определения породности пчел по экстерьерным признакам // Интермед-2002 : материалы 3-й Международной научно-практической конференции (5 сентября 2002 г.). М. : МСХ РФ, 2002. С. 128–129.
32. Ляшевская Н.В. Биохимия и молекулярная биология: учебно-методический комплекс. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2009. С. 37–38.
33. Брандорф А.З., Ивойлова М.М. Активность каталазы ректальных желёз // Пчеловодство. 2011. № 8. С. 18–19.
34. Юмагузин Ф.Г., Сафаргалин А.Б. Сезонные изменения активности каталазы ректальных желёз // Пчеловодство. 2013. № 8. С. 18–19.
35. Брандорф А.З., Ивойлова М.М. Оценка зимостойкости пчелиных семей при подкормке сахарным сиропом // Пчеловодство. 2011. № 10. С. 15–17.

Мурылёв Александр Виталиевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологии членистоногих Пермского государственного гуманитарно-педагогического университета (г. Пермь, Россия).

E-mail: mavrus@list.ru

Поступила в редакцию 15.02.2015 г.; повторно 06.04.2015 г.; принята 23.04.2015 г.

Murylyov AV. Determination of *Apis mellifera* L., 1758 winter resistance according to catalase activity in the Kama Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):70-81. doi: 10.17223/19988591/30/5 In Russian, English summary

Aleksandr V. Murylyov

Perm State Humanitarian Pedagogical University, Perm, Russian Federation

Determination of *Apis mellifera* L., 1758 winter resistance according to catalase activity in the Kama Urals

Melliferous bees *Apis mellifera mellifera* L., 1758 historically settled down on the territory of the Kama Ural region. Under conditions of this region they have acquired a whole set of adaptation characteristics contributing to the survival during lasting winter (up to 7 months). At present, certain beekeepers are bringing another subtype of melliferous bees to the Kama Ural region - *Apis mellifera carnica* var *ukrainica carpatica* (next *A. m. carpatica*). They have a number of positive characteristics: peacefulness and a longer proboscis. However, not all organisms are able to adapt to new environmental conditions. One of protective mechanisms in the winter period is the process of excretion of the catalase enzyme by rectal glands. Its role is to prevent septic processes in the rectum which is extremely important as bees do not leave a beehive in the winter period and undigested remains are accumulated in their intestines.

In 2011-2014 we carried out a research on the bees of autumn generation. Some samples of local *A. m. mellifera* and imported *A. m. carpatica* bees. We defined the

dynamics of fecal load according to the weight of a rectum and determined catalase activity in intestines of bees by titrimetric method.

We discovered that at the beginning of the winter period the weight of a rectum of the subtypes under research did not significantly differ: *A. m. mellifera* has 16.13 ± 1.77 mg, *A. m. carpatica* has 17.60 ± 0.88 mg. Since January we have marked authentic differences in mass: *A. m. mellifera* - 24.08 ± 1.13 mg, *A. m. carpatica* - 29.17 ± 2.36 mg. The maximum values were marked in March: *A. m. mellifera* - 34.6 ± 1.62 mg, *A. m. carpatica* - 44.5 ± 1.42 mg. Considerable filling of *A. m. carpatica* rectum indicates a greater activity during the winter period. The activity of catalase in the winter period in the Kama Urals has a certain dynamics: reduction in the parameters from the beginning of the winter period to the middle and an increase by the end of catalase. A high activity of catalase is marked at the beginning of the period of rest and makes up: *A. m. mellifera* - 9.64 ± 0.3 mcmol/min/mg, *A. m. carpatica* 1.2 times more - 12.22 ± 0.2 mcmol/min/mg. By January the activity of catalase decreases: *A. m. mellifera* - 1.9 times and stays stable for two months - January and February, *A. m. carpatica* - 2.1 times but in February it increases again. The highest activity of catalase is marked at *A. m. mellifera* in April - 13.64 ± 0.7 mcmol/min/mg, *A. m. carpatica* in March - 11.42 ± 0.5 mcmol/min/mg. The present characteristic confirms the data on activation of bees in a family before growing bee brood. Activation of *A. m. carpatica* takes place earlier which results in an increase in the rate of the rectum filling while insufficient secretion of catalase leads to development of septic processes. As a result, during lasting winter period *A. m. carpatica* may have excretion in a beehive before a spring overflight. *A. m. mellifera* stay in a state of rest longer, produce catalase in necessary amount and use it effectively during the winter period.

The article contains 1 Figure, 1 Table, 35 References.

Key words: melliferous bees; *Apis mellifera* L.; catalase; weight of a rectum.

References

1. Petukhov AV, Shurakov AI, Eskov EK. Morfologicheskaya kharakteristika srednerusskikh pchel verkhnekamskoy populyatsii [Morphological characteristics of the Central Russia's bees of Verkhnekamskaya population]. *Pchelovodstvo*. 1996;5:8-10. In Russian
2. Murylev AV, Petukhov AV, Lipatov VYu. Adaptations of honeybees *Apis mellifera mellifera* L. and *Apis mellifera carpatica* to low winter temperatures. *Russian journal of Ecology*. 2012;43(5):409-411. doi: [10.1134/S1067413612050104](https://doi.org/10.1134/S1067413612050104)
3. Murylev AV, Petukhov AV. Spetsificheskie adaptatsii mestnykh i introdutsirovannykh medonosnykh pchel v usloviyakh Kamskogo Predural'ya [Specific adaptation of local and introduced honey bees in the Kama Urals]. Perm: PGGPU Publ.; 2013. 79 p. In Russian
4. Murylev AV, Petukhov AV. Habitat of a Prikamsky Honeybee Population. *Achievements in the Life Sciences*. 2014;8(1):75-77. doi: [10.1016/j.als.2014.06.007](https://doi.org/10.1016/j.als.2014.06.007)
5. Gaidar VA, Pilipenko VP. Karpatskie pchely [Carpathian bees]. Uzhgorod: Carpathians Publ.; 1989. 320 p. In Russian
6. Gaidar V, Kerek S, Keil E, Papp B, Mertsin I. Struktura porody *Apis mellifera carnica* var *ukrainica carpatica* i ee osnovnye otlichiya ot *Apis mellifera carnica* [The structure of *Apis mellifera carnica* var *ukrainica carpatica* and its main difference from *Apis mellifera carnica*]. In: *Vnedrenie innovatsionnykh tekhnologiy v pchelovodstve: Trudy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Introduction to innovative technologies in beekeeping. Proc. of the Int. Sci. and Practical Conf. (28-30 August 2012)]. Astana: East-Kazakhstan Agricultural Research Institute Publ.; 2012. pp. 104-110. In Russian

7. Sheppard WS, Meixner MD. *Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia. *Apidologie*. 2003;34(4):367-375. doi: [10.1051/apido:2003037](https://doi.org/10.1051/apido:2003037)
8. Avetisyan GA, Cherevko Ya. Pchelovodstvo [Beekeeping]. Moscow: Academy Publ.; 2001. 320 p. In Russian
9. Krivtsov NI, Lebedev VY. Poluchenie i ispol'zovanie produktov pchelovodstva [Preparation and use of bee products]. Moscow: Russian Niva Publ.; 1993. 285 p. In Russian
10. Eskov EK. Ekologiya medonosnoi pchely [Honeybee ecology]. Ryazan': Russian Word Publ.; 1995. 392 p. In Russian
11. Martynov AG, Kharitonov IP. Svobodnaya i svyazannaya voda v tele pchel [Free and bound water in the body of bees]. *Pchelovodstvo*. 2002;6:1-9. In Russian
12. Lebedev VI, Bilash NG. Biologiya pchely medonosnoi i pchelinoi sem'i [Biology of honeybee and bee colony]. Moscow: Kolos Publ.; 2006. 255 p. In Russian
13. Moreva LY, Kozub MA. Izmeneniya soderzhaniya vody i zhira v tele pchely v period zimovki [Changes in the content of water and fat in the body of bees during the winter]. *Pchelovodstvo*. 2011;1:16-17. In Russian
14. Qin Y, Yang J. A new simple method to test insect supercooling point. *Entomologie Knowledge*. 2000;37:236-238.
15. Eskov EK. Individual'nye i sotsial'nye adaptatsii medonosnoi pchely k zimovke [Individual and social adaptation of the honey bee to winter]. *Successes of Modern Biology*. 2003;4:383-390. In Russian
16. Murylev AV, Petukhov AV. Tochka kristallizatsii tkanei raznykh otделov tela medonosnykh pchel *Apis mellifera mellifera* L. i *A. mellifera carnica* v usloviyakh Permskogo kraia. *Vestnik of OSU*. 2012;142:145-149. In Russian
17. Li Y, Wang S, Qin Y. Supercooling points of *Apis mellifera ligustica* when performing different age-related tasks. *Journal of Apicultural Science*. 2012;56(1):107-114. doi: [10.2478/v10289-012-0012-z](https://doi.org/10.2478/v10289-012-0012-z)
18. Lebedev VI, Bilash NG. Biologiya medonosnoy pchely [Biology of the honey bee]. Moscow: Argopromizdat Publ.; 1991. 239 p. In Russian
19. Murylev AV, Petukhov AV. Dinamika napolneniya rektuma pchel i prodolzhitel'nost' zimovki [Dynamics of bee rectum filling and wintering duration]. *Pchelovodstvo*. 2011;4:16-17. In Russian
20. Zharebkin MV. Fiziologicheskie pokazateli zimostoikosti pchel [Physiological indicators of bee winter resistance]. *Apiakta*. 1974;2:65-68. In Russian
21. Tuktarov VR, Ishmeyerova ZB. Morphometric and histochemical indicators of isolated cells of honeybee fat body at different periods of life. *Morfologiya*. 2008;133(2):136. In Russian
22. Akopyan NM, Pavlenko OP, Asratyan SG. Soderzhanie belka v gemolimfe i obshchego azota v tele zimuyushchikh pchel [The content of protein in the hemolymph and total nitrogen in the body of wintering bees]. *Pchelovodstvo*. 1978;4:7. In Russian
23. Szymas B, Langowska A, Kazimierzczak-Baryczko M. Histological structure of the Midgut of honey bees (*Apis mellifera* L.) Fed Pollen Substitutes Fortified with Probiotics. *Journal of Apicultural Science*. 2012;56:5-12.
24. Snodgrass RE. Anatomiya medonosnoy pchely [Anatomy of the honey bee]. In: *Pchela i uley*. 1969:149-199. In Russian
25. Zharebkin MV. Zimovka pchel [Bee wintering]. Moscow: Kolos Publ.; 1979. 151 p. In Russian
26. Carminda da Cruz-Landim, Vagner Cavalcante. Ultrastructural and Cytochemical Aspects of Metamorphosis in the Midgut of *Apis mellifera* L. (*Hymenoptera: Apidae: Apinae*). *Zoological Science*. 2003;20(9):1099-1107. doi: [10.2108/zsj.20.1099](https://doi.org/10.2108/zsj.20.1099)
27. Ivoilova M, Brandorf A, Xingan Li. A gasometric method to determine catalase activity in the intestinal tissue of local honeybee (*Apis mellifera* L.) species in Russian Far East. *Apiculture of China*. 2011;5:4-6.

28. Frunze ON, Petuhov AV, Maksimov AYu. Aktivnost katalazyi u pchel letney i osenney generatsiy [Catalase activity in bees in summer and autumn generations]. *Pchelovodstvo*. 2009;2:23. In Russian
29. Yumaguzhin FG. Biomorfologicheskaya i populyatsionnaya adaptatsiya burzyanskoi bortevoi pchely [Biomorphological and population adaptation of the Burzyan wild-hive bee. DrSci. Dissertation, Biology]. Saransk: Mordovia State University Publ.; 2014. 300 p. In Russian
30. Metody provedeniya nauchno-issledovatel'skikh rabot v pchelovodstve [Methods of scientific research in beekeeping]. Shagun YL, editor. Rybnoe: NIIP Publ.; 2006. 154 p. In Russian
31. Lomaev GV, Stepanov VA, Khan N. Ekspress-metodika opredeleniya porodnosti pchel po ekster'ernym priznakam [Rapid method of determining bee breeds according to external morphology]. In: *Intermed-2002: Materialy 3-y Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Intermed-2002. Proc. of the 3rd Int. Sci. and Practical Conf. (5 September 2002)]. Moscow: Ministry of Agriculture of the Russian Federation Publ.; 2002. pp. 128-129. In Russian
32. Lyashevskaya NV. Biokhimiya i molekulyarnaya biologiya: uchebno-metodicheskii kompleks [Biochemistry and molecular biology: methodical complex]. Gorno-Altaysk: RIO GASU Publ.; 2009. pp. 37-38. In Russian
33. Brandorf AZ, Ivoilova MM. Aktivnost' katalazyi rektal'nykh zhelez [Catalase activity of rectal glands]. *Pchelovodstvo*. 2011;8:18-19. In Russian
34. Yumaguzhin FG, Safargalin AB. Sezonnnye izmeneniya aktivnosti katalazyi rektal'nykh zhelez [Seasonal changes in catalase activity of rectal glands]. *Pchelovodstvo*. 2013;8:18-19. In Russian
35. Brandorf AZ, Ivoilova MM. Otsenka zimostoikosti pchelinykh semei pri podkormke sakharnym siropom [Evaluation of winter resistance of bee colonies when feeding sugar syrup]. *Pchelovodstvo*. 2011;10:15-17. In Russian

Received 15 February 2015;

Revised 6 April 2015;

Accepted 23 April 2015

Murylyov Aleksandr V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Physiology of Arthropods, Perm State Humanitarian Pedagogical University, 42 Pushkin Str., Perm 614000, Russian Federation.
E-mail: mavrus@list.ru

УДК 595.754

doi: 10.17223/19988591/30/6

Е.В. Софронова

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

К изучению фауны полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) северного макросклона хребта Хамар-Дабан (Восточная Сибирь)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 14-05-31117_мол-а).

Северный макросклон хребта Хамар-Дабан является наиболее выраженным в Байкальской Сибири рефугиумом неморальных видов растений и грибов. Специфические природные условия предполагают наличие новых и редких для регионов Восточной Сибири находок насекомых. При этом фауна полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) этого рефугиума изучена недостаточно полно. На территории северного макросклона хребта Хамар-Дабан зарегистрировано обитание 149 видов полужесткокрылых насекомых из 18 семейств (собственные и литературные данные). Сборы материала проводились в низовьях всех крупных рек изучаемой территории. Исследованиями охвачено максимальное разнообразие биотопов – от коренных лесов до антропогенно нарушенных участков. Установлено 11 новых для Бурятии видов клопов из 4 семейств. Для каждого нового вида указаны тип распространения, точка и дата сбора, краткие данные об экологии. Некоторые из этих видов являются редкими на протяжении всей Байкальской Сибири и более характерны для Дальнего Востока или западной части Палеарктики и могут стать объектом дальнейшего биогеографического изучения.

Ключевые слова: полужесткокрылые насекомые; Heteroptera; фауна; Хамар-Дабан; Бурятия; Восточная Сибирь.

Введение

Хребет Хамар-Дабан расположен вдоль южного побережья оз. Байкал и лежит в пределах двух регионов РФ: Иркутской области и, в большей степени, Республики Бурятия. Северный макросклон Хамар-Дабана является одним из наиболее богатых рефугиумов Восточной Сибири, где сохранились неморальные виды растений и грибов [1, 2]. Такие рефугиумы являются остатками некогда сплошного простирания широколиственных лесов в Палеарктике. На территории исследования исторически сложились уникальные для Сибири условия: сниженная континентальность климата, большое количество осадков в течение всего года и мощный снежный покров, защищающий почву от промерзания. Все это позволило сохраниться здесь реликтовым видам организмов [3].

Сборы представителей хетероптерофауны проводились как в наиболее сырой части северных предгорий Хамар-Дабана, считающейся собственно рефугиумом для гигромезофилов, так и в самой восточной части отрогов хребта, в низовьях р. Селенга. Данная территория интересна тем, что здесь представлены уникальные (реликтовые) для Байкальской Сибири участки широколиственных лесов из ильма (вяза) японского (*Ulmus davidiana* var. *japonica* (Rehder) Nakai). Близкие по структуре сообщества известны в России лишь в бассейне р. Амур. Ильмовники образуют отдельные небольшие массивы площадью 10–25 га в тёплых пойменных местообитаниях с близким залеганием грунтовых вод [4].

При общей достаточно полной изученности клопов юга Прибайкалья фауна территории Хамар-Дабана и его отрогов крайне слабо отражена в литературе. В некоторых работах представлена фауна клопов южной и центральной Бурятии в виде списка [5, 6], но конкретные указания на сборы с Хамар-Дабана или низовий Селенги в них отсутствуют. Хетероптерофауне северного макросклона Хамар-Дабана посвящена работа С.В. Дидоренко и соавт. [7], в которой указывается 78 видов наземных полужесткокрылых из 13 семейств. Кроме основных массовых представителей, в этой работе отмечается ряд редких и интересных в биогеографическом отношении видов, что, впрочем, требует тщательной проверки. Для селенгинских ильмовников ранее приводилось всего шесть видов клопов, упомянутых в общем списке редких и малоизученных полужесткокрылых Байкальского региона с указанием точек сбора в окрестностях посёлков Ильинка, Югово и Татаурово [8].

Цель данной работы – оценить значение Хамар-Дабана в качестве рефугиума для полужесткокрылых насекомых. Для этого прежде всего необходимо выявить максимально полный видовой состав хетероптерофауны (клопов) изучаемой территории. На основе материалов полевых исследований 2013–2014 гг., работы с литературой и коллекциями нами проведена инвентаризация фауны полужесткокрылых (Heteroptera) насекомых северного макросклона хребта Хамар-Дабан, результаты которой приведены в данной статье. Особое внимание уделено новым для территории Бурятии видам.

Материалы и методики исследования

Материал собран в летний период 2013–2014 гг. на центральном участке северного макросклона Хамар-Дабана, протянувшегося с запада на восток от пос. Мурино до пос. Мантуриха. Сборы проводили в низовьях большинства рек этого участка. Часть материала собрана в восточной части отрогов хребта в нижней пойме р. Селенга в окрестностях пос. Мостовка, Таловка, Югово (рис. 1).

Для сбора насекомых использовались стандартные энтомологические методы. Определение всех новых находок сверено с эталонной энтомологической коллекцией Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург).

Дополнительно просмотрены энтомологические коллекции Байкальского заповедника (пос. Танхой) и Иркутского государственного университета (г. Иркутск).

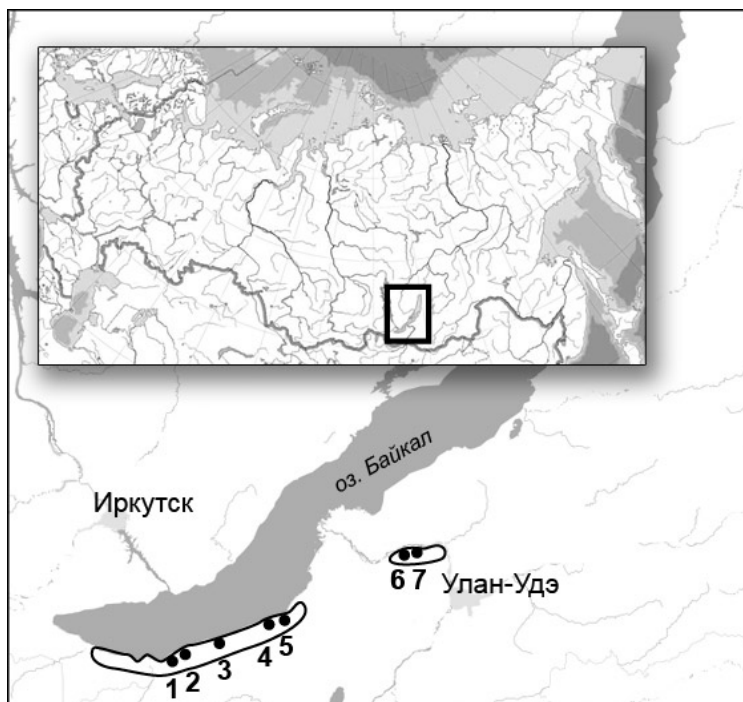


Рис. 1. Карта-схема района исследования. Черным контуром ограничен участок сбора полужесткокрылых насекомых в северных предгорьях хр. Хамар-Дабан. Точками с цифрами указаны пункты, в которых зарегистрированы новые для Бурятии виды полужесткокрылых:

1 – р. Малый Мамай; 2 – р. Выдринная; 3 – р. Переёмная; 4 – р. Мысовка; 5 – р. Большая Тельная; 6 – пос. Мостовка; 7 – пос. Югово

[Fig. 1. A schematic map of the study area. A black contour delimits the site of Heteroptera collection in the northern foothills of the ridge Khamar-Daban. The dots and numbers indicate the sites where new Heteroptera species of Buryatia were registered: 1 - r. Malyy Mamay, 2 - r. Vydrinnaya, 3 - r. Pereemnaya, 4 - r. Mysovka, 5 - r. Bol'shaya Tel'naya, 6 - vil. Mostovka, 7 - vil. Yugovo]

Результаты исследования и обсуждение

В результате проведённых исследований к настоящему времени на территории северного макросклона Хамар-Дабана зарегистрировано 149 видов водных и наземных полужесткокрылых из 18 семейств, большинство из которых являются обычными для Восточной Сибири (таблица). Из них 11 видов – новые для республики Бурятия.

**Видовой состав полужесткокрылых насекомых
северного макросклона хребта Хамар-Дабан
[Heteroptera species composition of the Khamar-Daban northern macroslope]**

№	Семейство, вид [Family, species]	Точки сбора [Collection sites]	Ареал [Habitat]	Источники данных [Source]
Семейство Corixidae				
1	<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber, 1848)	7, 10	ЕС	А
2	<i>Sigara semistriata</i> (Fieber, 1848)	7	ЕБ	А
3	<i>Sigara striata</i> (Linnaeus, 1758)	7, 10	ЕС	А
Семейство Saldidae				
4	<i>Saldula arenicola arenicola</i> (Scholtz, 1847)	4	ЗЦПА	[7]
5	<i>Saldula fucicola</i> (J. Sahlberg, 1870)	7	ЕС	А
Семейство Veliidae				
6	<i>Microvelia buenoi</i> Drake, 1920	7	Г	А
Семейство Gerridae				
7	<i>Gerris lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	7	ТП	А
8	<i>Gerris odontogaster</i> (Zetterstedt, 1828)	7, 10	ТЕ	А
9	<i>Limnoporus rufoscutellatus</i> (Latreille, 1807)	7, 10	Г	А
Семейство Nabidae				
10	<i>Nabis limbatus</i> Dahlbom, 1851	5, 8, 13	ЕС	[7], А
11	<i>Nabis americanolimbatus</i> (Carayon, 1961)	10, 18	Г	А
12	<i>Nabis flavomarginatus</i> Scholtz, 1847	3, 4, 7, 8, 14, 18	Г	[7], А
13	<i>Nabis brevis brevis</i> Scholtz, 1847	3, 9	ЕС	[7]
14	<i>Nabis inscriptus</i> (Kirby, 1837)	4	Г	[7]
15	<i>Nabis punctatus mimosiferus</i> Hsiao, 1964	18	ВП	А
Семейство Anthoridae				
16	<i>Anthocoris confusus</i> Reuter, 1884	5, 8	ЕС	[7]
17	<i>Anthocoris nemorum</i> (Linnaeus, 1761)	4, 5, 7, 8	ЕС	[7], [8], А
18	<i>Tetraphleps bicuspis</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	5, 15	ЕС	[7]
19	<i>Xylocoris piceus</i> (Reuter, 1884)	7, 8	ЕС	[7], А
Семейство Miridae				
20	<i>Bryocoris pteridis</i> (Fallén, 1807)	1, 2, 5, 9, 12	ЕС	[7], [8], А
21	<i>Monalocoris filicis</i> (Linnaeus, 1758)	1, 4, 7, 12, 14	ТП	[7], [8], А
22	<i>Alloeotomus simplicis</i> (Uhler, 1896)	18	ВС/ДВ	[8]
23	<i>Deraeocoris punctulatus</i> (Fallén, 1807)	18	Г	А
24	<i>Deraeocoris annulipes</i> (Herrich-Schaeffer, 1842)	18	ЕС	А
25	<i>Deraeocoris olivaceus</i> (Fabricius, 1777)	18	ТЕ	А
26	<i>Deraeocoris ventralis ventralis</i> Reuter, 1904	18	ЕС	А
27	<i>Adelphocoris lineolatus</i> (Goeze, 1778)	5, 10, 13, 16, 18	ТП	[7], А
28	<i>Adelphocoris quadripunctatus</i> (Fabricius, 1794)	3, 4, 5, 10, 18	ТП	[7], А
29	<i>Adelphocoris seticornis</i> (Fabricius, 1775)	10, 17	ЕС	А
30	<i>Adelphocoris tenebrosus</i> (Reuter, 1875)	18	ВС/ДВ	А
31	<i>Agnocoris rubicundus</i> (Fallén, 1807)	1, 6, 15	Г	А
32	<i>Apolygus nigronasutus</i> (Stål, 1858)	1	СДВ	[8]
33	<i>Capsus cinctus</i> (Kolenati, 1845)	1, 6, 7, 15	Г	А
34	<i>Capsus pilifer</i> (Remane, 1950)	3, 7, 8, 13	ЕС	[7], А
35	<i>Capsus wagneri</i> (Remane, 1950)	1, 4, 7, 8, 10	ЕС	[7], А
36	<i>Lygocoris pabulinus</i> (Linnaeus, 1761)	2, 4, 10, 9, 12	Г	[7], А
37	<i>Lygocoris nemoralis</i> Kulik, 1965*	1, 3, 12	ВС/ДВ	[7], А
38	<i>Lygocoris contaminatus</i> (Fallén, 1807)*	12	Г	А
39	<i>Lygus pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	3, 4	ЗЦП	[7], [8]
40	<i>Lygus rugulipennis</i> Poppius, 1911	4, 5, 8, 10	Г	[7], А
41	<i>Lygus wagneri</i> Remane, 1955	5, 8, 10	ЕС	[7], А
42	<i>Lygus punctatus</i> (Zetterstedt, 1838)	15	Г	А
43	<i>Orthops kalmi</i> (Linnaeus, 1758)	7	ЗЦП	А
44	<i>Orthops scutellatus</i> Uhler, 1877	4	СН	[7]
45	<i>Phytocoris nowickyi</i> Fieber, 1870*	18	ЕС	А

Продолжение таблицы [Table (continuation)]

№	Семейство, вид [Family, species]	Точки сбора [Collection sites]	Ареал [Habitat]	Источники данных [Source]
46	<i>Phytocoris intricatus</i> Flor, 1861	10, 18	ЕС	[8], А
47	<i>Phytocoris longipennis</i> Flor, 1861	4	ТЕ	[7]
48	<i>Polymerus carpathicus</i> (Horváth, 1882)	12	ЕС	А
49	<i>Polymerus palustris</i> (Reuter, 1907)	7, 12	ТП	А
50	<i>Polymerus nigrita</i> (Fallén, 1807)	3, 4	ЕС	[7]
51	<i>Polymerus cognathus</i> (Fieber, 1858)	16	Г	А
52	<i>Stenotus binotatus</i> (Fabricius, 1794)*	7, 9	ЕС	А
53	<i>Salignus distinguendus</i> (Reuter, 1875)	4	СДВ	[8]
54	<i>Leptopterna dolabrata</i> (Linnaeus, 1758)	4, 5, 7, 8	Г	[7], А
55	<i>Pitanus hrabei</i> Stehlik, 1952	4, 10	Г	[8], А
56	<i>Stenodema calcarata</i> (Fallén, 1807)	7, 18	ТП	А
57	<i>Stenodema trispinosa</i> (Reuter, 1904)	4, 7, 10, 14	Г	[7], А
58	<i>Stenodema holsata</i> (Fabricius, 1787)	4, 5, 7, 8, 18	ТЕ	[7], А
59	<i>Stenodema sibirica</i> Bergroth, 1914	7	СДВ	А
60	<i>Stenodema virens</i> (Linnaeus, 1767)	4	ЗЦП	[7]
61	<i>Triginotylus longitarsis</i> Golub, 1989	9, 10	СДВ	А
62	<i>Euryopicoris nitidus</i> (Meyer-Dür, 1843)	4, 9, 10, 12	ЕС	[7], А
63	<i>Halticus apterus apterus</i> (Linnaeus, 1758)	5, 9, 13, 15	Г	[7], А
64	<i>Labops sahlbergi</i> (Fallén, 1829)	3, 8, 12	ЕС	[7], А
65	<i>Myrmecophyes alboornatus</i> (Stål, 1858)	7, 10	ЕС	А
66	<i>Orthocephalus saltator</i> (Hahn, 1835)*	7, 9, 15	ЗЦП	А
67	<i>Orthocephalus vittipennis</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	9, 10, 15	ЕС	А
68	<i>Blepharidopteris angulatus</i> (Fallén, 1807)	8, 9, 12	ТП	А
69	<i>Excentricus planicornis</i> (Herrich-Schaeffer, 1836)	6, 10	ТП	А
70	<i>Globiceps flavomaculatus</i> (Fabricius, 1794)	3, 4, 8, 10, 14	ЕС	[7], А
71	<i>Mecomma ambulans ambulans</i> (Fallén, 1807)	5, 8, 10	ТП	[7], А
72	<i>Mecomma dispar</i> (Boheman, 1852)	3, 4, 7, 10	ЕС	[7], А
73	<i>Orthotylus artemisiae</i> J. Sahlberg, 1878	3	Г	[7]
74	<i>Orthotylus oshanini</i> Reuter, 1883	3, 5, 8	ЕС	[7]
75	<i>Orthotylus salicis</i> Jakovlev, 1893*	15	СДВ	А
76	<i>Pilophorus clavatus</i> (Linnaeus, 1767)	4, 5, 9	Г	[7]
77	<i>Pilophorus confusus</i> (Kirschbaum, 1856)	18	ЕС	А
78	<i>Pilophorus mongolicus</i> Kerzhner, 1984	18	ВЦП	[8]
79	<i>Chlamydatus pullus</i> (Reuter, 1870)	15, 17	Г	А
80	<i>Chlamydatus pulicarius</i> (Fallén, 1807)	17	ТЕ	А
81	<i>Europiella artemisiae</i> (Becker, 1864)	15, 17	Г	А
82	<i>Megalocoleus molliculus</i> (Fallén, 1807)*	18	ТП	А
83	<i>Plagiognathus arbustorum arbustorum</i> (Fabricius, 1794)	3, 4, 8	Г	[7], А
84	<i>Plagiognathus chrysanthemi</i> (Wolff, 1804)	17	ТП	А
85	<i>Plagiognathus collaris</i> (Matsumura, 1911)*	8, 9, 10	СДВ	А
86	<i>Psallus luridus</i> Reuter, 1878	5	ЕС	[7]
87	<i>Psallus haematodes</i> (Gmelin, 1790)	3, 8	ЕС	[7]
Семейство Tingidae				
88	<i>Derephysia foliacea foliacea</i> (Falen, 1807)	5, 14	Г	[7], А
89	<i>Galeatus affinis</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	18	Г	[8]
90	<i>Physatocheila smreczynskii</i> China, 1952	18	ТП	[8]
91	<i>Tingis ampliata</i> (Herrich-Schaeffer, 1838)*	18	ТП	А
92	<i>Tingis cardui</i> (Linnaeus, 1758)	3, 4	ТП	[7]
Семейство Reduviidae				
93	<i>Rhynocoris annulatus</i> (Linnaeus, 1758)	3, 4, 8	ЕБ	[7]
94	<i>Rhynocoris leucospilus</i> (Stål, 1859)	3, 4, 10	СН	[7], А
Семейство Aradidae				
95	<i>Aradus angularis</i> J. Sahlberg, 1886	8	ЕС	[7]
96	<i>Aradus betulae</i> (Linnaeus, 1758)	3	ТЕ	[7], А

Продолжение таблицы [Table (continuation)]

№	Семейство, вид [Family, species]	Точки сбора [Collection sites]	Ареал [Habitat]	Источники данных [Source]
97	<i>Aradus corticalis</i> (Linnaeus, 1758)	8	ТЕ	[7]
98	<i>Aradus crenaticollis</i> R.F. Sahlberg, 1848	7	ЕС	А
99	<i>Aradus lugubris</i> Fallén, 1807	10, 12, 18	Г	А
Семейство Berytidae				
100	<i>Berytinus clavipes</i> (Fabricius, 1775)	18	ТЕ	А
101	<i>Berytinus minor</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)*	15	Г	А
Семейство Lygaeidae				
102	<i>Nithecus jacobaeae</i> (Schilling, 1829)	3, 4, 6, 7, 10, 18	ТП	[7], А
103	<i>Nysius ericae ericae</i> (Schilling, 1829)	7, 10	ТП	А
104	<i>Nysius ericae groenlandicus</i> (Zetterstedt, 1838)	3, 7, 8, 15	Г	[7], А
105	<i>Nysius thymi thymi</i> (Wolff, 1804)	15, 17, 18	Г	А
106	<i>Nysius helveticus</i> (Herrich-Schaeffer, 1850)	7, 17	ТЕ	А
107	<i>Kleidocerys resedae resedae</i> (Panzer, 1797)	8	ТП	А
108	<i>Cymus glandicolor</i> Hahn, 1832	3, 4, 7, 10	ТЕ	[7], А
109	<i>Geocoris lapponicus</i> Zetterstedt, 1838	12	ЕС	[7]
110	<i>Drymus brunneus brunneus</i> (R.F. Sahlberg, 1848)	4, 5, 13	ТЕ	[7], [8], А
111	<i>Drymus parvulus</i> Jakovlev, 1881	3, 4, 7	СДВ	[7]
112	<i>Eremocoris abietis abietis</i> (Linnaeus, 1758)	3, 4, 6	ТП	[7], А
113	<i>Megalonotus hirsutus</i> Fieber, 1861	5, 14	ЕС	[7]
114	<i>Ligyrocorys sylvestris</i> (Linnaeus, 1758)	7, 15	Г	[7], А
115	<i>Pachybrachius fracticollis</i> (Schilling, 1826)	7	Г	А
116	<i>Naphiellus irroratus</i> (Jakovlev, 1889)	3, 4, 5, 13	ВП	[7]
117	<i>Panaorus adspersus</i> (Mulsant et Rey, 1852)	18	ЕС	А
118	<i>Peritrechus convivus</i> (Stål, 1858)	18	Г	А
119	<i>Rhyparochromus pini</i> (Linnaeus, 1758)	4, 5, 7, 8, 10, 13	ТП	[7], А
120	<i>Stygnocoris sabulosus</i> (Schilling, 1829)	3, 4	ТП	[7]
Семейство Coreidae				
121	<i>Coriomeris scabricornis scabricornis</i> (Panzer, 1805)	11, 16	ТЕ	[7], А
122	<i>Ulmicola spinipes</i> (Fallén, 1807)	3, 18	ЕС	[7], А
123	<i>Coreus marginatus marginatus</i> (Linnaeus, 1758)	18	ТП	А
Семейство Alydidae				
124	<i>Alydus calcaratus</i> (Linnaeus, 1758)	18	Г	А
Семейство Rhopalidae				
125	<i>Corizus hyoscyami hyoscyami</i> (Linnaeus, 1758)	16	ТП	А
126	<i>Rhopalus maculatus</i> (Fieber, 1837)	18	ТЕ	А
127	<i>Rhopalus parumpunctatus</i> Schilling, 1829	15	ТП	А
128	<i>Stictopleurus crassicornis</i> (Linnaeus, 1758)	7, 9	ТЕ	А
129	<i>Stictopleurus punctatonervosus</i> (Goeze, 1778)	4, 10, 18	ТП	[7], А
130	<i>Stictopleurus sericeus</i> (Horváth, 1896)	18	ЕС	А
131	<i>Stictopleurus viridicatus</i> (Uhler, 1872)	9, 18	Г	А
132	<i>Myrmus miriformis miriformis</i> (Fallén, 1807)	4, 15, 17, 18	ТЕ	[7], А
Семейство Acanthosomatidae				
133	<i>Acanthosoma haemorrhoidalis angulatum</i> Jakovlev, 1880	18	СДВ	А
134	<i>Elasmostethus interstinctus</i> (Linnaeus, 1758)	4, 7, 11	Г	[7]
135	<i>Elasmucha ferrugata</i> (Fabricius, 1787)	4, 5, 8, 14	ЕС	[7]
136	<i>Elasmucha fieberi</i> (Jakovlev, 1865)	4, 7, 8, 13, 14, 17	ЕС	[7], А
137	<i>Elasmucha grisea</i> (Linnaeus, 1758)	4, 7, 17	ЕС	[7], А
Семейство Cydnidae				
138	<i>Tritomegas bicolor</i> (Linnaeus, 1758)	4	ТП	[7]
Семейство Pentatomidae				
139	<i>Aelia acuminata</i> (Linnaeus, 1758)	18	ЗЦП	А
140	<i>Neottiglossa pusilla</i> (Gmelin, 1790)	10, 16	ТЕ	А
141	<i>Neottiglossa metallica</i> (Jakovlev, 1876)	16, 17	СДВ	А

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

№	Семейство, вид [Family, species]	Точки сбора [Collection sites]	Ареал [Habitat]	Источники данных [Source]
142	<i>Carpocoris purpureipennis</i> (De Geer, 1773)	4, 8, 18	ТП	[7], А
143	<i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus, 1758)	4, 5, 9, 10, 15, 16, 18	ТП	[7], А
144	<i>Pentatoma rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	10, 15, 18	ТП	А
145	<i>Rubiconia intermedia</i> (Wolff, 1811)	8	ТП	[7]
146	<i>Sciocoris distinctus</i> Fieber, 1851	4, 18	ТП	[7]
147	<i>Eurydema oleracea</i> (Linnaeus, 1758)	4, 10	ЕС	[7], А
148	<i>Eurydema dominulus</i> (Scopoli, 1763)	4, 5	ТП	[7], А
149	<i>Graphosoma lineatum</i> (Linnaeus, 1758)*	18	ЗЦП	А

Примечание. Точки сбора: цифрами от 1 до 17 обозначены низовья рек: 1 – Безымянная, 2 – Утулик, 3 – Бабха, 4 – Солзан, 5 – Большая Осиновка, 6 – Хара-Мурин, 7 – Снежная, 8 – Большой Мамай, 9 – Малый Мамай, 10 – Выдринная, 11 – Селенгушка, 12 – Переёмная, 13 – Ушаковка, 14 – Мишиха, 15 – Мысовка, 16 – Большая Тельная, 17 – Мантуриха; цифрой 18 обозначены ильмовники в окрестностях посёлков Мостовка, Таловка, Югово, Ильинка, Татаурово. **Ареалы** (по «Каталогу полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России» [10]): ВП – восточно-палеарктический, ВСДВ – восточно-сибирско-дальневосточный, ВЦП – восточно-центрально-палеарктический, Г – голарктический, ЕБ – евро-байкальский, ЕС – европейско-сибирский, ЕСт – евразийский степной, ЗЦП – западно-центрально-палеарктический, ЗЦПА – западно-центрально-палеарктический-афротропический, СДВ – сибирско-дальневосточный, СН – сибирско-неарктический, ТЕ – трансевразийский, ТП – транспалеарктический. **Источники данных:** А – виды, собранные автором [7], [8] – ссылки на литературные источники. **Знаком *** отмечены новые для Бурятии виды.

[Note. **Collection sites:** numbers from 1 to 17 mark the lower reaches of the rivers: 1 - Bezmyannaya, 2 - Utulik, 3 - Babkha, 4 - Solzan, 5 - Bol'shaya Osinovka, 6 - Khara-Murin, 7 - Snezhnaya, 8 - Bol'shoy Mamay, 9 - Malyy Mamay, 10 - Vydrinnaya, 11 - Selengushka, 12 - Pereemnaya, 13 - Ushakovka, 14 - Mishikha, 15 - Mysovka, 16 - Bol'shaya Tel'naya, 17 - Manturikha; number 18 marks elm forests in the vicinity of villages Mostovka, Talovka, Yugovo, Il'inka and Tataurovo. **Habitats** (According to Catalogue of the Heteroptera of the Asian part of Russia [10]): ВП - Eastern Palearctic, ВСДВ - East-Siberian-Far-Eastern, ВЦП - Eastern-Central Palearctic, Г - Holarctic, ЕБ - European Baikal, ЕС - European Siberian, ЕСт - Eurasian steppe, ЗЦП - Western-Central Palearctic, ЗЦПА - Western-Central Palearctic-Afrotropic, СДВ - Siberian-Far-Eastern, СН - Siberian-Nearctic, ТЕ - Trans-Eurasian, ТП - Transpalearctic. **Sources:** А - species collected by the author, [7], [8] - reference sources. * marks new species of Buryatia].

Для территории северного макросклона хребта Хамар-Дабан нами подтверждено распространение 43 видов; впервые зарегистрировано 70 видов. Приводятся по литературным данным, но пока нами не обнаружены, 36 видов.

По числу видов лидируют семейства Miridae (68 видов, 45,6%), Lygaeidae (18 видов, 12,1%) и Pentatomidae (11 видов, 7,4%). Такая таксономическая структура в целом характерна для Северной Азии [10]. По типу распространения доминируют виды с европейско-сибирскими (42 вида, 28%), голарктическими (34 вида, 22,8%), транспалеарктическими (31 вид, 20,8%) и трансевразийскими (16 видов, 10,7%) ареалами.

Для выявления наиболее богатых по видовому составу точек сбора мы ориентировались по наземным полужесткокрылым, так как водные представители фауны собраны только в двух пунктах (окрестности рр. Снежная и

Выдринная). Наибольшее число видов наземных клопов собрано в низовьях рр. Солзан (47 видов), Выдринная (35 видов), Снежная (33 вида), Большой Мамай (29 видов). Существенное количество видов (42) собрано в селенгинских ильмовниках в окрестностях пос. Мостовка, Таловка, Югово. Часть видов наземных клопов отмечена только в одной или двух точках. Это виды *Saldula arenicola arenicola*, *Nabis inscriptus*, *Orthops scutellatus*, *Phytocoris longipennis*, *Saliginus distinguendus*, *Stenodema virens*, *Orthotylus artemisiae*, *Tingis cardui*, *Aradus betulae*, *Stygnocoris sabulosus*, *Tritomegas bicolor* в низовьях рек Солзан и/или Бабха; *Apolygus nigronasutus* на р. Безымянная; *Lygocoris contaminates*, *Polymerus carpathicus* и *Geocoris lapponicus* на р. Переёмная; *Orthops kalmi*, *Stenodema sibirica*, *Aradus crenaticollis* и *Pachybrachius fracticollis* на р. Снежная; *Aradus angularis*, *Aradus corticalis*, *Kleidocerys resedae resedae* на р. Большой Мамай; *Corizus hyoscyami hyoscyami* на р. Большая Тельная; *Rhopalus parumpunctatus* на р. Мысовка.

В селенгинских ильмовниках собран 21 вид наземных полужесткокрылых, которые не отмечены в центральной части Хамар-Дабана. При этом общий фаунистический состав полужесткокрылых, выявленный в рощах ильма японского, отличается от состава фауны клопов остальной территории северного макросклона Хамар-Дабана. Так, в ильмовниках отмечены такие ксеро- и ксеромезофилы, как *Nabis punctatus mimosiferus*, *Deraeocoris ventralis ventralis*, *Stictopleurus sericeus*, *Carpocoris purpureipennis*, *Sciocoris distinctus*. Ярко выраженных представителей, более свойственных неморальной фауне, среди клопов в ильмовниках пока не обнаружено.

Следует отдельно остановиться на находках, которые оказались новыми для фауны Бурятии. Новых видов для Иркутской области не обнаружено.

Семейство Miridae

Lygocoris nemoralis Kulik, 1965. Вид с восточносибирско-дальневосточным ареалом. В Сибири довольно редок [11, 12], до наших исследований отмечен в Иркутской области, Якутии и Забайкальском крае. Широко распространён на Дальнем Востоке [10].

Материал: Байкальский заповедник, р. Переёмная, ольховник (51°31' 07,13" с.ш., 105°12'32,71" в.д.), 23.07.2014, 1 самец, 3 самки. Живёт на ольхе (*Alnus*), ольховнике (*Duschekia*) [11; 12]. Фитофаг.

Примечание: данный вид в «Каталоге полужесткокрылых Азиатской части России» [10] по ошибке указан для Бурятии со ссылкой на статью С.В. Дидоренко и соавт. [7]. Однако в самой статье он приведён для предгорной террасы между рр. Солзан и Бабха, расположенной в Иркутской области, поэтому наша находка является для Бурятии первой.

Lygocoris contaminates (Fallen, 1807). Вид с голарктическим ареалом. В Сибири распространён широко [10].

Материал: Байкальский заповедник, р. Переёмная, ольховник (51°31' 07,13" с.ш., 105°12' 32,71" в.д.), 23.07.2014, 2 самца, 3 самки. Обитает на

берёзе (*Betula*), ольхе (*Alnus*), ольховнике (*Duschekia*), ивах (*Salix*) [11, 12]. Фитофаг.

Phytocoris nowickyi Fieber, 1870. Вид с евразийским ареалом. В Сибири до наших исследований отмечался только на Алтае, в Хакасии и Иркутской области. Основные находки приурочены к Дальнему Востоку [10].

Материал: пос. Югово, мезофитный разнотравный луг в ильмовнике (52°07'57,00" с.ш., 107°07'34,17" в.д.), 27.07.2014, 1 самец, 3 самки. Живёт на ивах [9, 11]. Зоофитофаг.

Stenotus binotatus (Fabricius, 1794). Вид с евразийским ареалом. В Сибирь заходит из Казахстана [11]. Ранее для Сибири восточнее юга Красноярского края не указывался. На Дальнем Востоке отмечен на Сахалине [10]. Вероятно, имеет довольно большой разрыв ареала.

Материал: р. Малый Мамай, поляна во влажном лесу, высокотравье (51°25'54,68" с.ш., 104°48'05,43" в.д.), 18.07.2014, 2 самца, 1 самка. В Сибири встречается редко. Живёт на злаках (Poaceae) [11]. Фитофаг.

Orthocephalus saltator (Hahn, 1835). Вид с западно-центрально-палеарктическим ареалом. До наших исследований в Сибири восточнее окрестностей Иркутска не отмечался [10, 11].

Материал: пос. Бабушкин, р. Мысовка, злаки, очанка и др. мезо-ксерофитное разнотравье (51°38'45,78" с.ш., 105°55'33,24" в.д.), 17.07.2014, 2 самца, 6 самок; р. Малый Мамай, поляна во влажном лесу, высокотравье (51°25'54,68" с.ш., 104°48'05,43" в.д.), 18.07.2014, 3 самца. Питается на сложноцветных (Asteraceae) [9; 11]. Фитофаг.

Orthotylus salicis Jakovlev, 1893. Вид с сибирско-дальневосточным ареалом. Распространён в Восточной Сибири (Иркутская область, Якутия), на юге Дальнего Востока, в Китае, Корее, Японии [10, 14].

Материал: пос. Бабушкин, р. Мысовка, ивы, ольховник (51°38'45,78" с.ш., 105°55'33,24" в.д.), 17.07.2014, 2 самца. Живёт на ивах (*Salix*) [11; 12]. Фитофаг.

Megalocoleus molliculus (Fallen, 1807). Транспалеарктический вид. В Восточной Сибири ранее известен только из Иркутской области. В Сибири и на Дальнем Востоке довольно редок [10, 11].

Материал: пос. Югово, разнотравье под ильмами (52°07'57,00" с.ш., 107°07'34,17" в.д.), 27.07.2014, 2 самца, 2 самки; пос. Мостовка, разнотравье в ильмовой роще (52°06'53,20" с.ш., 107°01'35,37" в.д.), 28.07.2014, 1 самец, 3 самки. Питается на сложноцветных (Asteraceae) [11]. Фитофаг.

Plagiognathus collaris (Matsumura, 1911). Сибирско-дальневосточный вид. Ранее в Сибири отмечен на Алтае и в Якутии. Широко распространён на Дальнем Востоке [10].

Материал: р. Выдринная, разнотравье под мелколиственными деревьями (51°27'43,22" с.ш., 104°53'12,70" в.д.), 21.07.2014, 2 самца, 3 самки; р. Малый Мамай, поляна во влажном лесу, высокотравье (51°25'54,68" с.ш., 104°48'05,43" в.д.), 18.07.2014, 2 самца, 4 самки. Обитает на кустарничках и кустарниках под пологом леса и открытых местах [12]. Фитофаг.

Семейство Tingidae

Tingis ampliata (Herrich-Schaeffer, 1838). Транспалеарктический вид. В Сибири и на Дальнем Востоке представлен широко [10].

Материал: пос. Мостовка, мезофитное разнотравье в ильмовнике (52°06'53,20" с.ш., 107°01'35,37" в.д.), 27.06.2014, 1 самец, 1 самка. Питается в основном на бодяке (*Cirsium*), реже на других сложноцветных (*Asteraceae*) [13].

Семейство Berytidae

Berytinus minor (Herrich-Schaeffer, 1835). Западно-палеарктическо-неарктический вид. В Сибири обычен, на восток распространён до Центральной Якутии [10].

Материал: пос. Бабушкин, р. Мысовка, злаки, очанка и др. мезо-ксерофитное разнотравье (51°38'45,78" с.ш., 105°55'33,24" в.д.), 17.07.2014, 2 самца, 1 самка. Обитает на мезофитных разнотравных лугах [9]. Зоофитофаг.

Семейство Pentatomidae

Graphosoma lineatum (Linnaeus, 1758). Вид с западно-центрально-палеарктическим ареалом. В Западной Сибири представлен широко, в Восточной Сибири восточнее окрестностей Иркутска ранее не отмечался [10].

Материал: пос. Югово, мезофитное разнотравье в ильмовнике (52°07'57,00" с.ш., 107°07'34,17" в.д.), 27.06.2014, 2 самца. Питается на зонтичных (*Ariaceae*) [11]. Фитофаг.

Исследования фауны полужесткокрылых северного макросклона хребта Хамар-Дабан позволили выявить, кроме обычных для изучаемой территории, ряд видов, редких для всей Байкальской Сибири. Например, находки *Orthocephalus saltator* и *Graphosoma lineatum* в предгорьях северного макросклона Хамар-Дабана оказались самыми восточными в их ареале. Транспалеарктический вид *Megalocoleus molliculus* на всей территории Восточной Сибири редкий, гораздо более характерный для западной части Палеарктики [14]. Такие виды, как *Lygocoris nemoralis*, *Orthotylus salicis*, *Phytocoris nowickyi* и *Plagiognatus collaris*, вероятно, в Прибайкалье едва ли могут быть обнаружены где-либо еще, так как предпочитают условия, которые в Восточной Сибири выражены на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан [11, 12, 15]. При этом *Lygocoris nemoralis* и *Plagiognatus collaris* более распространены на Дальнем Востоке [10]. *Stenotus binotatus*, по всей вероятности, имеет дизъюнктивный ареал и более характерен для европейской части Палеарктики [14].

В упомянутой выше работе С.В. Дидоренко с соавт. [7] отмечается несколько редких и интересных в биогеографическом отношении видов полужесткокрылых с Хамар-Дабана. Такие виды могут рассматриваться как претенденты на звание представителей реликтовой фауны и должны стать объектом дальнейшего биогеографического изучения. Одним из подобных видов является *Hadrocnemis diversipes* Kiritshenko, 1922, указанный для

г. Байкальска [7]. Вид крайне редкий в Сибири, имеет дизъюнктивный ареал от Нижней Волги и азиатской части Турции до Казахстана и Таджикистана, локально встречается в Забайкалье и Центральной Якутии [14, 15]. Однако проверка определения данного экземпляра, хранящегося в коллекции Байкальского заповедника, показала, что он принадлежит к *Rhyparochromus pini*, виду, широко распространённому и обычному для Прибайкалья. Также вызывает сомнения правильность определения *Globiceps fulvicollis* Jakovlev, 1877, известного в Сибири лишь по одной находке с Алтая. Этот вид, как и *Hadrocnemis diversipes*, в нашей работе не учитывается.

Заключение

Очевидно, фауна полужесткокрылых насекомых северного макросклона Хамар-Дабана не исчерпывается приведёнными в этой работе 149 видами. На исследуемой территории можно ожидать обнаружения как широко распространённых, обычных в Сибири видов, так и редких, новых видов для Бурятии и Иркутской области и видов с дизъюнктивными ареалами.

Автор выражает искреннюю благодарность канд. биол. наук Ф.В. Константинову (СПбГУ, г. Санкт-Петербург) за помощь в определении материала.

Литература

1. Плешанов А.С., Плешанова Г.И., Шаманова С.И. Ландшафтно-климатические закономерности пространственного размещения рефугиев в Байкальском регионе // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 5. С. 603–610.
2. Плешанов А.С. Картографическая инвентаризация рефугиев Байкальского региона // Деп. в ВИНТИ, 30.12.97. № 3820-B97. 32 с.
3. Епова Н.А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркутском гос. ун-те. 1956. Т. 16, вып. 1–4. С. 25–61.
4. Плешанов А.С., Плешанова Г.И. Структура лесов из вяза японского в Прибайкалье // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. Кемерово : Кузбассвуиздат, 1997. С. 136–137.
5. Болдаруева Л.В. К фауне полужесткокрылых (Hemiptera) Южного Забайкалья // Труды Бурятского института естественных наук. Сер. Зоология. Улан-Удэ, 1975. Вып. 13. С. 135–137.
6. Болдаруева Л.В. К фауне слепняков (Hemiptera, Miridae) Юго-Западного Забайкалья // Труды Бурятского института естественных наук. Сер. Зоология. Улан-Удэ, 1977. Вып. 15. С. 95–104.
7. Дидоренко С.В., Дидоренко С.И. Материалы по фауне наземных полужесткокрылых (Heteroptera) северо-западного макросклона хребта Хамар-Дабан // Наземные членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1985. С. 80–89.
8. Винокуров Н.Н., Плешанов А.С., Агафонова Т.А. Редкие и малоизвестные полужесткокрылые (Heteroptera) Байкальского региона // Энтомологические исследования в Северной Азии : материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока в рамках Сибирской зоологической конференции. Новосибирск, 2006. С. 43–45.

9. Винокуров Н.Н., Каныкова Е.В. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск : Наука, 1995. 237 с.
10. Винокуров Н.Н., Голуб В.Б., Каныкова Е.В. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части. Новосибирск : Изд-во СО АН, 2003. 319 с.
11. Кулик С.А. Наземные полужесткокрылые (Heteroptera) Восточной Сибири и Дальнего Востока // Фауна насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1974. С. 3–41.
12. Винокуров Н.Н., Ясунага Т., Тода М.Дж. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) равнинных и горных ландшафтов Южной Якутии. Новосибирск: Наука, 2003. 102 с.
13. Голуб В.Б. Зоогеографическая структура фауны клопов-кружовниц (Heteroptera: Tingidae) Северного Кавказа и возможные пути ее формирования // Кавказский энтомологический бюллетень. 2009. Т. 5, вып. 2. С. 147–152.
14. *Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic Region* / eds. B. Aukema, Chr. Rieger. Netherlands Entomol. Soc. – Amsterdam. 2001. Vol. 3. 577 p.
15. Софронова Е.В. Проблемы выявления реликтовых видов насекомых на примере полужесткокрылых (Heteroptera) хребта Хамар-Дабан // Развитие географических знаний: научный поиск и новые методы исследования. Материалы XVIII научной конференции молодых географов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. 2014. С. 49–51.

Поступила в редакцию 15.03.2015 г.; повторно 28.04.2015 г.; принята 19.05.2015 г.

Софронова Елена Валерьевна – канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории физической географии и биогеографии Института географии им. В.Б. Сочава СО РАН (Россия, г. Иркутск).
E-mail: aronia@yandex.ru

Sofronova EV On studying Heteroptera fauna from the northern slope of the Khamar-Daban Ridge (Eastern Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):82-95. doi: 10.17223/19988591/30/6. In Russian, English summary

Elena V. Sofronova

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

On studying Heteroptera fauna from the northern slope of the Khamar-Daban Ridge (Eastern Siberia)

The aim of this work was to evaluate the significance of the Khamar-Daban as a refugium for Heteroptera. The Khamar-Daban Ridge is stretched along the southern coast of Lake Baikal, in the center of Northern Eurasia. The northern slope of the Khamar-Daban Ridge has unique for Eastern Siberia climatic conditions which allow assuming the refugial value of the Khamar-Daban for the survival of some relict and scarce insects.

We collected insects mainly in the central part of the northern slope of the Khamar-Daban Ridge from Murino village in the west and Manturicha village in the east in 2013-2014. Some data were collected close to the eastern edge of the Ridge, in the floodplain of the Selenga River. Here, in the vicinity of Mostovka, Ilinka and Talovka villages, occur small patches of Japanese elm (*Ulmus davidiana* var. *japonica* (Rehder) Nakai), a broadleaf tree species. The Japanese elm is a relict species for Eastern Siberia. The main area of the species is limited in Russia by the lower reaches of the Amur River in the Far East.

We investigated different biomes, i.e. coniferous and deciduous forests, mesophyte and meso-xerophyte grasslands. For collecting insect, we used standard entomological

methods. Identification of collected data was performed in Irkutsk and then, new findings were verified in the entomological collection of Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (St. Petersburg). Furthermore, we studied entomological collections of the Baikal Natural Reserve (Tankhoy) and Irkutsk State University (Irkutsk).

We collected 113 species of Heteroptera from 14 families. Taking into account the published data, the total list of species for the Khamar-Daban Ridge counts 149 species from 18 families. Most of Heteroptera in the Khamar-Daban are widely distributed in the Palearctic and are common species for Siberia. The lists of species from elm forests and from central part of the Khamar-Daban Ridge are significantly different. In elm groves were collected some species, which prefer drier or moderately humid habitats (*Nabis punctatus mimosus* Hsiao, *Deraeocoris ventralis ventralis* Reuter, *Stictopleurus sericeus* (Horvath, 1896), *Carpocoris purpureipennis* (De Geer, 1773), *Sciocoris distinctus* (Fieber, 1851). Among collected Heteroptera species, 11 species from 4 families are registered in Republic of Buryatia for the first time, i.e. *Lygocoris contaminatus* (Fallen, 1807), *Phytocoris nowickyi* Fieber, 1870, *Stenotus binotatus* (Fabricius, 1794), *Orthocephalus saltator* (Hahn, 1835), *Orthotylus salicis* Jakovlev, 1893, *Megalocoleus molliculus* (Fallen, 1807), *Plagiognatus collaris* (Matsumura, 1911), *Tingis ampliata* (Herrich-Schaeffer, 1838), *Berytinus minor* (Herrich-Schaeffer, 1835), *Graphosoma lineatum* (Linnaeus, 1758). We did not find typical nemoral species in the Khamar-Daban Ridge, but there are some species on the list (i.e. *Phytocoris nowickyi*, *Orthocephalus saltator*, *Plagiognatus collaris*, *Naphiellus irroratus*), which are more typical of the temperate zone of the Far East or for the western part of the Palearctic. These species should be subjects for further biogeographic research.

Acknowledgments: The author is grateful to Associate Professor FA Konstantinov (Saint Petersburg State University, St. Petersburg) for help in identification of insects.

This work was supported by RFBR (grant № 14-05-31117_мол-а).

The article contains 1 Figure, 1 Table, 15 References.

Key words: Heteroptera; Khamar-Daban, Republic of Buryatia; Eastern Siberia.

References

1. Pleshanov AS, Pleshanova GI, Shamanova SI. Landshaftno-klimaticheskie zakonomernosti prostranstvennogo razmeshcheniya refugiev v Baykal'skom regione [Landscape and climate regularities of spatial distribution of refugia in the Baikal region]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal – Contemporary Problems of Ecology*. 2002;5:603-610. In Russian
2. Pleshanov AS. Kartograficheskaya inventarizatsiya refugiev Baykal'skogo regiona [Cartographic inventory of refugia of the Baikal region]. Deposited in Russian Institute for Scientific and Technical Information of the Russian Academy of Sciences. 30.12.1997; No 3820-V97. 32 p. In Russian
3. Epova NA. Relikty shirokolistvennykh lesov v pikhtovoy tayge Khamar-Dabana [Relicts of broadleaf forests in fir taiga of the Khamar-Daban]. *Proceedings of Biological-Geographical Institute at Irkutsk State University*. 1956;16(1-4):25-61. In Russian
4. Pleshanov AS, Pleshanova GI. Struktura lesov iz vyaza yaponskogo v Pribaykal'e [The structure of Japanese elm forests in the Baikal region]. In: *Problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya Yuzhnoy Sibiri* [Problems of conservation of biological diversity in Southern Siberia]. Pleshanov AS, Pleshanova GI, editors. Kemerovo: Kuzbassvuzizdat, 1997. pp. 136-137. In Russian
5. Boldarueva LV. K faune poluzhestkokrylykh (Hemiptera) Yuzhnogo Zabaykal'ya [On the fauna of Hemiptera of Southern Transbaikalia]. *Trudy Buryatskogo instituta estestvennykh nauk*. 1975;13:135-137. In Russian

6. Boldarueva LV. K faune slepnyakov (Hemiptera, Miridae) Yugo-Zapadnogo Zabaykal'ya [On the fauna of Hemiptera, Miridae of South-Western Transbaikalia]. *Trudy Buryatskogo instituta estestvennykh nauk*. 1977;15:95-104. In Russian
7. Didorenko SV, Didorenko SI. Materialy po faune nazemnykh poluzhestkokrylykh (Heteroptera) severo-zapadnogo makrosklona khrebta Khamar-Daban [Materials on Heteroptera fauna of the northwestern macroslope of the Khamar-Daban ridge]. *Nazemnye chlenistonogie Sibiri i Dal'nego Vostoka*. 1985:80-89. In Russian
8. Vinokurov NN, Pleshanov AS, Agafonova TA. Redkie i maloizvestnye poluzhestkokrylye (Heteroptera) Baykal'skogo regiona [Rare and little known Heteroptera of the Baikal region]. In: *Entomologicheskie issledovaniya v Severnoy Azii* [Entomological studies in North Asia]. Vinokurov NN, Pleshanov AS, Agafonova TA, editors. Novosibirsk: Taler-Press, 2006. pp. 43-45. In Russian
9. Vinokurov NN, Kanyukova EV. Poluzhestkokrylye nasekomye (Heteroptera) Sibiri [Heteroptera of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1995. 237 p. In Russian
10. Vinokurov NN, Golub VB, Kanyukova EV. Katalog poluzhestkokrylykh nasekomykh (Heteroptera) Aziatskoy chasti [Catalogue of the Heteroptera of the Asian part]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1995. 319 p. In Russian
11. Kulik SA. Nazemnye poluzhestkokrylye (Heteroptera) Vostochnoy Sibiri i Dal'nego Vostoka [Terrestrial Heteroptera of Eastern Siberia and Far East]. *Fauna nasekomykh Vostochnoy Sibiri i Dal'nego Vostoka*. 1974:3-41. In Russian
12. Vinokurov NN, Yasunaga T, Toda MDzh. Poluzhestkokrylye nasekomye (Heteroptera) ravninnykh i gornyykh landshaftov Yuzhnoy Yakutii [The Heteroptera of lowland and mountain landscapes of South Yakutia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2003. 102 p. In Russian
13. Golub VB. Zoogeograficheskaya struktura fauny klopov-kruzhevnits (Heteroptera: Tingidae) Severnogo Kavkaza i vozmozhnye puti ee formirovaniya [Zoogeographical structure of the lace bugs (Heteroptera: Tingidae) fauna of the North Caucasus]. *Kavkazskiy entomologicheskii byulleten'* – *Caucasian entomological bulletin*. 2009;5(2):147-152. In Russian, English summary
14. Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic Region. Aukema B, Rieger Chr, editors. Amsterdam: Netherlands Entomological Society. 2001. Vol. 3. 577 p.
15. Sofronova EV. Problemy vyavleniya reliktovykh vidov nasekomykh na primere poluzhestkokrylykh (Heteroptera) khrebta Khamar-Daban [Problems of detecting relic insect species: a case study of Heteroptera in the Khamar-Daban Range]. In: *Razvitie geograficheskikh znaniy: nauchnyy poisk i novye metody issledovaniya. Materialy XVIII nauchnoy konferentsii molodykh geografov Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Development of geographical knowledge: scientific research and new methods of investigation. Proc. of the XVIII Conference of Young Geographers of Siberia and Far East]. Sofronova EV, editor. Irkutsk: VB Sochava Institute of Geography Publ.; 2014. pp. 49-51. In Russian

Received 15 March 2015;

Revised 28 April 2015

Accepted 19 May 2015

Sofronova Elena V, Cand. Sci. (Biol.), Research Assistant, Laboratory of Physical Geography & Biogeography, VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Ulan-Batorskaya Str., Irkutsk 664033, Russian Federation.

E-mail: aronia@yandex.ru

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 633.8+615.322

doi: 10.17223/19988591/30/7

Е.С. Васфилова¹, Р.И. Багаутдинова², Т.Ф. Оконешникова²

¹Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург, Россия

Некоторые особенности накопления фруктозосодержащих углеводов в травянистых лекарственных растениях

Изучены особенности накопления фруктозосодержащих углеводов, в том числе полифруктанов, в подземных органах 39 видов травянистых лекарственных растений, интродуцированных в условия Среднего Урала (подзона южной тайги). Исследования проводились в ботанических садах Уральского отделения РАН и Уральского федерального университета (г. Екатеринбург). Содержание фруктанов определяли в конце вегетационного сезона (сентябрь – начало октября). Выявлено статистически значимое влияние характера широтного (поясно-зонального) распространения видов на накопление фруктозосодержащих углеводов и степень их полимеризации. Способность синтезировать данные соединения снижена у видов, распространенных только в лесной зоне (бореальных и неморальных); виды, ареал которых заходит в степную зону умеренного пояса и в субтропический пояс, обладают повышенной способностью к накоплению фруктозосодержащих углеводов и более высоким относительным содержанием полифруктанов. Широта ареала, по-видимому, не имеет большого значения; виды, распространенные от бореальной зоны до субтропического пояса, значимо не отличаются по накоплению фруктанов и степени их полимеризации от видов, характерных только для степей умеренного пояса и субтропического пояса.

Ключевые слова: *фруктозосодержащие углеводы; содержание фруктанов; лекарственные растения.*

Введение

Одним из наиболее важных направлений в области изучения лекарственных растений является поиск новых эффективных иммуномодулирующих средств, оказывающих влияние на отдельные механизмы иммунных реакций. Иммуномодуляторы природного происхождения имеют преимущество перед синтетическими, поскольку они участвуют в качестве естественных агентов в обмене веществ в организме человека, а это значительно снижает риск возникновения аллергических реакций. Биологически

активные вещества, используемые в иммуномодулирующих препаратах растительного происхождения, относятся к различным группам химических соединений. В частности, В.А. Куркин [1] отмечает высокую биологическую активность фенилпропаноидов – производных коричных спиртов и оксикоричных кислот.

В последнее время в этой связи возрос интерес к растительным полисахаридам. Установлено, что гемицеллюлозы гетероксилан, арабиногалактан и арабинорамногалактан, а также фруктозосодержащие полисахариды (инулин и др.) обуславливают иммуномодулирующие и противовоспалительные свойства некоторых растений (эхинацеи пурпурной и близких видов). Инулин активирует иммунную систему, усиливая движение лейкоцитов к областям инфекции, увеличивая растворимость иммунных комплексов, разрушая бактерии, вирусы и другие микроорганизмы, стимулируя фибробласты и угнетая гиалуронидазу [2].

Сырье, богатое инулином, широко используется и в составе различных пищевых добавок, применяемых при заболевании сахарным диабетом [3]. Инулин способствует отложению гликогена в печени, улучшает инсулинообразующую функцию поджелудочной железы [4]. Получены данные, свидетельствующие о том, что инулин снижает уровень глюкозы в крови при пероральной нагрузке углеводами; отмечены снижение уровня сахара в крови и нормализация показателей жирового обмена у больных сахарным диабетом второго типа [5]. Молекулы инулина способны сорбировать значительное количество глюкозы и препятствовать ее всасыванию в кровь, а также стимулировать усвоение глюкозы без участия инсулина [6].

Таким образом, лекарственные растения, накапливающие фруктозосодержащие углеводы, могут быть предметом химического изучения и фармакологического скрининга с целью создания препаратов с иммуномодулирующей активностью и другими видами фармакологического действия.

Работа в этом направлении ведется, в частности, в ботанических садах Уральского отделения РАН и Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина – УрФУ (г. Екатеринбург). Здесь созданы коллекции видов лекарственных растений научной и народной медицины. На протяжении ряда лет у многих видов проанализировано содержание фруктозосодержащих углеводов. В результате выявлены виды растений, способные накапливать эти соединения в больших количествах [7–10] и представляющие интерес в качестве перспективных источников сырья для разработки лекарственных препаратов иммуномодулирующего и противодиабетического действия. Однако далеко не все растения способны синтезировать фруктозосодержащие углеводы в значительных количествах; это определяется особенностями их метаболизма. Накопление фруктанов, как и других биологически активных веществ, в значительной степени может быть связано с различными особенностями видов (ареалогическими, экологическими, биоморфологическими и т.д.). На основе изучения и выяв-

ления таких взаимосвязей возможен целенаправленный поиск перспективных для использования объектов.

Целью нашей работы явилась оценка влияния различных факторов (особенностей видов) на накопление фруктозосодержащих углеводов в растениях.

Материалы и методики исследования

Изучено 39 видов травянистых растений (табл. 1), выращенных в открытом грунте в ботанических садах Уральского отделения РАН и Уральского федерального университета, расположенных в г. Екатеринбурге (Средний Урал, подзона южной тайги). В большинстве случаев анализировали подземные органы растений, поскольку именно в них главным образом накапливаются фруктаны. По данным Д.Н. Оленникова, Н.И. Кашенко [11], накопление фруктанов в корнях растений разных видов составляет 5–50%, что может быть связано с их ролью энергетического источника, особенно в период весеннего возобновления роста.

Материал для анализа брали от растений, находившихся в среднегенеративном возрастном состоянии. Количество фруктозосодержащих углеводов определяли в конце вегетационного сезона (сентябрь – начало октября). Для каждого конкретного образца брали усреднённую пробу из 4–10 растений. Выделяли две фракции углеводов, содержащих фруктозу: низкомолекулярную, в состав которой входят фруктоза и фруктозосодержащие олигосахариды, и высокомолекулярную, включающую полифруктаны, в том числе инулин. Низкомолекулярную фракцию получали экстракцией сухого растительного образца 80%-ным этанолом. Из растительного остатка водой экстрагировали высокомолекулярную фракцию с последующим гидролизом полифруктанов до фруктозы 30%-ным раствором соляной кислоты. Определение фруктозы проводили спектрофотометрическим методом, с помощью реакции с резорцином [7, 12]. Суммарное количество фруктозосодержащих углеводов и содержание полифруктанов рассчитывали в процентах на воздушно-сухую массу.

Анализ проводили в период с 1993 по 2012 г. У ряда видов (*Helianthus tuberosus*, виды родов *Echinacea*, *Inula*, *Polymnia* и др.) содержание фруктанов исследовали на протяжении нескольких лет; часть видов проанализирована однократно. Поскольку количество изучаемых веществ меняется в зависимости от условий вегетационного сезона, не вполне корректно сравнивать у разных видов процентное содержание фруктанов, которое определяли в разные годы. При проведении статистической обработки для каждого вида использовали не абсолютные значения содержания фруктанов (в процентах), а балльную оценку, соответствующую тому диапазону, в котором находились эти значения в годы наблюдений для конкретного вида. В связи с этим все виды разделили на три группы (см. табл. 1):

- 1) количество фруктанов менее 10% – 1 балл;
- 2) количество фруктанов от 10 до 20% – 2 балла;
- 3) количество фруктанов свыше 20% – 3 балла.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Накопление фруктозосодержащих углеводов у изученных видов растений
[Accumulation of fructose-containing carbohydrates in the examined plant species]

Вид [Species]	Органы растений [Plant organs]	Семейство [Family]	Широтные группы видов* [Latitudinal species groups*]	Количество полифруктанов [Number of polyfructans]		Сумма фруктозо- содержащих углеводов [Sum of fructose- containing carbohydrates]		Степень полимеризации фруктанов [Degree of polymerization of fructans]	
				%	балл [score]	%	балл [score]	диапазон [range]	балл [score]
<i>Aconogonon weyrichi</i> (F.Schmidt.) Hara	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Polygonaceae Juss.	1	3,9	1	10,4	1	0,38	2
<i>Allium victorialis</i> L.	Луковицы и корни [Bulbs and roots]	Aliiaceae Agardh.	2	18,1–19,8	2	37,2–41,1	3	0,44–0,53	2
<i>Arctium lappa</i> L.	Корни [Roots]	Asteraceae Dumort.	2	30,6	3	59,2	3	0,52	2
<i>Asclepias syriaca</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asclepiadaceae R. Br.	2	6,0–10,8	1	14,5–16,8	2	0,36–0,66	2
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Saxifragaceae Juss.	1	0	1	3,4	1	0	1
<i>Campanula latifolia</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Campanulaceae Juss.	1	13,0	2	26,6	3	0,49	2
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Campanulaceae Juss.	3	28,1	3	47,7	3	0,59	2
<i>Cichorium intybus</i> L.	Корни [Roots]	Asteraceae Dumort.	2	0–4,5	1	22,7–40,0	3	0–0,20	1
<i>Codonopsis clematidea</i> (Schrenk) C.B. Clarke	Корни [Roots]	Campanulaceae Juss.	2	23,4	3	47,5	3	0,49	2
<i>Colchicum autumnale</i> L.	Клубнелуковицы [Corms]	Melanthiaceae Batsch	1	0	1	4–5	1	0	1
<i>Echinacea angustifolia</i> DC.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	4	22,7–49,1	3	29,3–54,1	3	0,65–0,91	3

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

Вид [Species]	Органы растений [Plant organs]	Семейство [Family]	Широтные группы видов* [Latitudinal species groups*]	Количество полифруктанов [Number of polyfructans]		Сумма фруктозо- содержащих углеводов [Sum of fructose- containing carbohydrates]		Степень полимеризации фруктанов [Degree of polymerization of fructans]	
				%	балл [score]	%	балл [score]	диапазон [range]	балл [score]
<i>Echinacea pallida</i> (Nutt.) Nutt.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	4	20,5–67,5	3	33,5–73,3	3	0,57–0,92	3
<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	3	20,7–38,9	3	30,4–54,1	3	0,55–0,72	3
<i>Echinops sphaerocephalus</i> L.	Корни [Roots]	Asteraceae Dumort.	4	40,0	3	49,0	3	0,82	3
<i>Eupatorium perfoliatum</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	2	26,1–32,2	3	46,1–48,7	3	0,57–0,66	3
<i>Grindelia robusta</i> Nutt.	Корни [Roots]	Asteraceae Dumort.	2	11,7	2	30,1	3	0,39	2
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	Клубни [Tubers]	Asteraceae Dumort.	2	23,7–37,2	3	36,7–68,7	3	0,46–0,73	3
<i>Inula helenium</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	3	18,0–48,0	3	30,6–72,2	3	0,37–0,81	3
<i>Inula magnifica</i> Lipsky	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	3	21,6–51,5	3	45,1–61,5	3	0,48–0,84	3
<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Rechb.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	2	37,8–42,9	3	51,1–54,1	3	0,74–0,79	3
<i>Polymnia sonchifolia</i> Poepp. & Endl.	Корневые клубни [Root tubers]	Asteraceae Dumort.	5	0	1	26,0–57,6	3	0	1
<i>Polymnia uvedalia</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	3	19,0–64,3	3	51,0–75,3	3	0,34–0,89	3
<i>Prunella grandiflora</i> (L.) Scholler	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Lamiaceae Lindl.	3	0	1	5,0–8,0	1	0	1
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Boraginaceae Juss.	1	4,0	1	13,0	2	0,31	1

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

Вид [Species]	Органы растений [Plant organs]	Семейство [Family]	Широтные группы видов* [Latitudinal species groups*]	Количество полифруктанов [Number of polyfructans]		Сумма фруктозо- содержащих углеводов [Sum of fructose- containing carbohydrates]		Степень полимеризации фруктанов [Degree of polymerization of fructans]	
				%	балл [score]	%	балл [score]	диапазон [range]	балл [score]
<i>Raphanus raphanistroides</i> (Makino) Nakai	Корнеплоды [Root tubers]	Brassica-ceae Burnett	1	0	1	13,4–24,3	2	0	1
<i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Ilijin	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	1	7,2–14,0	2	13,2–20,0	2	0,51–0,57	2
<i>Rhodiola rosea</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Crassula-ceae DC	1	0	1	3,1	1	0	1
<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	3	5,4	1	14,1	2	0,38	2
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	Корни [Roots]	Rosaceae Juss.	1	0	1	4,0	1	0	1
<i>Saussurea controversa</i> DC.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	1	4,5	1	11,5	2	0,39	2
<i>Scopolia carniolica</i> Jacq.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Solanaceae Juss.	1	0	1	5,1	1	0	1
<i>Scorzonera hispanica</i> L.	Корни [Roots]	Asteraceae Dumort.	4	27,2	3	46,2	3	0,59	2
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	Корни и стебли [Roots and stems]	Asteraceae Dumort.	4	0–6,9	1	13,0–21,2	2	0–0,33	1
<i>Solidago canadensis</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	2	0	1	4,5	1	0	1
<i>Symphytum caucasicum</i> M. Bieb.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Boragina-ceae Juss.	1	22,0–25,0	3	44,0–51,4	3	0,49–0,50	2
<i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg.	Корни [Roots]	Asteraceae Dumort.	6	36,4–41,8	3	56,4–69,0	3	0,58–0,70	3
<i>Telekia speciosa</i> Baumg.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	3	33,5	3	40,0	3	0,84	3

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

Вид [Species]	Органы растений [Plant organs]	Семейство [Family]	Широтные группы видов* [Latitudinal species groups*]	Количество полифруктанов [Number of polyfructans]		Сумма фруктозо- содержащих углеводов [Sum of fructose- containing carbohydrates]		Степень полимеризации фруктанов [Degree of polymerization of fructans]	
				%	балл [score]	%	балл [score]	диапазон [range]	балл [score]
<i>Tussilago farfara</i> L.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Asteraceae Dumort.	6	15,0	2	35,0	3	0,43	2
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	Корневища и корни [Rhizomes and roots]	Melanthiaceae Batsch	1	0	1	3,8	1	0	1

Примечание. *Широтные группы видов: 1 – бореальные, бореально-неморальные и неморальные; 2 – бореально-неморально-степные и распространённые от бореальной зоны умеренного пояса до субтропического пояса; 3 – неморально-степные и распространённые от неморальной зоны умеренного пояса до субтропического пояса; 4 – степные и распространённые от степной зоны умеренного пояса до субтропического пояса; 5 – субтропические и тропические (1 вид); 6 – плуризональные (2 вида).

[Note. *Latitudinal species groups: 1 - boreal, boreal-nemoral and nemoral; 2 - boreal-nemoral-steppe and species distributed from the boreal zone of the temperate zone to the subtropical zone; 3 - nemoral-steppe and species distributed from the nemoral zone of the temperate zone to the subtropical zone; 4 - steppe species and species distributed from the steppe zone of the temperate zone to the subtropical zone; 5 - subtropical and tropical (1 species); 6 - plurizonal (2 species)]

Размах значений количества фруктозосодержащих углеводов у растений третьей группы оказался значительным, особенно у видов, которые изучались наиболее детально. Но дальнейшее подразделение этой группы вряд ли возможно в связи с трудностями дифференциации растений по содержанию фруктанов в пределах данной группы.

Изучали также степень полимеризации фруктозы, которую определяли как отношение процентного содержания полифруктанов к суммарному количеству фруктозосодержащих углеводов (в процентах) и рассчитывали для каждого отдельного образца сырья. Степень полимеризации может сильно меняться в течение года; наиболее высока она в конце лета – начале осени. В статье представлены результаты анализа сырья, собранного в этот период. По данному показателю растения распределены на три группы (см. табл. 1):

- 1 – степень полимеризации низкая, от 0 до 0,3;
- 2 – степень полимеризации от 0,35 до 0,6;
- 3 – степень полимеризации высокая, от 0,6 до 0,9.

Для выяснения влияния различных факторов (биологических особенностей видов) на накопление фруктозосодержащих углеводов и степень их полимеризации проводили однофакторный дисперсионный анализ с использованием программы StatSoft STATISTICA 6.0 for Windows. Из анализа исключали градации факторов, которым соответствовало менее 5 видов.

Результаты исследования и обсуждение

Как известно, фруктозосодержащие углеводы могут накапливаться в больших количествах у видов из семейств Астровые и Колокольчиковые [3]. По нашим данным (см. табл. 1), содержание этих веществ у растений сем. Астровые варьирует в довольно широких пределах. Большинство изученных видов этого семейства обладает повышенной способностью к биосинтезу фруктанов. В этой связи особо следует отметить *Helianthus tuberosus*, *Arctium lappa*, *Cichorium intybus*, *Echinops sphaerocephalus*, *Scorzonera hispanica*, *Taraxacum officinale*, виды родов *Echinacea* Moench, *Inula* L., *Polymnia* L., которые могут накапливать до 40% фруктанов и более. Высоким оказалось содержание суммы фруктанов в подземных органах мать-и-мачехи (до 35%); данные о присутствии фруктанов в растениях этого вида приводят также Д.Н. Оленников, Н.И. Кащенко [11]. Однако у ряда видов сем. Астровые (*Solidago canadensis*, *Saussurea controversa* и некоторых других) количество этих веществ оказалось низким.

Изученные нами виды семейства Колокольчиковые (*Campanula rapunculoides*, *C. latifolia*, *Codonopsis clematidea*) характеризуются высоким содержанием фруктанов (см. табл. 1). Оценить способность других семейств к накоплению фруктанов на изучавшемся материале не представляется возможным, поскольку они представлены одним (редко двумя) видом. Стоит отметить, что в этих семействах встречаются виды, способные синте-

зировать данные соединения в больших количествах, например *Symphytum caucasicum* (сем. Boraginaceae), *Allium victorialis* (сем. Alliaceae). Возможно, представляет интерес более подробное изучение видов этих семейств с целью поиска перспективных источников ценного сырья.

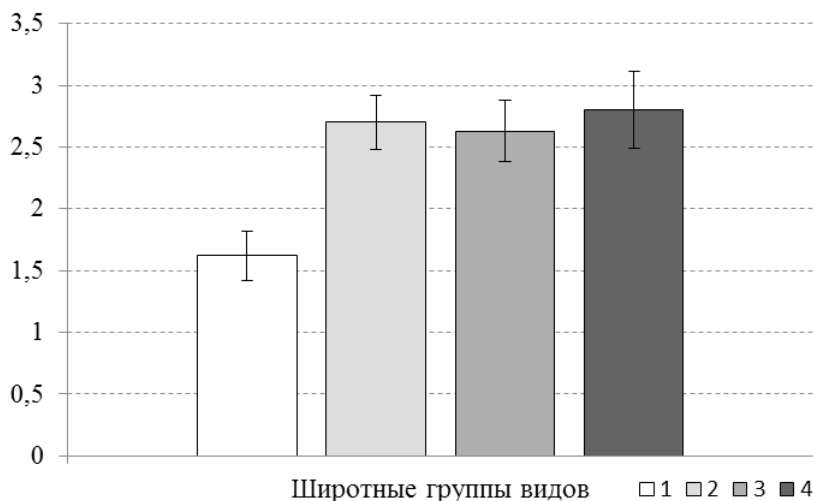


Рис. 1. Влияние особенностей широтного распространения видов на накопление суммы фруктозосодержащих углеводов.

По оси абсцисс – широтные группы видов (см. обозначения к табл. 1).

По оси ординат – суммарное количество фруктозосодержащих углеводов, баллы (показаны средние арифметические значения по группам и их ошибки)

[Fig. 1. Influence of the features of latitudinal species distribution on the accumulation of the sum of fructose-containing carbohydrates. On the abscissa axis - Latitudinal species groups (see the Symbols to the Table 1).

On the ordinate axis - The total sum of fructose-containing carbohydrates, in scores (arithmetic means in the groups and their errors are shown)]

Анализ показал значимое влияние особенностей широтного распространения видов (см. табл. 1) на накопление фруктозосодержащих углеводов ($F = 6,59$, $p = 0,0014$ для суммы фруктозосодержащих углеводов; $F = 5,16$, $p = 0,0051$ для полифруктанов) (рис. 1, 2). Изучаемые виды распределены по следующим широтным (поясно-зональным) группам (в анализ не включали один тропический и два плуризональных вида):

1) бореальные (растения таежной зоны), неморальные (растения зоны широколиственных лесов) и бореально-неморальные;

2) бореально-неморально-степные и распространенные от бореальной зоны умеренного пояса до субтропического (и в ряде случаев тропического) пояса;

3) неморально-степные и распространенные от неморальной зоны умеренного пояса до субтропического (и тропического) пояса;

4) степные и распространенные от степной зоны умеренного пояса до субтропического (и тропического) пояса.

Установлено, что накопление суммы фруктозосодержащих углеводов, а также полифруктанов статистически значимо ниже у видов группы 1 по сравнению с группами 2, 3 и 4 (см. рис. 1, 2). Таким образом, способность синтезировать фруктозосодержащие углеводы, очевидно, снижена у видов, распространенных только в лесной зоне (бореальных и неморальных). Виды, ареал которых заходит в степную зону умеренного пояса и в субтропический пояс (группы 2, 3, 4), обладают повышенной способностью к накоплению изученных соединений. При этом широта ареала, по-видимому, не имеет большого значения: так, виды, распространенные от бореальной зоны до субтропического пояса (группа 2), статистически значимо не отличаются по накоплению фруктозосодержащих углеводов от видов, характерных только для степной зоны умеренного пояса и для субтропического пояса (группа 4).

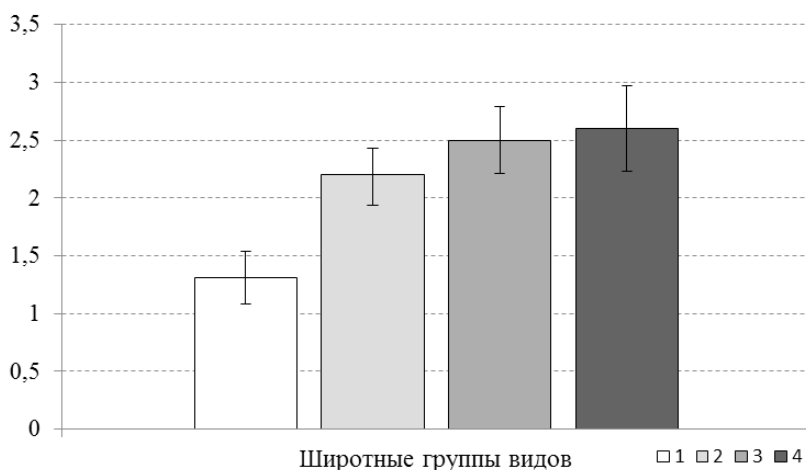


Рис. 2. Влияние особенностей широтного распространения видов на накопление полифруктанов.

По оси абсцисс – широтные группы видов (см. обозначения к табл. 1).

По оси ординат – содержание полифруктанов, баллы (показаны средние арифметические значения по группам и их ошибки)

[Fig. 2. The influence of the features of latitudinal species distribution on the accumulation of polyfructans.

On the abscissa axis - Latitudinal species groups (see the designations to the Table 1).

On the ordinate axis - The amount of polyfructans, in scores (arithmetic means in the groups and their errors are shown)]

Вероятно, причинами меньшего накопления фруктозосодержащих углеводов у бореальных и неморальных видов являются относительно короткий вегетационный период и пониженная освещенность соответствующих ме-

стообитаний. Так, по данным А.Г. Исаченко и А.А. Шляпникова [13], суммарная солнечная радиация в таежных и широколиственно-лесных ландшафтах варьирует от 70 до 120 ккал/см² в год, в степных ландшафтах она составляет 100–120, а в субтропических – 120–170 ккал/см² в год.

Анализ влияния на синтез фруктозосодержащих углеводов встречаемости (распространения либо отсутствия) видов в каждой природной зоне отдельно показал статистически значимое более низкое содержание суммы фруктозосодержащих углеводов ($F = 9,71$, $p = 0,0353$) и полифруктанов ($F = 4,40$, $p = 0,0429$) у видов, распространенных в тундровой и лесотундровой зонах (табл. 2). С другой стороны, статистически значимо выше накопление фруктозосодержащих углеводов у видов, встречающихся в субтропических степных и пустынно-степных ландшафтах ($F = 4,51$, $p = 0,0405$ для суммы фруктозосодержащих углеводов; $F = 4,68$, $p = 0,0371$ для полифруктанов). Способность к суммарному накоплению фруктозосодержащих углеводов статистически значимо выше ($F = 4,48$, $p = 0,0411$) и у видов, область распространения которых захватывает территорию Южной Азии (тропический пояс).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Взаимосвязь содержания фруктозосодержащих углеводов
с особенностями распространения изученных видов**
[Interrelation of the content of fructose-containing carbohydrates
with the features of distribution of the studied species]

Особенности распространения видов [Features of species distribution]		Суммарное содержание фруктозосодержащих углеводов, баллы [Total content of fructose-containing carbohydrates, score]	Содержание полифруктанов, баллы [Content of poly- fructans, scores]
Распространение в тундре и лесотундре [Distribution in tundra and forest tundra]	отсутствуют [absent]	$2,6 \pm 0,14$	$2,2 \pm 0,16$
	встречаются [found]	$1,7 \pm 0,25$	$1,4 \pm 0,30$
Распространение в субтропических степных и пустынно-степных областях [Distribution in subtropical steppe and desert-steppe areas]	отсутствуют [absent]	$2,1 \pm 0,17$	$1,7 \pm 0,19$
	встречаются [found]	$2,7 \pm 0,20$	$2,4 \pm 0,23$

Как показали наши исследования, содержание высокомолекулярных фруктанов в большинстве случаев тесно взаимосвязано с накоплением суммы фруктозосодержащих углеводов; соответствующий коэффициент корреляции колеблется у более детально изученных видов (*Echinacea pallida*, *E. purpurea*, *Helianthus tuberosus*, *Inula helenium*, *Polymnia uvedalia*) от 0,59 до 0,97 и является статистически значимым. Однако у некоторых видов на-

капливаются почти исключительно олигофруктаны, а полифруктаны присутствуют в очень малых количествах либо вообще не обнаруживаются: это, в первую очередь, *Polymnia sonchifolia*, а также *Cichorium intybus*, *Raphanus raphanistroides*, *Silybum marianum* (см. табл. 1). Таким образом, резкие различия в степени полимеризации фруктозы встречаются у видов не только в пределах одного семейства, но даже в пределах одного рода – *Polymnia*. Крайне низкая степень полимеризации у *P. sonchifolia* (якона), по нашим данным, не зависит от срока сбора материала для анализа, ее нельзя связать с сезонными явлениями в жизни растений. В отношении цикория, дайкона и рапшора необходимы дальнейшие исследования.

Изучение влияния на степень полимеризации фруктозы особенностей распространения изученных видов показало, что она статистически значительно ниже у бореальных и неморальных видов ($F = 5,48$, $p = 0,0037$; рис. 3).

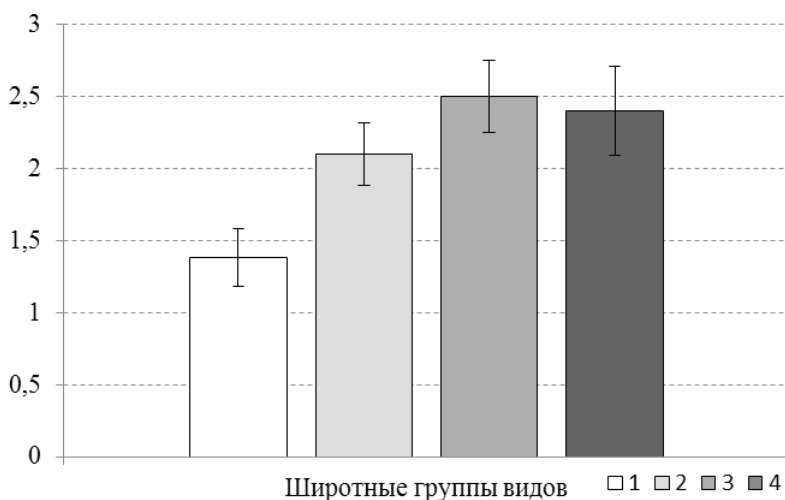


Рис. 3. Влияние особенностей широтного распространения видов на степень полимеризации фруктозы.

По оси абсцисс – широтные группы видов (см. обозначения к табл. 1).

По оси ординат – степень полимеризации фруктозы, баллы (показаны средние арифметические значения по группам и их ошибки)

[Fig. 3. Influence of the features of latitudinal species distribution on the degree of fructose polymerization.

On the abscissa axis - Latitudinal species groups (see the Symbols to the Table 1).

On the ordinate axis - Degree of fructose polymerization, in scores (arithmetic means of the groups and their errors are shown)]

Для видов, область распространения которых захватывает степную зону и субтропический пояс, характерна повышенная способность к полимеризации фруктозы. Возможно, это связано с особенностями температурного режима в различных зонах. Известно, что в зимний период уменьшение

длины дня и понижение температуры ведут к деполимеризации и резкому снижению содержания полифруктанов и накоплению в результате их гидролиза осмотически активных олигосахаридов (сахарозы, фруктозы и др.) Это обуславливает морозоустойчивость растений и благоприятствует возобновлению их роста весной [14, 15]. Возможно, сниженная степень полимеризации фруктанов у бореальных и неморальных растений в начале осени также носит адаптивный характер, но для ответа на этот вопрос необходимы дальнейшие исследования.

Помимо широтного распространения, изучался ряд других биологических особенностей видов, не оказавших, как установлено в результате анализа, статистически значимого влияния на накопление фруктозосодержащих углеводов:

- *принадлежность к определенным долготным группам* (в анализ включали виды евразийские; европейско-западноазиатские; европейско-югозападноазиатские и европейские; южно-сибирские и дальневосточные; северо-американские). Возможно, отсутствие влияния данного фактора связано с тем, что каждая долготная группа включает виды, распространенные в различных природных зонах, и поэтому гетерогенна по отношению к климатическому (температурному) фактору, который, как показано выше, играет большую роль в регуляции процессов биогенеза фруктозосодержащих углеводов;

- *особенности высотного распространения* (в анализ включали виды равнинные; равнинные и горно-лесные; горно-лесные и высокогорные (субальпийские и альпийские); распространенные от равнин до высокогорий);

- *жизненная форма по системе И.Г. Серебрякова* (в анализ включали стержнекорневые, длиннокорневищные, короткокорневищные растения);

- *отношение к увлажнению* (проанализированы группы мезогигро- и гигромезофитов; мезофитов; ксеромезо- и мезоксерофитов);

- *отношение к освещенности* (проанализированы светолюбивые и теневыносливые виды).

Отсутствие значимого влияния указанных факторов (биологических особенностей видов) на накопление фруктозосодержащих углеводов может быть связано также с ограниченным числом изученных видов лекарственных растений. Не исключено, что при увеличении количества изучаемых объектов могут выявиться новые факторы, влияющие на интенсивность биосинтеза фруктанов в травянистых растениях.

Заключение

В результате проведенного исследования выявлено значимое влияние на накопление фруктозосодержащих углеводов и степень их полимеризации характера широтного (поясно-зонального) распространения изученных видов лекарственных растений. Установлено, что способность синтезировать

данные соединения снижена у видов, распространенных только в лесной зоне, а виды, ареал которых заходит в степную зону умеренного пояса и в субтропический пояс, обладают повышенной способностью к накоплению фруктозосодержащих углеводов, при этом степень их полимеризации выше. Это, очевидно, связано с влиянием природно-климатических условий (освещенность местообитаний, длина вегетационного периода, температурный режим). Полученные результаты дают возможность выделить факторы, влияющие на накопление фруктозосодержащих углеводов травянистыми растениями, и определить направления поиска видов, перспективных в качестве источников лекарственного сырья.

Литература

1. Куркин В.А. Фармакогнозия : учебник для фармацевтических вузов. 2-е изд., перераб. и доп. Самара : ООО «Офорт» ; ГОУ ВПО «СамГМУ Росздрава», 2007. 1239 с.
2. Burick J., Quick H., Wilson T. Лечебные свойства эхинацеи // ЭЖ Провизор. 1998. Вып. 4. (Перевод С. Гаряевой). URL: http://www.provisor.com.ua/archive/1998/N4/ekhinac.php?part_code=8&art_code=1034
3. Лекарственное растительное сырье. Фармакогнозия : учеб. пособие / под ред. Г.П. Яковлева. СПб. : СпецЛит., 2006. 845 с.
4. Избранные лекции по фармакогнозии: учеб. пособие / В.Ф. Левинова, М.Д. Решетникова, А.В. Хлебников и др. ; под ред. Г.И. Олешко. Пермь : Пермская государственная фармацевтическая академия, 2006. 305 с.
5. Митрофанова И.Ю., Яницкая А.В. Определение суммарного содержания полифруктанов и динамики их накопления в корневищах и корнях девясила высокого (*Inula helenium* L.), произрастающего в Волгоградской области // Химико-фармацевтический журнал. 2013. Т. 47, № 3. С. 45–47.
6. Файзилова З.Т. Изучение влияния гликоинувита на течение экспериментальной гипергликемии // Сибирский медицинский журнал (Иркутск). 2009. Т. 85, № 2. С. 99–100.
7. Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Оконешникова Т.Ф. Локализация и состав фруктозосодержащих углеводов у растений разных семейств // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты. М., 2001. Вып. 5. С. 78–88.
8. Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Оконешникова Т.Ф. Фруктозосодержащие углеводы растений разных семейств – локализация и состав // Химия и компьютерное моделирование. Бутлеровские сообщения. 2001. Т. 2, № 5. С. 13–16.
9. Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Оконешникова Т.Ф., Рымарь В.П. Итоги многолетних исследований комплекса углеводов инулиновой природы у разных видов растений // Итоги интродукции и селекции травянистых растений на Урале. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2008. Вып. 2. С. 151–171.
10. Васфилова Е.С., Багаутдинова Р.А. Особенности накопления фруктанов в подземной части *Echinacea pallida* (Nutt.) Nutt. при интродукции в условия Среднего Урала // Растительные ресурсы. 2008. Т. 44, вып. 4. С. 108–115.
11. Оленников Д.Н., Кащенко Н.И. Полисахариды. Современное состояние изученности: экспериментально-наукотметрическое исследование // Химия растительного сырья. 2014. № 1. С. 5–26.
12. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Л. : Колос, 1972. 456 с.

13. Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Природа мира: Ландшафты. М. : Мысль, 1989. 504 с.
14. Gonzalez B., Boucaud J., Salette J., Langlois J. Fructan and cryoprotection in ryegrass (*Lolium perenne* L.) // New Phytologist. 1990. № 115. P. 319–323.
15. Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Тюкавин Г.Б., Рымарь В.П. Морфометрические признаки и химический состав растений яконо при интродукции на Среднем Урале // Сельскохозяйственная биология. 2003. № 1. С. 46–53.

Поступила в редакцию 15.10.2014 г.; повторно 24.02.2015 г.; принята 23.04.2015 г.

Авторский коллектив:

Васфилова Евгения Самуиловна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории интродукции травянистых растений Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: euvas@mail.ru

Багаутдинова Равиля Исаевна – канд. биол. наук, с.н.с. Ботанического сада Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: botsadurfu@mail.ru

Оконешникова Татьяна Федоровна – с.н.с. Ботанического сада Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: botsadurfu@mail.ru

Vasfilova ES, Bagautdinova RI, Okoneshnikova TF. Some features of the accumulation of fructose-containing carbohydrates in herbaceous medicinal plants. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* – *Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):96–112. doi: 10.17223/19988591/30/7 In Russian, English summary

Evgeniya S. Vasfilova¹, Ravilya I. Bagautdinova², Tat'yana F. Okoneshnikova²

¹Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

²Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russian Federation

Some features of the accumulation of fructose-containing carbohydrates in herbaceous medicinal plants

The aim of our work was to estimate the influence of various factors (arealogical, ecological and other features of the species) on the accumulation of fructose-containing carbohydrates in plants. We conducted the studies in the Botanical Garden of the Ural Branch of the RAS and in the Botanical Garden of Ural Federal University (Yekaterinburg). We studied the features of accumulation of fructose-containing carbohydrates, including polyfructans, in the underground parts of 39 species of herbaceous medicinal plants grown in the conditions of the Middle Urals (southern taiga). We determined the content of fructans at the end of the vegetation season (September - early October). Since the content of fructans varies according to the conditions of the growing season, this parameter was evaluated for each species not in absolute terms (in percentage), but in numerical score, corresponding to the range in which these values existed during the years of observation for a particular species.

We showed that most of the studied species of the family Asteraceae enhanced the accumulation of fructans. However, in some species of this family the number of these substances was low. The one-way ANOVA method revealed a significant effect on the accumulation of fructose-containing carbohydrates and the degree of their polymerization of the character of latitudinal (zonal) distribution of the studied species. The ability to synthesize fructans and the relative content of polyfructans was decreased in species that are distributed only in the forest zone (boreal and nemoral). Species,

which are distributed in steppes of the temperate zone and in the subtropical zone, have an increased ability to accumulate fructans, and the degree of their polymerization was higher. Probably, the reasons for reducing the accumulation of fructose-containing carbohydrates in boreal and nemoral species are relatively short growing season and reduced illumination in appropriate habitats. The breadth of the area, apparently, does not really matter; species which are distributed from the boreal zone up to the subtropical zone do not differ significantly in the accumulation of fructans and the degree of their polymerization from the species which are distributed only in the steppes of the temperate zone and in the subtropical zone. So, the obtained results make it possible to identify some factors that affect the accumulation of fructose-containing carbohydrates in herbaceous plants.

The article contains 3 Figures, 2 Tables, 15 References.

Key words: fructose-containing carbohydrates; content of fructans; medicinal plants.

References

1. Kurkin VA. Farmakognosiya. Uchebnik dlya farmatsevticheskikh vuzov [Pharmacognosy. Textbook for pharmaceutical high schools]. 2nd ed. Samara: Ofort Publ; SamGMU Roszdruva Publ.; 2007. 1239 p. In Russian
2. Burick J, Quick H, Wilson T. Lechebnye svoystva ekhinatsei [Medicinal properties of Echinacea]. Garyaeva S, translated from English. *Provizor*. 1998;4. [Electronic resource]. Available at: http://www.provizor.com.ua/archive/1998/N4/ekhinac.php?part_code=8&art_code=1034 (accessed 28.04.2015). In Russian
3. Lekarstvennoe rastitel'noe syr'e. Farmakognosiya: uchebnoe posobie [Medicinal vegetative raw material. Pharmacognosy: study guide]. Yakovlev GP, editor. St. Petersburg: SpetsLit. Publ.; 2006. 845 p. In Russian
4. Levinova VF, Reshetnikova MD, Khlebnikov AV, Startseva NA, Yakovlev AB, Korepanova NS, Ivanova GA. Izbrannye lektsii po farmakognozii: uchebnoe posobie [Selected lectures in Pharmacognosy: study guide]. Oleshko GI, editor. Perm': Permskaya gosudarstvennaya farmatsevticheskaya akademiya Publ.; 2006. 305 p. In Russian
5. Mitrofanova IYu, Yanitskaya AV. Assay of the total content and dynamics of the accumulation of polyfructans in the rhizomes and roots of the elecampane (*Inula helenium* L.) grown in the Volgograd region. *Pharmaceutical Chemistry Journal*. 2013;47(3):169-171. doi: 10.1007/s11094-013-0918-1
6. Fayzieva ZT. Study of glikoinuvit influence on the course of experimental hyperglycemia]. *Sibirskiy meditsinskiy zhurnal (Irkutsk)*. 2009;85(2):99-100. In Russian
7. Bagautdinova RI, Fedoseeva GP, Okoneshnikova TF. Lokalizatsiya i sostav fruktozosoderzhashchikh uglevodov u rasteniy raznykh semeystv [Localization and composition of fructose-containing carbohydrates in plants of different families]. In: *Netraditsionnye prirodnye resursy, innovatsionnye tekhnologii i produkty* [Nontraditional natural resources, innovative technologies and products]. Zelenkov VN, editor. Moscow: RAEN-MAANOI Publ.; 2001. pp. 78-88. In Russian
8. Bagautdinova RI, Fedoseeva GP, Okoneshnikova TF. Fruktozosoderzhashchie uglevody rasteniy raznykh semeystv – lokalizatsiya i sostav [Fructose-containing carbohydrates of plants of different families - the localization and composition]. *Khimiya i komp'yuternoe modelirovanie. Butlerovskie soobshcheniya*. 2001;2(5):13-16. In Russian
9. Bagautdinova RI, Fedoseeva GP, Okoneshnikova TF, Rymar' VP. Itogi mnogoletnikh issledovaniy kompleksa uglevodov inulinovoy prirody u raznykh vidov rasteniy [The results of long-term research of carbohydrate complex of inulin nature in different plant

- species]. In: *Itogi introduktsii i selektsii travyanistykh rasteniy na Urale* [Results of the introduction and selection of herbaceous plants in the Urals]. Fedoseeva GP, editor. Yekaterinburg: Ural'skiy universitet Publ.; 2008. pp. 151-171. In Russian
10. Vasfilova ES, Bagautdinova RI. The peculiarities of the fructans accumulation in underground part of *Echinacea pallida* (Asteraceae) under introducing in the Middle Urals]. *Rastitel'nye resursy*. 2008;44(4):108-115. In Russian, English Summary
11. Olennikov DN, Kashchenko NI. Polysaccharides. Current state of knowledge: an experimental scientometric investigation. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ya*. 2014;1:5-26. doi: [org/10.14258/jcprm.1401005](https://doi.org/10.14258/jcprm.1401005) In Russian, English Summary
12. Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy [Methods of Biochemical Plant Research]. Ermakov AI, editor. Leningrad: Kolos Publ.; 1972. 456 p. In Russian
13. Isachenko AG, Shlyapnikov AA. Priroda mira: Landshafty [The nature of the world: Landscapes]. Moscow: Mysl' Publ.; 1989. 504 p. In Russian
14. Gonzalez B, Boucaud J, Salette J, Langlois J. Fructan and cryoprotection in ryegrass (*Lolium perenne* L.). *New Phytologist*. 1990;115:319-323. doi: [10.1111/j.1469-8137.1990.tb00458.x/epdf](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00458.x/epdf)
15. Bagautdinova RI, Fedoseeva GP, Tyukavin GB, Rymar' VP. Morphometric determinants and chemical structure in yakon plants during their introduction in Middle Ural]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya – Agricultural biology*. 2003;1:46-53. In Russian

Received 15 October 2014;

Revised 24 February 2015;

Accepted 23 April 2015

Authors info:

Vasfilova Evgeniya S, Cand. Sci. (Biol.), Laboratory of Introduction of Herbaceous Plants, Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8th of March Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: euvas@mail.ru

Bagautdinova Ravilya I, Cand. Sci. (Biol.), Botanical Garden, Ural Federal University named after the first President of Russia BN Yeltsin, 19 Mira Str., Yekaterinburg 620002, Russian Federation.

E-mail: botsadurfu@mail.ru

Okoneshnikova Tat'yana F, Botanical Garden, Ural Federal University named after the first President of Russia BN Yeltsin, 19 Mira Str., Yekaterinburg 620002, Russian Federation.

E-mail: botsadurfu@mail.ru

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 575.224.23

doi: 10.17223/19988591/30/8

**Н.В. Литвяков^{1,2,3}, М.В. Халюзова^{1,3}, Р.М. Тахауов^{1,4},
А.Э. Сазонов^{1,4}, Д.С. Исубакова¹, Е.В. Брониковская¹, Е.Н. Альбах¹,
М.А. Большаков³, С.А. Коростелев⁵, А.Б. Карпов^{1,4}**

¹ Северский биофизический научный центр ФМБА России, г. Северск, Россия

² Томский научно-исследовательский институт онкологии, г. Томск, Россия

³ Национальный исследовательский Томский государственный университет,
г. Томск, Россия

⁴ Сибирский государственный медицинский университет Минздрава России,
г. Томск, Россия

⁵ ООО «Геномед», г. Москва, Россия

Аберрации числа копий ДНК в лимфоцитах крови лиц, подвергавшихся профессиональному облучению, как потенциальный маркёр их высокой радиочувствительности

Работа выполнена при поддержке ФМБА России (государственный контракт № 56.004.14.0 от 18.02.2014 г.) и гранта РФФИ 13-04-01970.

Представлены результаты исследования вариаций числа копий – *copy number variation (CNV)*, возникающих *de novo* у работников Сибирского химического комбината, подвергавшихся длительному радиационному воздействию. Исследование проведено на микроматрицах (ДНК-чипах) высокой плотности фирмы «Affymetrix» (США) «CytoScan™ HD Array». Изучена кровь 46 здоровых работников мужского пола, которые в процессе профессиональной деятельности подвергались длительному внешнему радиационному воздействию. Средняя доза внешнего облучения составила $281,7 \pm 38,7$ мЗв, медиана – 196,4 мЗв, интерквартильный размах – 160,1–288,7 мЗв. Установлено, что длительное радиационное воздействие может индуцировать в лимфоцитах крови CNV. У 19 из 46 работников в лимфоцитах крови выявлены не менее одной образовавшейся *de novo* CNV. Эти 19 работников были включены в опытную группу; работники без возникших *de novo* CNV (27 человек) включены в контрольную группу. В общей сложности у работников опытной группы обнаружено 39 индуцированных *de novo* CNV различных типов. Из них: 11 мозаичных амплификаций, 2 мозаичные делеции, 26 CNV, отражающихся на структуре аллельных пиков и протяжённостью > 100 kbp (21 делеция и 5 амплификаций). У 9 работников общее количество протяжённых CNV было более 5. С учётом одинаковой дозы внешнего радиационного воздействия в контрольной и опытной группах

($p = 0,6785$) проведённый анализ позволяет предположить у индивидов опытной группы высокий уровень радиочувствительности, что подтверждает повышенная частота aberrантных клеток и парных фрагментов хромосом (по результатам рутинного цитогенетического анализа) у работников, имеющих индуцированные *de novo* CNV (опытная группа), по сравнению с контрольной группой.

Ключевые слова: вариации числа копий; CNV; цитогенетические аномалии; индивидуальная радиочувствительность; низкоинтенсивное радиационное воздействие; микроматричный анализ.

Введение

При радиационном воздействии в ДНК клеток могут индуцироваться одонитевые разрывы (single strand breaks – SSB), двунитевые разрывы (double strand breaks – DSB) и ДНК-белковые сшивки [1, 2]. Большинство повреждений ДНК может быть быстро и эффективно восстановлено эндогенными системами репарации. Однако у некоторых индивидов наблюдаются нарушения системы репарации, которая оказывается не в состоянии обнаружить и / или эффективно репарировать нарушения ДНК, что приводит к высокой индивидуальной радиочувствительности (ИРЧ). Нерепарированные или неправильно репарированные одонитевые и двунитевые (главным образом) разрывы ДНК способствуют формированию точковых мутаций и хромосомных aberrаций. Ионизирующее излучение, помимо индукции хорошо известных нестабильных хромосомных aberrаций (таких, как хроматидные и хромосомные фрагменты, дицентрические, кольцевые хромосомы и др.) [3], способно вызывать образование стабильных цитогенетических аномалий: транслокаций, исследуемых при помощи метода FISH (fluorescence in situ hybridization) [4, 5], крупных делеций [6] и вариации числа копий ДНК (CNV – copy number variation), которые широко представлены в геноме и связаны с генетической изменчивостью, менделевскими заболеваниями и отчасти с мультифакториальными заболеваниями [7], тем не менее могут возникать в геноме *de novo* под действием радиации [8]. CNV или несбалансированные хромосомные аномалии в основном представлены делециями и микроделециями или амплификациями хромосомных локусов (структурные CNV) или отдельных хромосом (числовые CNV). Делеции и амплификации могут влиять на экспрессию генов, как правило, при делециях экспрессия генов, локализованных в делетированном регионе, снижена, при амплификациях – повышена [9, 10]. Как полагают X. Li с соавт. (2012), CNV могут являться одним из наиболее вероятных альтернативных механизмов, регулирующих ИРЧ. На лейкозных клетках человека, обладающих высокой радиочувствительностью, показано, что крупные CNV располагаются в геномных регионах, которые имеют функциональное значение для реализации механизмов репарации одонитевых и двунитевых разрывов ДНК, индуцируемых при радиационном воздействии. Авторы делают предположение о

том, что коррекция уровней экспрессии генов репарации ДНК за счёт делеций и амплификаций оказывает влияние на уровень радиационной чувствительности [11].

Исследования CNV давно проводятся с применением методов FISH и сравнительной геномной гибридизации (CGH – comparative genomic hybridization) (очень крупные CNV протяжённостью несколько сотен Mbp), а теперь и с помощью микроматричных технологий CGH-array и SNP-array, которые позволяют определять CNV очень малых размеров – от 2–5 kbp. Исследования возникновения *de novo* CNV под действием радиации и других генотоксических факторов – это совершенно новая область, известно лишь несколько работ в системе *in vitro*. Одна из них – это последняя работа M.F. Arlt с соавт. (2014) на культуре фибробластов. Установлена дозовая зависимость индукции CNV, частота образовавшихся *de novo* CNV статистически значимо превышала спонтанный уровень, начиная с дозы 1,5 Гр. Средний размер индуцированных радиацией CNV составил 288 kbp (2,7 kbp к 34,2 Mbp). Радиационно-индуцированные CNV располагались по всему геному, но наибольшая их концентрация отмечалась в «горячих» точках (в которых, как правило, находятся гены-супрессоры опухолевого роста и фрагильные участки хромосом) [8].

К сожалению, пока нет исследований индукции под действием радиации новых CNV в системе *in vivo* на экспериментальных животных, а также у лиц, подвергавшихся радиационному воздействию. Считается, что это технически трудно сделать в связи с низкой чувствительностью (20% мутантной ДНК) микроматричного SNP-array анализа. Предполагается, что в крови облучённых лиц частота клеток с новыми CNV будет ничтожно мала, поэтому их не удастся детектировать. Несмотря на указанные трудности, представляющиеся совершенно обоснованными с методических позиций, нами предпринята попытка исследования индукции новых CNV в клетках белой крови у лиц, подвергавшихся долговременному профессиональному облучению.

Планируя данное исследование, мы руководствовались следующими соображениями, позволяющими рассчитывать на получение обоснованных выводов:

1. Использование самых современных технологий анализа, а именно микроматрицы «CytoScan™ HD Array» («Affymetrix», США), которая обладает высокой чувствительностью (около 10% мутантной ДНК) и позволяет количественно оценивать мозаичные CNV.

2. Предполагается, что клетки с образовавшимися *de novo* CNV будут накапливаться (более 10%) и детектироваться, но только у индивидов, у которых есть нарушения системы репарации ДНК в клетках, иначе говоря, только у людей с высокой индивидуальной радиочувствительностью, и сама детекция образовавшихся *de novo* CNV в геномной ДНК крови этих индивидов будет свидетельствовать об их радиочувствительности.

Материалы и методики исследования

Характеристика обследованных лиц. Обследовано 46 здоровых работников мужского пола Сибирского химического комбината (СХК) – крупнейшего в мире предприятия атомной отрасли, которые в процессе профессиональной деятельности подвергались длительному радиационному воздействию (внешнему облучению). Исследование проводилось в соответствии с принципами Хельсинкской декларации 1964 г. (с изменениями 1975–2008 гг.) и с разрешения локального этического комитета Северского биофизического научного центра ФМБА России. Получены информированные согласия от всех работников СХК, участвовавших в данном исследовании.

Средняя суммарная доза внешнего облучения обследованных лиц составила $281,7 \pm 38,7$ мЗв, медиана – 196,4 мЗв, интерквартильный размах – 160,1–288,7 мЗв, минимальная – 100,8 мЗв, максимальная – 1 379,61 мЗв. Дозы облучения работников находились в пределах плато на дозовой кривой (100–500 мЗв), когда частота цитогенетических аномалий не увеличивается с ростом дозы облучения [12]. Только трое обследованных имели суммарные дозы более 1 Зв. Данные об индивидуальных дозах γ -излучения, измеренных с помощью фотоплёночных и термолюминесцентных дозиметров, получены из отдела охраны труда, ядерной и радиационной безопасности СХК (индивидуальный дозиметрический контроль персонала проводится с момента ввода в действие основных технологических процессов с 1953 г.). Средний возраст обследованных лиц составил $59,9 \pm 1,3$ (минимальный – 45 лет, максимальный – 77 лет). Источником медицинской информации являлся архив Северского биофизического научного центра ФМБА России, который содержит медицинские документы всех обследованных работников СХК [12].

Объектом исследования служила периферическая кровь, которую брали из вены утром натощак в стерильные контейнеры «Vacurette» с гепарином и EDTA. Кровь с гепарином использовали для стандартного цитогенетического анализа, из крови с EDTA выделяли ДНК для последующего микроматричного анализа.

Цитогенетический анализ. Для всех обследованных лиц проводили стандартный цитогенетический анализ лимфоцитов периферической крови. Для постановки культуры использовали цельную кровь, которую смешивали с культуральной средой и инкубировали в культуральных флаконах при 37°C в суховоздушном термостате. Все процедуры проводили в стерильных условиях с использованием ламинарного шкафа. Состав среды: 85% среды RPMI 1640, 15% эмбриональной телячьей сыворотки. В бакпечатки с 8 мл среды вносили 2 мл цельной крови и 2–2,5% фитогемагглютинаина («Sigma», США). После инкубации в течение 45 ч в культуры добавляли колхицин до конечной концентрации 0,06 мкг/мл и продолжали культивирование ещё 3 ч.

Для получения метафаз использовали общепринятую схему обработки материала: гипотонизация с помощью 0,56%-ного раствора KCl, содержащего 0,95% цитрата натрия; фиксация смесью этанола и ледяной уксусной кислоты. Рутинную окраску хромосом проводили красителем Гимза, приготовленным на фосфатном буфере. Хромосомный анализ осуществляли с помощью микроскопа «Leica DM2500» (Германия). У каждого индивида обследовали не менее 300 метафаз. Анализировали все виды аберраций хромосом, распознаваемых без кариотипирования. Из аберраций хромосомного типа – парные фрагменты, точечные парные фрагменты, кольцевые и дицентрические хромосомы, число хроматидных фрагментов; учитывали также хроматидные обмены (фигуры типа «крест») и полиплоидные клетки. Количественно результаты выражали в виде частоты аберрантных клеток и всех видов хромосомных аберраций на 100 проанализированных метафаз.

Выделение ДНК. ДНК из крови выделяли при помощи набора «QIAamp DNA Blood mini Kit» («Qiagen», Германия) в соответствии с инструкцией производителя (<http://www.qiagen.com/ru/products/catalog/sample-technologies/dna-sample-technologies/genomic-dna/qiaamp-dna-blood-mini-kit#resources>). «QIAamp DNA Blood mini Kit» позволяет существенно упростить выделение ДНК из крови благодаря спин-колонкам. Концентрацию и чистоту выделения ДНК оценивали на спектрофотометре «NanoDrop-2000» («Thermo Scientific», США). Концентрация составила от 50 до 150 нг/мкл, $A_{260}/A_{280} = 2,10\text{--}2,35$; $A_{260}/A_{230} = 2,15\text{--}2,40$. Целостность ДНК оценивалась при помощи капиллярного электрофореза на приборе «TapeStation» («Agilent Technologies», США) с использованием набора «Agilent Genomic DNA ScreenTape System Quick Guide» («Agilent Technologies», США). Фрагменты ДНК в основном имели массу более 48 kbp. Выделенная ДНК хранилась при -80°C в низкотемпературном морозильнике «Sanyo» (Япония) и использовалась для микроматричных исследований.

Микроматричный анализ. Микроматричный анализ проводили на микроматрицах (ДНК-чипах) высокой плотности фирмы «Affymetrix» (США) «CytoScan™ HD Array» (<http://www.affymetrix.com/eseach/search.jsp?pd=prod520004&N=4294967292>). «CytoScan™ HD Array» содержит 2 млн 670 тыс. маркёров – 1 млн 900 тыс. непалиморфных маркёров и более 750 тыс. одноклеотидных полиморфизмов (SNP), позволяющих определить структурные вариации более 36 тыс. генов. Наличие полиморфных маркёров на микроматрице позволяет также определить участки с потерей гетерозиготности (loss of heterozygosity – LOH). Процедуры пробоподготовки, гибридизации и сканирования проводили в соответствии с протоколом производителя на системе «Affymetrix GeneChip® Scanner 3000 7G» («Affymetrix», США). Для обработки результатов микрочипирования использовали программу «Chromosome Analysis Suite 2.0» («Affymetrix», США), которая разработана специально для анализа результатов исследований на

матрице «CytoScan™ HD Array». Во всех случаях показатель snpQC выше 15. При помощи программы в хромосомах определяли CNV – делеции и амплификации (Loss и Gain) размером не менее 100 kbp. Также определялись мозаичные делеции и амплификации (LossMosaic и GainMosaic). Микрочип «CytoScan™ HD Array» позволяет выявлять мозаичные мутации с чувствительностью 10% и более мутантной ДНК на фоне нормальной. В программе «Chromosome Analysis Suite 2.0» делеция представляется аллельными пиками (Allele Peaks) с двумя «полосками» на уровне 1 против 3 аллельных пиков (AA, AB, BB) в норме на уровне 2. Мозаичная делеция графически представляется 4 «полосками» (AAA, AAB, ABB, BBB) на уровне 1; мозаичная амплификация – 4 аллельными пиками на уровне 3 или 4 (полоски могут сливаться: AAA может сливаться с AAB, а ABB может сливаться с BBB, что свидетельствует о высокой представленности клона с мутацией); амплификация (Gain) представлена 2 аллельными пиками на уровне 3 или 4. Таким образом, «CytoScan™ HD Array» может использоваться для того, чтобы точно определить число копий всех хромосомных локусов от 0 до 4 в диплоидных клетках человека.

Статистические методы. Для выборок вычислялись M – среднее арифметическое, SE – стандартная ошибка и SD – среднее квадратичное отклонение. Для сравнения групп использовали непараметрический критерий Вилкоксона – Манна – Уитни с использованием пакета прикладных программ StatSoft STATISTICA 8.0 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

Трудности интерпретации. Наиболее сложной проблемой при проведении исследований *in vivo* является обнаружение образовавшихся *de novo* CNV. Это связано с тем, что CNV очень широко представлены в геноме человека и представляют значительный источник генетической вариабельности и изменчивости. Как показано, CNV связаны с человеческими мультифакториальными заболеваниями, такими как восприимчивость к ВИЧ-инфекции, аутизм, шизофрения, онкологические заболевания и др. При помощи полногеномных технологий (микроматричного и NGS анализов) в 2008–2009 гг. выявлено более 38 000 CNV (> 1 kbp в размере) и много других структурных вариаций (SVs, включая уравновешенные инверсии и транслокации) [7, 13]. Намного реже встречаются CNV размером более 100 kbp. В среднем существует > 1 000 CNV в геноме человека (размером более 100 kbp), которые объясняют геномную вариабельность 4 млн пар азотистых оснований [14, 15]. Все вариации числа копий ДНК закаталогизированы в базе данных геномных вариантов (DGV, <http://projects.tcag.ca/variation/>). В настоящий момент DGV содержит 353 126 CNV и 1 645 инверсий. CNV, включённые в базу данных DGV, составляют 29,7% человеческого генома. Все варианты CNV из базы DGV включены в программу «Chromosome Analysis Suite 2.0».

Таким образом, главная проблема заключалась в том, чтобы отличить образовавшиеся *de novo* CNV в организме обследуемого под действием генотоксических факторов (в нашем случае – длительное радиационное воздействие) от его геномных CNV, обусловленных нормальной генетической изменчивостью. Идентификация индуцированных *de novo* CNV при радиационном воздействии *in vivo* значительно отличается от экспериментов *in vitro*, когда могут быть отслежены изменения, происходящие после облучения, при сравнении генетического ландшафта до и после облучения у отдельных клеточных клонов. При исследовании индивидов, уже подвергшихся радиационному воздействию, такой подход не возможен, и возникает необходимость жёстких критериев отбора CNV, которые образовались *de novo*, и обязательное их сравнение с базой данных геномных вариантов. Нами разработаны критерии для обработки результатов микроматричного исследования и выявления образованных *de novo* CNV.

Все CNV рассмотрены и проанализированы «вручную». При этом не рассматривались CNV в теломерных и прецентромерных районах хромосом, так как в этих районах особенно высока частота CNV из базы DGV (нормальная генетическая изменчивость). Кроме того, возможны небольшие технические сбои при сканировании полиморфных и неполиморфных маркёров в этих регионах, которые могут обуславливать появление при анализе ложноположительных CNV.

В качестве образовавшихся *de novo* CNV под действием ионизирующего излучения всегда признавались мозаичные делеции и амплификации, которые имели 4 аллельных пика. Мозаичность означает, что суммарная ДНК крови содержит и нормальную ДНК, и ДНК клеток с мутацией (делецией или амплификацией кого-либо локуса). При наличии мозаичной CNV микроматрица позволяет количественно определить частоту мутантной ДНК на фоне нормальной.

Рассматривались только CNV размером более 100 kbp, они встречаются намного реже, чем CNV размером от 1 kbp. Считается, что в норме у человека менее 2–5 таких CNV. Большее их количество, как правило, может свидетельствовать о внешнем генотоксическом воздействии или происхождении данного индивида в результате родственных связей, это может наблюдаться в отдельных этнических группах, редко встречается как артефакт [15]. Если у обследованного работника СХК в крови наблюдалось более 5 CNV размером от 100 kbp, эти CNV рассматривались как кандидаты на происхождение *de novo*.

Образовавшиеся *de novo* CNV обязательно должны отражаться на структуре аллельных пиков (должно происходить явное сужение при делеции или увеличение при амплификации), а их границы не должны соответствовать известным границам CNV из базы данных DGV.

Разделение обследованных работников на группы. Согласно вышеперечисленным критериям общая когорта обследованных работников СХК, подвергавшихся облучению, была разделена на 2 группы. Если у обследо-

ванного работника находили хотя бы один участок с образовавшимся *de novo* CNV, его относили в опытную группу. Всех, у кого не найдено ни одного образовавшегося *de novo* CNV, относили в контрольную группу. В контрольную группу включено 27 человек, в опытную – 19 человек. Из них с мозаичными амплификациями – 9 человек (табл. 1, рис. 1).

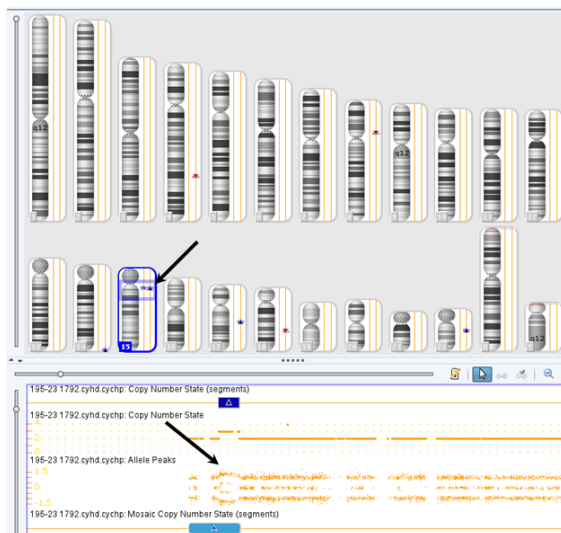


Рис. 1. Пример мозаичной амплификации 15-й хромосомы у работника #1792 (показана стрелкой)

[Fig. 1. Example of the mosaic amplification of chromosome 15]



Рис. 2. Мозаичная делеция 3-й хромосомы (показана стрелками) (работник #1490)

[Fig. 2. The mosaic deletion of chromosome 3]

Т а б л и ц а 1 [Table 1]
Хромосомная локализация, тип, размеры индуцированных *de novo* CNV и локализованные в регионе этих CNV гены
 [Location, type and size of CNV. Genes located in CNV]

№	#	Тип CNV <i>de novo</i> [<i>De novo</i> CNV type]	Локализация [Location]	Размер, kbp [Size, kbp]	Начальный маркер [Initial marker]	Конечный маркер [Terminal marker]	Гены в локусе CAN [Genes located in CNV]
1	178	GainMosaic	22q11.23-12.1	266	S-4PCJB	C-5QBRV	<i>IGLL3P, LRP5L, CRYBB2P1</i>
2	203	GainMosaic	11p11.12	532	C-7FLLK	S-4VZX	<i>LOC441601, LOC646813</i> <i>FHIT, PTPRG, LOC100506994, C3orf14, FEZF2, CADPS, LOC285401, SYNPR, SYNPR-AS1, SNTN, C3orf49, THOC7, ATXN7, PSMD6-AS2, PSMD6, PRICKLE2-AS1, LOC100287879, PRICKLE2, PRICKLE2-AS2, PRICKLE2-AS3, ADAMTS9, ADAMTS9-AS2, MIR548A2, MAGI1, MAGI1-AS1, SLC25A26, LRIG1, KBTBD8, MIR4272, SUCLG2, FAM19A1</i>
3	278	GainMosaic	3p14.2-14.1	7727	–	S-3EXOD	
4	394	LossMosaic	6q12	106	S-4QPOS	S-3FDAM	No
		Loss*	5q14.3	146	S-4TGZB	C-4WQCU	No
		Loss	18q12.1	141	S-4RASA	S-3HLHI	No
		GainMosaic	22q13.31	2044	C-3EHM	S-3FVAL	<i>TBC1D22A, LOC339685, FLJ46257, MIR3201, FAM19A5, LOC284933, MIR4535, LOC100128946</i>
5	450	Loss	3p24.3	144	C-4RQHI	S-3XJXW	No
		Loss*	13q21.31	163	C-7JMKF	S-3WXXWM	No
		Loss*	5q14.3	146	S-4TGZB	C-4WQCU	No
		Loss*	13q31.1	126	S-4EESI	C-5CTOQ	No
6	620	GainMosaic	4p16.1	420	C-3DTEQ	S-3GRIX	<i>ACOX3, TRMT44, GPR78, CPZ</i>
7	743	Loss	10q21.3	256	C-6QMPB	C-4UDDJ	<i>CTNNA3, LRRTM3</i>
		Loss	11q21	230	S-4HFBV	C-4LGPB	No
8	767	Loss	18q12.1	131	C-6BEIO	S-4BCAY	No

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

№	#	Тип CNV <i>de novo</i> [<i>De novo</i> CNV type]	Локализация [Location]	Размер, kbp [Size, kbp]	Начальный маркер [Initial marker]	Конечный маркер [Terminal marker]	Гены в локусе CAN [Genes located in CNV]
9	792	GainMosaic	10q22.1	134	C-6UNLC	C-6AHDO	<i>ADAMTS14</i>
		Loss	7p21.3	252	C-5NECB	C-4STGM	No
10	805	Gain	2q13	476	C-3FEMB	S-4DKPL	<i>RGPD5, RGPD6, LIMS3, LIMS3L, LIMS3- LOC440895, LOC440895, LOC100288570, LOC440894, MIR4267, MALL, MIR4436B2, MIR4436B1, NPHPI, LINC00116</i>
		Loss*	8p11.22	238	S-3FIUN	S-4IOLS	<i>ADAM2, IDO1, IDO2</i>
11	847	Loss	8p11.22	140	C-6IVAT	C-4LDXP	<i>ADAM5P, ADAM3A</i>
		Loss	4p15.33	104	C-3MOKG	S-3AOHG	No
12	879	Loss*	13q21.31	132	C-6EDLV	C-3NSAB	No
		Loss	2p13.3	124	C-3NSAB	C-4NNNN	<i>FBXO48, APLF</i>
13	1490	LossMosaic	3q12.3-13.11	1910	C-7BPZJ	S-3CAZH	<i>ZPLD1, MIR548A3</i>
		GainMosaic	15q11.2-13.1	4188	–	C-5CDXN	<i>PWRN2, PWRN1, NPAPI, SNRPN, SNURF, SNORD107, PAR-SN, PAR5, SNORD64, Группа SNORD108-116-29 UBE3A, ATP10A, MIR4715, LOC100128714, LOC503519, GABRB3, GABRA5, GABRG3, OCA2</i>
		Loss	14q11.2	263	S-3KVTR	C-4TKFT	No
		Gain*	3q25.31	105	S-3NIFX	C-3YNEU	<i>LEKRI</i>
		Gain*	4q31.1	101	S-3TWJM	S-4EWRM	<i>SCOC, LOC100129858, CLGN</i>
		Gain*	7p11.2	121	S-4PGGE	C-5ZZNA	No
14	1499	Loss	22q11.23-12.1	266	S-4PCJB	C-5QBRY	<i>IGLL3P, LRP5L, CRYBB2P1</i>
		Gain	10q11.22	1088	C-4NTNB	C-6LQLF	<i>PYRI, LOC643650, LOC728643, ANXA8, ANXA8L1, FAM25B, FAM25G, FAM25C, AGAP9, BMSIP6, BMSIP2, FAM35B2, ANTXR1, ANXA8L2, FAM21B, CTSIP2</i>
15	1502	GainMosaic	15q11.2-12	2754	–	C-6WKMN	Группа SNORD115-116-29, UBE3A, ATP10A, MIR4715, LOC100128714, LOC503519, GABRB3, GABRA5, GABRG3, OCA2

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

№	#	Тип CNV <i>de novo</i> [<i>De novo</i> CNV type]	Локализация [Location]	Размер, kbp [Size, kbp]	Начальный маркер [Initial marker]	Конечный маркер [Terminal marker]	Гены в локусе CAN [Genes located in CNV]
16	1557	Loss	14q11.2	574	S-3NMYC	C-4MIZE	No
17	1579	Loss	14q11.2	476	C-6AXUP	S-4PHQG	No
18	1620	GainMosaic	22q11.23-12.1	269	C-6XUNK	S-3SDXV	<i>IGLL3P, LRP5L, CRYBB2P1</i>
		GainMosaic	15q11.2	841	C-3OXJM	C-6VPEQ	<i>PWRN2, PWRN1</i>
19	1792	GainMosaic	22q11.23-12.1	266	S-4PCJB	C-5QBRV	<i>IGLL3P, LRP5L, CRYBB2P1</i>
		Loss	4q28.3	364	S-3IPLP	C-4AAEA	no
		Loss	18q21.2	102	C-5ETOT	S-3BDMC	<i>LOC100505474</i>

Примечание. Loss – делеция (потеря); Gain – амплификация (усиление); GainMosaic – мозаичная амплификация; LossMosaic – мозаичная делеция; * – область CNV отсутствует в базе DGV

[Note. Loss - deletion; Gain - amplification; GainMosaic - mosaic amplification; LossMosaic - mosaic deletion; * is absent in the DGV database].

Мозаичная делеция наблюдалась у 2 работников: в 3-й хромосоме у обследованного #1490 (рис. 2, слившиеся аллельные пики) и у работника 394 в длинном плече 6-й хромосомы (см. табл. 1). Всего у 12 работников выявлены образовавшиеся *de novo* делеции, которые удовлетворяют критериям 1 (не находились в теломерных и прецентромерных районах), 3 (размером более 100 kbp) и 4 (отражались на структуре аллельных пиков и их границы не соответствовали известным границам CNV из базы данных DGV). У 9 работников общее количество CNV размером > 100 kbp более 5, во всех этих случаях отмечались протяжённые делеции или амплификации (в том числе и мозаичные), которые в соответствии с критерием 4 классифицированы как индуцированные *de novo* CNV, а эти работники отнесены в опытную группу.

Геномная локализация и размеры индуцированных *de novo* CNV. В табл. 1 представлены хромосомные локализации, тип, размеры всех индуцированных *de novo* CNV и локализованные в регионе этих CNV гены. Всего у 19 работников СХК из опытной группы обнаружено 39 индуцированных *de novo* CNV различных типов. Из них 11 мозаичных амплификаций, 2 мозаичные делеции, 21 делеция и 5 амплификаций. Средний размер индуцированных *de novo* CNV составил 714 ± 228 kbp (минимальный – 101 kbp, максимальный – 7 727 kbp). Размер амплификаций (включая мозаичные) составил $1\,333 \pm 514$ kbp, размер делеций (включая мозаичные делеции) – 284 ± 78 kbp (p -value = 0,02 по критерию Вилкоксона – Манна – Уитни). Чаше возникают делеции, но их протяжённость статистически значимо меньше, чем амплификаций.

Индуцируемые *de novo* CNV распределены по геному и отмечаются во многих хромосомах (за исключением 1, 9, 12, 16, 17, 19, 20 и 21-й хромосом, что связано с малочисленностью выборки), в половых хромосомах CNV не учитывались. Наибольшая частота индуцируемых CNV отмечена в 22-й хромосоме (5 из 39), причём из них 4 случая выявлено в локусах 22q11.23-12.1. В трех случаях гены (*IGLL3P*, *LRP5L*, *CRYBB2P1*), локализованные в этом регионе, оказываются амплифицированы, в одном случае – делетированы. В 3-й и 4-й хромосомах – по 4 CNV. Как показал M.F. Arlt с соавт. (2014), радиационно-индуцированные CNV в геноме фибробластов, подвергавшихся облучению, располагались по всему геному, но концентрировались в «горячих точках», где расположены ломкие участки хромосом. Наибольшая концентрация возникающих *de novo* CNV наблюдалась в 3, 7 и 15-й хромосомах [8], что несколько отличалось от нашего распределения.

Таким образом, несмотря на то, что есть некоторые районы, более подверженные образованию *de novo* CNV, можно полагать, что возникновение CNV носит стохастический характер. Это свидетельствует в пользу радиационной природы возникновения новых CNV.

Сравнение частот цитогенетических аномалий в опытной и контрольной группах. Чтобы утверждать, что детекция образовавшихся

de novo CNV в геномной ДНК крови работников, подвергавшихся радиационному воздействию, свидетельствует об их высокой радиочувствительности, надо показать (хотя бы косвенно) повышенный уровень радиочувствительности этих индивидов. Опытная и контрольная группы не различались по суммарной дозе внешнего облучения ($p = 0,6785$ по критерию Вилкоксона – Манна – Уитни). Один из возможных способов, который косвенно может показать радиочувствительность индивида, – это обнаружение повышенного уровня цитогенетических аномалий в лимфоцитах крови, определяемых при помощи стандартного метода, при равных дозовых нагрузках. Проведено сравнение частоты хромосомных аберраций в опытной и контрольной группах работников СХК (табл. 2). Установлено, что в лимфоцитах крови работников из опытной группы, где детектировались индуцированные *de novo* CNV, более чем в 2 раза выше частота aberrантных клеток и в 3 раза выше частота парных фрагментов.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Частота хромосомных аберраций, выявляемых при помощи стандартного цитогенетического исследования в опытной и контрольной группах работников СХК, подвергавшихся длительному радиационному воздействию
 [The frequency of chromosomal aberrations in the cohort of Siberian Group of Chemical Enterprises employees exposed to long-term irradiation]

Показатель [Indicator]	Частота хромосомных аберраций на 100 клеток ($M \pm SE$) [The frequency of chromosomal aberrations/100 cell]		p-value
	Опыт [Case]	Контроль [Control]	
Количество aberrантных клеток [Number of aberrant cells]	8,40±2,18	3,80±0,99	0,0082
Хроматидные фрагменты [Chromatid fragments]	1,13±0,39	0,70±0,25	0,6232
Парные фрагменты [Pair fragments]	1,82±0,32	0,60±0,13	0,0036
Кольца [Rings]	0,17±0,11	0,07±0,04	0,8798
Дицентрики [Dicentric]	0,07±0,07	0,03±0,03	0,9698

Примечание. М – средняя арифметическая, SE – ошибка средней, полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия, p-value – уровень статистической значимости, определяемый при помощи непараметрического критерия Вилкоксона – Манна – Уитни

[Note. M - mean, SE - standard error, p-value - determined by Wilcoxon-Mann Whitney test].

Таким образом, с учётом одинаковых доз облучения в контрольной и опытной группах, проведённый цитогенетический анализ позволяет предполагать у индивидов опытной группы повышенный уровень радиочувствительности. В отличие от нестабильных хромосомных аномалий, выяв-

ляемых при помощи рутинного цитогенетического исследования, которые очень быстро элиминируются после радиационного воздействия, аберрации числа копий ДНК стабильны и могут длительное время поддерживаться клонами мутированных клеток (например, костного мозга) в организме.

В настоящее время известно 4 основных механизма возникновения CNV: NAHR (nonallelic homologous recombination – неаллельная гомологичная рекомбинация), NHEJ (nonhomologous end-joining – негомологичное соединение концов), Line1-опосредованная ретротранспозиция и FoSTeS (fork stalling and template switching – остановка вилки репликации и изменение матрицы) [7]. NAHR, как правило, происходит в мейозе и приводит к конститутивным геномным транслокациям, которые могут не оказывать существенного влияния на адаптивные возможности организма или проявляться как возникающие *de novo* геномные нарушения [16]. В редких случаях NAHR может также встречаться и при митозе (например, при восстановлении разрывов ДНК при воздействии радиации); в результате образуются мозаичные группы соматических клеток, несущие CNV [17, 18]. NHEJ – один из основных механизмов, которые используются клетками человека для восстановления DSB после воздействия радиации или активных форм кислорода. NHEJ не требует субстратов с гомологией, в отличие от NAHR, и практически всегда оставляет «информационный рубец» в виде делеций или дупликаций нескольких нуклеотидов в месте соединения [19], т.е. механизм NHEJ способен образовывать только очень короткие CNV. J. Xing с соавт. (2009) показали, что механизм Line1-опосредованной ретротранспозиции отвечает примерно за 10% *in/del* коротких вариаций в геноме, что показывает важную роль автономного транспозона Line1 в формировании индивидуальной структурной вариабельности генома человека [20].

Считается, что одним из основных механизмов возникновения CNV является FoSTeS, который приводит к образованию крупных амплификаций, делеций и сложных транслокаций вплоть до перестановок целых экзонов и дупликаций генов. Этот основанный на репликации ДНК механизм FoSTeS может быть ответствен за эволюционные изменения генома, появление новых функций генов, единовременные патологические изменения генома, а также может приводить к сложным сегментарным дупликациям или структурным CNV в ответ на воздействие факторов внешней среды [21–23]. Образование новых CNV под действием радиации обеспечивается благодаря SSB и репликативному стрессу. Если репликативная вилка сталкивается с SSB, вилка может привести к коллапсу репликации, новым репликативным вилкам и образованию одностороннего DSB [24]. Ионизирующее излучение индуцирует SSB в 20 раз чаще, чем DSB [2], и они, несомненно, вмешиваются в репликацию, создавая новые репликативные вилки, обеспечивая функционирование механизма FoSTeS и образование новых CNV под действием радиации [8].

Новые CNV (в том числе и благодаря механизму FoSTeS) могут образовываться и в клетках организма человека, подвергающегося радиацион-

ному воздействию, если воздействию подвергаются митотически активные клетки, например клетки костного мозга. Можно предположить, что клетки с образовавшимися *de novo* CNV при длительном радиационном воздействии будут формировать клоны в костном мозге и их потомки лейкоциты будут накапливаться в крови облучённых лиц в количествах, достаточных для детекции при помощи микроматричного анализа высокой плотности. CNV, с одной стороны, могут отвечать за генетическую компоненту индивидуальной радиочувствительности, обеспечивая вариабельность системы репарации; с другой стороны, CNV могут возникать *de novo* под действием радиации и фактически отражать чувствительность организма (или его способность к репарации) к SSB.

Заключение

Таким образом, показано наличие в лимфоцитах крови 19 из 46 обследованных работников СХК, подвергавшихся длительному радиационному воздействию низкой интенсивности, крупных CNV (средний размер CNV составил 714 ± 228 kbp, минимальный – 101 kbp, максимальный – 7 727 kbp), образовавшихся *de novo* (мозаичных амплификаций и делеций, крупных делеций и амплификаций) и распределённых по геному. В группе работников, имеющих индуцированные *de novo* CNV, выявлена повышенная частота aberrантных клеток и парных фрагментов хромосом в лимфоцитах периферической крови по сравнению с группой работников, не имеющих индуцированные *de novo* CNV, при этом обследованные группы не различались по суммарной дозе радиационного облучения. Это позволяет предположить повышенный уровень радиочувствительности у работников СХК с индуцированными *de novo* CNV, которые могут детектироваться даже при невысоких уровнях облучения и, таким образом, служить маркёром высокой радиочувствительности.

Литература

1. Helleday T., Lo J., van Gent D.C., Engelward B.P. DNA double-strand break repair: from mechanistic understanding to CNACer treatment // DNA repair. 2007. Vol. 6 (7). P. 923–935.
2. Ward J. DNA damage produced by ionizing radiation in mammalian cells: identities, mechanisms of formation, and reparability // Prog. Nucleic. Acid. Res. Mol. Biol. 1988. Vol. 35. P. 95–125.
3. Luchnik N., Sevankaev A. Radiation-induced chromosomal aberrations in human lymphocytes. I. Dependence on the dose of gamma-rays and an anomaly at low doses // Mutat Res. 1976. Vol. 36 (3). P. 363–377.
4. Hoffmann G.R., Sayer A.M., Joiner E.E., McFee A.F., Littlefield L.G. Analysis by FISH of the spectrum of chromosome aberrations induced by X-rays in G0 human lymphocytes and their fate through mitotic divisions in culture // Environ. Mol. Mutagen. 1999. Vol. 33 (2). P. 94–110.
5. Снугирева Г.П. Биологическая дозиметрия на основе цитогенетического анализа // Вестник Российского научного центра рентгенорадиологии Федерального агентства по высокотехнологичной медицинской помощи. 2011. Т. 1, № 11. 22 с.

6. Grosovsky A.J., De Boer J.G., De Jong P.J., Drobetsky E.A., Glickman B.W. Base substitutions, frameshifts, and small deletions constitute ionizing radiation-induced point mutations in mammalian cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1988. Vol. 5 (1). P. 185–188.
7. Zhang F., Gu W., Hurles M.E., Lupski J.R. Copy number variation in human health, disease, and evolution // *Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* 2009. Vol. 10. P. 451–481.
8. Arlt M.F., Rajendran S., Birkeland S.R., Wilson T.E., Glover T.W. Copy number variants are produced in response to low-dose ionizing radiation in cultured cells // *Environmental and molecular mutagenesis.* 2014. Vol. 55 (2). P. 103–113.
9. Huang N., Shah P.K., Li C. Lessons from a decade of integrating CNACer copy number alterations with gene expression profiles // *Brief. Bioinform.* 2012. Vol. 13 (3). P. 305–316.
10. Xu Y., DuanMu H., Chang Z., Zhang S., Li Z., Liu Y., Li K., Qiu F., Li X. The application of gene co-expression network reconstruction based on CNVs and gene expression microarray data in breast CNACer // *Mol. Biol. Rep.* 2012. Vol. 39 (2). P. 1627–1637.
11. Li X., Zhou J., Nahas S.A., Wan H., Hu H., Gatti R.A. Common copy number variations in fifty radiosensitive cell lines // *Genomics.* 2012. Vol. 99 (2). P. 96–100.
12. Литвяков Н.В., Фрейдлин М.Б., Халюзова М.В., Сазонов А.Э., Васильева Е.О., Альбах Е.Н., Исубакова Д.С., Блинов А.П., Родионова В.И., Кутько А.А., Карпов А.Б., Тахауов Р.М. Частота и спектр цитогенетических аномалий у работников Сибирского химического комбината // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 2014. Т. 54, № 3. С. 283–296. doi: 10.7868/S0869803114030084.
13. Dumas L., Kim Y.H., Karimpour-Fard A., Cox M., Hopkins J., Pollack J.R., Sikela J.M. Gene copy number variation spanning 60 million years of human and primate evolution // *Genome Res.* 2007. Vol. 17 (9). P. 1266–1277.
14. Conrad D.F., Keebler J.E., DePristo M.A., Lindsay S.J., Zhang Y., Casals F., Idaghdour Y., Hartl C.L., Torroja C., Garimella K.V. Variation in genome-wide mutation rates within and between human families // *Nature.* 2011. Vol. 43 (7). P. 712–714. doi:10.1038/ng.862
15. Malhotra D., Sebat J. CNVs: harbingers of a rare variant revolution in psychiatric genetics // *Cell.* 2012. Vol. 148 (6). P. 1223–1241.
16. Lupski J.R. Genomic rearrangements and sporadic disease // *Nat. Genet.* 2007. Vol. 39. P. S43–S47.
17. Flores M., Morales L., Gonzaga-Jauregui C., Domínguez-Vidaña R., Zepeda C., Yañez O., Gutiérrez M., Lemus T., Valle D., Avila M.C. Recurrent DNA inversion rearrangements in the human genome // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2007. Vol. 104 (15). P. 6099–6106.
18. Lam K.-W.G., Jeffreys A.J. Processes of copy-number change in human DNA: the dynamics of α -globin gene deletion // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006. Vol. 103 (24). P. 8921–8927.
19. Lieber M.R. The mechanism of human nonhomologous DNA end joining // *J. Biol. Chem.* 2008. Vol. 283 (1). P. 1–5.
20. Xing J., Zhang Y., Han K., Salem A.H., Sen S.K., Huff C.D., Zhou Q., Kirkness E.F., Levy S., Batzer M.A. Mobile elements create structural variation: analysis of a complete human genome // *Genome Res.* 2009. Vol. 19 (9). P. 1516–1526.
21. Bi W., Sapir T., Shchelochkov O.A., Zhang F., Withers M.A., Hunter J.V., Levy T., Shinder V., Peiffer D.A., Gunderson K.L. Increased LIS1 expression affects human and mouse brain development // *Nat. Genet.* 2009. Vol. 41 (2). P. 168–177.
22. Lee J.A., Carvalho C., Lupski J.R. A DNA replication mechanism for generating nonrecurrent rearrangements associated with genomic disorders // *Cell.* 2007. Vol. 131 (7). P. 1235–1247.
23. Perry G.H., Ben-Dor A., Tsalenko A., Sampas N., Rodriguez-Revenga L., Tran C.W., Scheffer A., Steinfeld I., Tsang P., Yamada N.A. The fine-scale and complex architecture of human copy-number variation // *Am. J. Hum. Genet.* 2008. Vol. 82 (3). P. 685–695.

24. Kuzminov A. Single-strand interruptions in replicating chromosomes cause double-strand breaks // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 2001. Vol. 98 (15). P. 8241–8246.

Поступила в редакцию 14.11.2014 г.; повторно 04.05.2015 г.; принята 15.05.2015 г.

Авторский коллектив:

Литвяков Николай Васильевич – д-р биол. наук; зав. лабораторией онковирусологии Томского НИИ онкологии; с.н.с. лаборатории трансляционной клеточной и молекулярной биомедицины Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия); с.н.с. лаборатории геномной медицины Северского биофизического научного центра ФМБА России (г. Северск, Россия).

E-mail: nvlitv72@yandex.ru

Халюзова Мария Вячеславовна – м.н.с. лаборатории геномной медицины Северского биофизического научного центра ФМБА России (г. Северск, Россия); аспирант кафедры физиологии человека и животных Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: gedonna@yandex.ru

Тахауов Равиль Манихович – д-р мед. наук, проф.; директор Северского биофизического научного центра ФМБА России (г. Северск, Россия); проф. кафедры организации здравоохранения и общественного здоровья Сибирского государственного медицинского университета Минздрава России (г. Томск, Россия).

E-mail: trm@sbrc.ru

Сазонов Алексей Эдуардович – д-р мед. наук; руководитель лаборатории геномной медицины Северского биофизического научного центра ФМБА России (г. Северск, Россия); гл. н.с. центральной научно-исследовательской лаборатории, проф. кафедры биохимии и молекулярной биологии Сибирского государственного медицинского университета Минздрава России (г. Томск, Россия).

E-mail: sazonov_al@mail.ru

Исубакова Дарья Сергеевна – м.н.с. лаборатории геномной медицины Северского биофизического научного центра ФМБА России (г. Северск, Россия).

E-mail: purksung@mail.ru

Брониовская Евгения Владимировна – м.н.с. лаборатории геномной медицины Северского биофизического научного центра ФМБА России (г. Северск, Россия).

E-mail: innahot@sibmail.com

Альбах Елена Николаевна – м.н.с. лаборатории геномной медицины Северского биофизического научного центра ФМБА России (г. Северск, Россия).

E-mail: elen-albah@rambler.ru

Большаков Михаил Алексеевич – д-р биол. наук, проф. кафедры физиологии человека и животных Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия); с.н.с. отдела физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН (г. Томск, Россия).

E-mail: mbol@ngs.ru

Коростелев Сергей Анатольевич – д-р мед. наук, проф. кафедры организации и управления в сфере обращения лекарственных средств Первого Московского государственного медицинского университета им. И.М. Сеченова Минздрава России (г. Москва, Россия); генеральный директор ООО «Геномед» (г. Москва, Россия).

E-mail: korostelevsa@genomed.ru

Карнов Андрей Борисович – д-р мед. наук, проф., зам. директора Северского биофизического научного центра ФМБА России по научной работе (г. Северск, Россия); проф. кафедры организации здравоохранения и общественного здоровья Сибирского государственного медицинского университета Минздрава России (г. Томск, Россия).

E-mail: kab@sbrc.ru

Litviakov NM, Khalyuzova MV, Takhauov RM, Sazonov AE, Isubakova DS, Bronikovskaya EV, Albakh EN, Bolshakov MA, Korostelev SA, Karpov AB. DNA copy number variations of blood lymphocytes in people exposed to occupational irradiation as a possible marker of high radiosensitivity. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):113-133. doi: 10.17223/19988591/30/8 In Russian, English summary

Nikolai V. Litviakov^{1,2,3}, Maria V. Khalyuzova^{1,3}, Ravil M. Takhauov¹, Aleksey E. Sazonov^{1,4}, Daria S. Isubakova¹, Evgenia V. Bronikovskaya¹, Elena N. Albakh¹, Michael A. Bolshakov³, Sergey A. Korostelev⁵, Andrey B. Karpov¹

¹ Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, Seversk, Russian Federation

² Cancer Research Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Medical Sciences, Tomsk, Russian Federation

³ Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

⁴ Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation

⁵ GENOMED Company, Moscow, Russian Federation

DNA copy number variations of blood lymphocytes in people exposed to occupational irradiation as a possible marker of high radiosensitivity

This work presents the results of the study of blood lymphocytes DNA copy number variations (CNV) induced de novo in 46 healthy employees of the main facilities of the Siberian Group of Chemical Enterprises exposed to external irradiation in a dose range of 100-300 mSv. We performed standard cytogenetic analysis in the entire examined group and carried out microarray studies of DNA samples by cytogenetic arrays: “Affymetrix” (USA) “CytoScan™ HD Array”.

As formed de novo CNV always recognized the mosaic deletion and amplification, which had 4 allele peaks. We considered only the CNV larger than 100 kbp. All of the examined presences were divided into two groups: control group (27 people) and experienced group (19 people). We have established that the long-term irradiation can induce CNV in blood lymphocytes. We have identified at least one formed de novo CNV in blood lymphocytes in 19 of 46 workers. These 19 employees were included in the experimental group, the employees, without any de novo CNV (27 employees) were included in the control group. Total, we have found 39 induced de novo CNV of different types in the employees of the experimental group. There were 11 mosaic amplifications, 2 mosaic deletions, 21 deletion and 5 amplifications. Two employees had the mosaic deletions in 3 chromosome (the patient #1490 and #394). 26 CNV, affecting the structure of the allelic peaks and length > 100 kbp (21 deletions and 5 amplifications). We have identified 26 CNV larger than 100 kbp. The average size of induced de novo CNV, was 714±228 kbp (min – 101 kbp, max – 7,727 kbp). The size of the amplifications (including mosaic amplifications) was 1,333±514 kbp, the size of the deletions (including mosaic deletions) was 284±78 kbp (p-value = 0.02) by Wilcoxon – Mann – Whitney test).

Our analysis suggests a very high level of radiosensitivity in individuals of the experimental group, considering the same dose of external irradiation in the control and experimental groups (p = 0.6785). The increased frequency of aberrant cells and paired chromosome fragments (based on routine cytogenetic analysis) in employees, which have induced de novo CNV (experimental group) compared with the control group, confirms that.

Acknowledgments: This work was supported by the Federal Medical and Biological Agency (No 56.004.14.0) and the Russian Foundation for Basic Research (RFBR) grant (project No 13-04-01970).

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

Key words: copy number variation; CNV; cytogenetic abnormalities; individual radiosensitivity; low-intensity irradiation; microarray analysis.

References

1. Helleday T, Lo J, van Gent DC, Engelward BP. DNA double-strand break repair: from mechanistic understanding to CNACer treatment. *DNA repair*. 2007;6(7):923-935. doi: [10.1016/j.dnarep.2007.02.006](https://doi.org/10.1016/j.dnarep.2007.02.006)
2. Ward J. DNA damage produced by ionizing radiation in mammalian cells: identities, mechanisms of formation, and reparability. *Prog. Nucleic. Acid Res. Mol. Biol.* 1988;35:95-125.
3. Luchnik N, Sevankaev A. Radiation-induced chromosomal aberrations in human lymphocytes. I. Dependence on the dose of gamma-rays and an anomaly at low doses. *Mutat Res.* 1976;36(3):363-377. doi: [10.1016/0027-5107\(76\)90246-3](https://doi.org/10.1016/0027-5107(76)90246-3)
4. Hoffmann GR, Sayer AM, Joiner EE, McFee AF, Littlefield LG. Analysis by FISH of the spectrum of chromosome aberrations induced by X-rays in G0 human lymphocytes and their fate through mitotic divisions in culture. *Environ. Mol. Mutagen.* 1999;33(2):94-110. doi: [10.1002/\(SICI\)1098-2280\(1999\)33:2<94::AID-EM2>3.0.CO;2-E](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2280(1999)33:2<94::AID-EM2>3.0.CO;2-E)
5. Snigireva GP. Biologicheskaya dozimetriya na osnove tsitogeneticheskogo analiza [Biological dosimetry based on cytogenetic analysis]. *The Bulletin of the Federal State Budget Establishment Russian Scientific Center of Roentgenoradiology (RSCRR) of Ministry of Health Development of the Russian Federation*. 2011;1(11). 22 p. In Russian
6. Grosovsky AJ, De Boer JG, De Jong PJ, Drobetsky EA, Glickman BW. Base substitutions, frameshifts, and small deletions constitute ionizing radiation-induced point mutations in mammalian cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1988;5(1):185-188.
7. Zhang F, Gu W, Hurles ME, Lupski JR. Copy number variation in human health, disease, and evolution. *Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* 2009;10:451-481. doi: [10.1146/annurev.genom.9.081307.164217](https://doi.org/10.1146/annurev.genom.9.081307.164217)
8. Arlt MF, Rajendran S, Birkeland SR, Wilson TE, Glover TW. Copy number variants are produced in response to low-dose ionizing radiation in cultured cells. *Environmental and molecular mutagenesis*. 2014;55(2):103-113. doi: [10.1002/em.21840](https://doi.org/10.1002/em.21840)
9. Litviakov NV, Freidin MB, Khalyuzova MV, Sazonov AE, Vasilyeva EO, Albach EN, Isubakova DS, Blinov AP, Rodionova VI, Kutko AA, Karpov AB, Takhauov RM Chastota i spektr tsitogeneticheskikh anomalii u rabotnikov Sibirskogo khimicheskogo kombinata (Frequency and Spectrum of Cytogenetic Anomalies in Employees of Siberian Group of Chemical Enterprises). *Radiation Biology. Radioecology*. 2014;54(3):283-296. doi: [10.7868/S0869803114030084](https://doi.org/10.7868/S0869803114030084). In Russian
10. Huang N, Shah PK, Li C. Lessons from a decade of integrating cancer copy number alterations with gene expression profiles. *Brief. Bioinform.* 2012;13(3):305-316. doi: [10.1093/bib/bbr056](https://doi.org/10.1093/bib/bbr056)
11. Xu Y, DuanMu H, Chang Z, Zhang S, Li Z, Liu Y, Li K, Qiu F, Li X. The application of gene co-expression network reconstruction based on CNVs and gene expression microarray data in breast cancer. *Mol. Biol. Rep.* 2012;39(2):1627-1637. doi: [10.1007/s11033-011-0902-3](https://doi.org/10.1007/s11033-011-0902-3)
12. Li X, Zhou J, Nahas SA, Wan H, Hu H, Gatti RA. Common copy number variations in fifty radiosensitive cell lines. *Genomics*. 2012;99(2):96-100. doi: [10.1016/j.ygeno.2011.11.001](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2011.11.001)
13. Dumas L, Kim YH, Karimpour-Fard A, Cox M, Hopkins J, Pollack JR, Sikela JM. Gene copy number variation spanning 60 million years of human and primate evolution. *Genome Res.* 2007;17(9):1266-1277. doi: [10.1101/gr.6557307](https://doi.org/10.1101/gr.6557307)

14. Conrad DF, Keebler JE, DePristo MA, Lindsay SJ, Zhang Y, Casals F, Idaghdour Y, Hartl CL, Torroja C, Garimella KV. Variation in genome-wide mutation rates within and between human families. *Nature*. 2011;43(7):712-714. doi: [10.1038/ng.862](https://doi.org/10.1038/ng.862)
15. Malhotra D, Sebat J. CNVs: harbingers of a rare variant revolution in psychiatric genetics. *Cell*. 2012;148(6):1223-1241. doi: [10.1016/j.cell.2012.02.039](https://doi.org/10.1016/j.cell.2012.02.039)
16. Lupski JR. Genomic rearrangements and sporadic disease. *Nat. Genet.* 2007;39:43-47. doi: [10.1038/ng2084](https://doi.org/10.1038/ng2084)
17. Flores M, Morales L, Gonzaga-Jauregui C, Domínguez-Vidaña R, Zepeda C, Yañez O, Gutiérrez M, Lemus T, Valle D, Avila MC. Recurrent DNA inversion rearrangements in the human genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2007;104(15):6099-6106. doi: [10.1073/pnas.0701631104](https://doi.org/10.1073/pnas.0701631104)
18. Lam K-WG, Jeffreys AJ. Processes of copy-number change in human DNA: the dynamics of α -globin gene deletion. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006;103(24):8921-8927. doi: [10.1073/pnas.0602690103](https://doi.org/10.1073/pnas.0602690103)
19. Lieber MR. The mechanism of human nonhomologous DNA end joining. *J. Biol. Chem.* 2008;283(1):1-5. doi: [10.1038/nrm1202](https://doi.org/10.1038/nrm1202)
20. Xing J, Zhang Y, Han K, Salem AH, Sen SK, Huff CD, Zhou Q, Kirkness EF, Levy S, Batzer MA. Mobile elements create structural variation: analysis of a complete human genome. *Genome Res.* 2009;19(9):1516-1526. doi: [10.1101/gr.091827.109](https://doi.org/10.1101/gr.091827.109)
21. Bi W, Sapir T, Shchelochkov OA, Zhang F, Withers MA, Hunter JV, Levy T, Shinder V, Peiffer DA, Gunderson KL. Increased LIS1 expression affects human and mouse brain development. *Nat. Genet.* 2009;41(2):168-177. doi: [10.1038/ng.302](https://doi.org/10.1038/ng.302)
22. Lee JA, Carvalho C, Lupski JR. A DNA replication mechanism for generating nonrecurrent rearrangements associated with genomic disorders. *Cell*. 2007;131(7):1235-1247. doi: [10.1016/j.cell.2007.11.037](https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.11.037)
23. Perry GH, Ben-Dor A, Tsalenko A, Sampas N, Rodriguez-Revenga L, Tran CW, Scheffer A, Steinfeld I, Tsang P, Yamada NA. The fine-scale and complex architecture of human copy-number variation. *Am. J. Hum. Genet.* 2008;82(3):685-695. doi: [10.1016/j.ajhg.2007.12.010](https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2007.12.010)
24. Kuzminov A. Single-strand interruptions in replicating chromosomes cause double-strand breaks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2001;98(15):8241-8246. doi: [10.1073/pnas.131009198](https://doi.org/10.1073/pnas.131009198)

Received 14 November 2014;

Revised 4 May 2015;

Accepted 15 May 2015

Authors info:

Litviakov Nikolai V, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Genomic Medicine, Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, Seversk, Russian Federation; Senior Researcher, Laboratory of translational Cellular and Molecular biomedicine, National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation; Head of department, Oncovirology Laboratory, Cancer Research Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Medical Sciences, 5 Kooperativny Str., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: nvlitv72@yandex.ru

Khalyuzova Maria V, Post Graduate Student, Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation; junior researcher, Laboratory of Genomic Medicine, Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, 87 Kommunisticheskyy av., Seversk 636070, Russian Federation.

E-mail: gedonna@yandex.ru

Takhauov Ravil M, Dr. Sci. (Med.), Professor, Department of Health Organization and Public Health, Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation; director, Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, 87 Kommunisticheskyy av., Seversk 636070, Russian Federation.

E-mail: trm@sbrc.ru

Sazonov Aleksey E, Dr. Sci. (Med.), Head of department, Laboratory of Genomic Medicine, Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, Seversk, Russian Federation; Chief Researcher, Central Research Laboratory, professor, Department of Biochemistry and Molecular Biology, Siberian State Medical University, 2g/18 Moskovsky trakt, 634050 Tomsk, Russian Federation
E-mail: sazonov_al@mail.ru

Isubakova Daria S, Junior Researcher, Laboratory of Genomic Medicine, Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, 87 Kommunistichesky av., Seversk 636070, Russian Federation.

E-mail: purksung@mail.ru

Bronikovskaya Evgenia V, Junior Researcher, Laboratory of Genomic Medicine, Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, 87 Kommunistichesky av., Seversk 636070, Russian Federation.

E-mail: innahot@sibmail.com

Albakh Elena N, Junior Researcher, Laboratory of Genomic Medicine, Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, 87 Kommunistichesky av., Seversk 636070, Russian Federation.

E-mail: elen-albah@rambler.ru

Bolshakov Michael A, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation; Senior Researcher, Physical Electronics Department, Institute of High Current Electronics Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 36 Lenin Prospekt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: mbol@ngs.ru

Korostelev Sergey A, Dr. Sci. (Med.), Professor, Department of Organization and Management of Drug Handling I.M. Sechenov First Moscow State Medical University; DG, GENOMED Company, 26 Leninskaya sloboda st., Moscow 115280, Russian Federation.

E-mail: korostelevsa@genomed.ru

Karpov Andrey B, Dr. Sci. (Med.), Professor, Department of Health Organization and Public Health, Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation; deputy director, Seversk Biophysical Research Centre of the Federal Medical-Biological Agency, 87 Kommunistichesky av., Seversk 636070, Russian Federation.

E-mail: kab@sbrc.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.3.591.3

doi: 10.17223/19988591/30/9

С.Г. Баранов¹, И.Е. Зыков², Л.В. Федорова²

¹Владимирский государственный университет
им. А.Г. и Н.Г. Столетовых, г. Владимир, Россия

²Московский государственный областной гуманитарный институт, г. Москва, Россия

Изучение внутривидовой изменчивости липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) на основе билатеральной асимметрии листовых пластин

Изучены три вида асимметрии различных билатерально симметричных признаков листьев липы мелколистной. Установлено статистически значимое влияние факторов «место сбора», «год сбора» и взаимодействия этих факторов на величину флуктуирующей асимметрии (ФА). Наибольшие различия флуктуирующей асимметрии в зависимости от года сбора материала наблюдались по 4-му и 5-му признакам ($F = 3,4-4,1$). По фактору «место сбора» и при взаимодействии факторов «время» и «место сбора» получены статистически значимо различающиеся величины ФА. Наибольший индекс ФА наблюдался по 4-му признаку в экспериментальной популяции на территории химического завода в 2004 г., что свидетельствует о снижении стабильности ее развития. В этой же популяции выявлена направленная асимметрия по 1-му признаку (t -тест; $p < 0,005$). Антисимметрия, определяемая в виде статистически значимой величины эксцесса, не обнаружена ни в одной из выборок. Отмечены неравномерная изменчивость величины флуктуирующей асимметрии по годам по пяти билатерально симметричным признакам и возможная реакция на стресс под действием химических поллютантов в виде направленной асимметрии.

Ключевые слова: стабильность развития; направленная асимметрия; антисимметрия; флуктуирующая асимметрия.

Введение

В феногенетических исследованиях широко используются три вида билатеральной асимметрии. Большинство авторов склоняется к тому, что направленная асимметрия (НА) и антисимметрия (АНС) – это проявления изменчивости, кодируемые генотипом, поэтому к ним в большей степени применим термин «генотипическая изменчивость». Третий вид билатераль-

ной асимметрии – флуктуирующая асимметрия (ФА). Этот вид асимметрии определяется как незначительные и ненаправленные отклонения морфологических признаков от идеальной симметрии. ФА как вид фенотипической изменчивости изучалась с начала XX в. и подробно рассмотрена в работах Р. Палмера, К. Стробека и других авторов [1, 2]. ФА считается проявлением фенотипа, которое зависит от воздействий со стороны среды, хотя и не исключается канализированное, полностью не объясненное воздействие на нее генотипа [3]. Такой вид асимметрии используется для оценки стабильности развития как способности организма регулировать его на филогенетическом уровне. ФА характеризуется нормальным распределением разностей ($R-L$) вокруг нуля, где R и L – размеры правого и, соответственно, левого гомологичных билатерально симметричных признаков. Считается, что величина ФА показывает относительную неэффективность организменных систем контроля процессов развития [1, 2].

В практике биоиндикации флуктуирующая асимметрия используется для тестирования стрессовых воздействий на организм, хотя в некоторых работах указывается и на аналогичное свойство направленной асимметрии [3–5].

Направленная асимметрия и антисимметрия привлекают интерес генетиков и экологов, так как проявление этих видов асимметрии содержит как генотипический компонент, так и чисто фенотипический элемент вариации, обусловленный действием окружающей среды. Примеси НА и АнС не позволяют точно определить величины ФА. Присутствие этих двух видов асимметрии удается оценить количественно [1, 2].

В литературе по экологическому мониторингу и оценке стабильности развития весьма редко встречаются работы, посвященные направленной асимметрии и антисимметрии, определяемых в абсолютном значении или в терминах статистической вероятности. Между тем эти два вида асимметрии, как и флуктуирующая асимметрия, имеют органную, индивидуальную и групповую (популяционную) изменчивость и, по некоторым данным, могут, как и флуктуирующая асимметрия, отражать уровень стабильности развития [5].

Направленная асимметрия характеризуется асимметричным распределением частот ($R-L$) в гистограммах и обычно сопутствует флуктуирующей асимметрии. Признаки, содержащие НА в таких случаях, исключаются из интегрального общего усредненного значения. Антисимметрия как вид ненаправленной асимметрии также сопутствует флуктуирующей асимметрии. Бимодальное и плосковершинное распределения частот значений ($R-L$) характерны для АнС, а нормальное распределение характерно для флуктуирующей асимметрии. Островершинная форма распределения частот ($R-L$) часто характеризует смесь флуктуирующей асимметрии и антисимметрии, что означает проявление фенотипической и одновременно генотипической изменчивости [1]. Величина НА находится на основе различия величин правого и левого признаков. Присутствие АнС определяется величиной эксцес-

са γ . На практике используются табулированные значения эксцессов при их непараметрическом распределении, получаемые с помощью искусственного размножения выборок ($R-L$) и, в большей степени, на основе данных лабораторного биологического материала. Подробно процедуры определения НА и АнС описаны в зарубежных [1, 2] и отечественных [3, 6] публикациях. Работ по скринингу и изучению воздействия различных факторов на число и величину выбросов числовых значений в выборке немного. Главным образом это работы в области морфogeометрического изучения черепов некоторых млекопитающих и человека [7].

Возрастает число публикаций о внутреннем и внешнем эффектах в ответ на стрессирующие факторы, длительность и характер филогенеза и онтогенеза млекопитающих [8], а также о совместной генотипической и фенотипической ответной реакции в виде совокупного проявления НА, АнС и флуктуирующей асимметрии.

В предыдущих исследованиях сообщалось о снижении стабильности развития липы мелколистной при воздействии поллютантов со стороны химического предприятия [9–12], при воздействии оксидов серы [13], а также об изменении морфологических характеристик листовых пластин [14]. Поскольку флуктуирующая асимметрия проявляется (хотя и не всегда) при стрессовых воздействиях, выбраны экспериментальные территории (локалитеты), находящиеся в разных экологических условиях.

Целью настоящего исследования являлось изучение проявлений трех видов билатеральной асимметрии в трех экспериментальных популяциях липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) и, следовательно, генотипических и фенотипических проявлений в величине билатерально симметричных признаков на популяционном уровне изменчивости.

Материалы и методики исследования

Сбор и гербаризация материала проводились в течение 2004–2007 гг. по методике В.М. Захарова [15]. С каждой из трех экспериментальных территорий ежегодно собиралось по 100 максимально приближенных по размеру листьев липы мелколистной и определялись их метрические признаки (рис. 1).

Первое место сбора располагалось в центре г. Орехово-Зуево Московской области в 30 м к югу от АЗС «British Petroleum» (АЗС ВР) (55°48'13.8"N; 38°58'23.8"E). Второе место сбора выбрано в западной части г. Орехово-Зуево в 70 м к юго-западу от территории химического завода «Карболит», выпускающего пластмассы на основе фенолформальдегидных смол, и в 30 м от автодороги, идущей параллельно территории этого предприятия (55°48'13.1"N; 38°58'23.9"E). Третья точка находилась на территории Крутовского заказника, в пойменном лесу правобережья р. Клязьмы в 8 км юго-восточнее г. Петушки Владимирской области (55°53'44.1"N; 39°25'43.8"E).

Ход определения трех видов асимметрии основан на методологическом подходе, подробно разработанном А. Палмером и К. Стробеком [1, 2]. Под выборкой понимался ряд значений $|R-L|/(R+L)$ по каждому признаку для каждой популяции за каждый год.

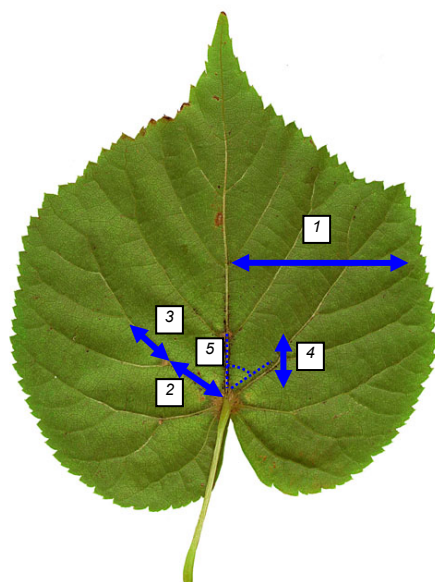


Рис. 1. Признаки для определения флуктуирующей асимметрии листовых пластин липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.): 1 – ширина середины листа; 2 – расстояние между основаниями первой жилки первого порядка и второй жилки второго порядка; 3 – расстояние между основаниями второй и третьей жилок второго порядка; 4 – расстояние между основаниями первой и второй жилок первого порядка; 5 – угол между рахисом и первой билатеральной жилкой

[Fig. 1. Traits to determine the fluctuating asymmetry of *FA Tilia cordata* (Mill.) leaves: 1 - leaf width; 2 - distance between the bases of the first vein of the first order and the second vein of the second order; 3 - distance between the bases of the second and the third veins of the second order; 4 - distance between the bases of the first and the second veins of the first-order; 5 - angle between the rachis and the first bilateral vein]

Проверка отклонений выборок от нормального распределения проводилась с помощью программы SPSS 14 (SAS Inc.) и основана на выбраковке значений, которые при сравнении со средним и при отнесении к стандартному отклонению выборки превышают критические. Проверка на присутствие направленной асимметрии проводилась парным двухвыборочным *t*-тестом для средних значений (MS Excel). НА как проявление популяционной генотипической изменчивости оценивалась для каждой выборки.

Проведен регрессионный анализ на присутствие корреляционной связи между размером признака $(R+L)/2$ и флуктуирующей асимметрией $|R-L|/$

(R+L) для каждой популяции по каждому году. Этот анализ необходим, чтобы установить, не является ли величина ФА признака зависимой от размера признака.

Присутствие антисимметрии проводилось с использованием описательной статистики выборок $|R-L|/(R+L)$ и сравнением значений эксцесса с табличными данными [2]. Общее количество выборок:

$$60 = 5 \text{ признаков} \times 3 \text{ локалитета} \times 4 \text{ года наблюдения.}$$

Определение флуктуирующей асимметрии проводилось по формуле $|R-L|/(R+L)$. ФА рассматривалась как проявление популяционной фенотипической изменчивости и находилась по каждому из пяти признаков за каждый год. Для этого строились матрицы планов с данными по каждой листовой пластинке. В среде SPSS выполнялся двухфакторный анализ влияния на флуктуирующую асимметрию факторов «место сбора» и «год сбора». Анализ на нормальность распределения проводился тестом Колмогорова–Смирнова с поправкой Лиллиефорса для проверки нулевой гипотезы. При уровне статистической значимости $p > 0,05$ делался вывод об отклонении от нормального распределения разности (R–L). Большинство статистических анализов выполнялось с помощью программных средств MS Excel и SPSS 14.

Результаты исследования

Отклонение от нормальности

Наибольшее число значений (R–L), т.е. выбросов, способствующих отклонению выборки от нормального распределения, отмечено в сборах листьев, собранных вблизи АЗС ВР. Эти значения регистрировались в среде SPSS в виде точек, отклоняющих распределение частот (R–L) от формы нормального распределения. Наибольшее количество выбросов за весь период наблюдения (28,5%, $n = 100$) получено в выборках, соответствующих 4-му признаку в районе АЗС ВР (табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Количество выбросов (% от выборки)
[Emissions (% of sampling)]

Признак [Trait]	АЗС ВР [BP gas station]	Завод «Карболит» [Chemical plant CARBOLIT]	ООПТ Крутовский [Krutovsky conservation area]
1	5,50	1,75	0,00
2	2,75	2,75	1,67
3	6,50	5,00	3,33
4	28,50	4,50	8,33
5	3,75	0,50	2,67
Σ	47	14,5	16

Генотипическая изменчивость

Т-тест на проверку равенства величин правого и левого признаков ($n = 100$) показал присутствие направленной асимметрии ($p < 0,005$) только

в одной выборке (1-й признак, 2004 г., завод «Карболит»). В то же время анализ данных с этого места сбора показал наибольшие значения флуктуирующей асимметрии и в 2004 г., но по 4-му признаку. Таким образом, направленная асимметрия как генотипический популяционный признак статистически значимая в том же локалитете и в тот же год, когда зарегистрирована самая высокая флуктуирующая асимметрия.

На популяционном уровне значимых эксцессов, за пределами превышающих табличные значения ($n = 100$; $\alpha = 95\%$), не найдено ни по одному из признаков. Значения эксцессов γ не выходили за пределы диапазона $[-3 \div +3]$, что соответствовало нормальному распределению значений ($R-L$). Анализ Колмогорова–Смирнова с поправкой Лиллиефорса на нормальность распределения показал нормальное распределение ($p > 0,05$). Не обнаружено связи между размером признака $(R+L)/2$ и величиной ΦA , так как коэффициент корреляции Пирсона не показал высоких значений ($r = 0,1-0,5$).

Фенотипическая изменчивость

При изучении фактора «год сбора» анализ флуктуирующей асимметрии дал значимые различия для 4-го и 5-го признаков ($p < 0,005$). Анализ фактора «место сбора» и взаимодействия обоих факторов показал высокую фенотипическую изменчивость ΦA по каждому признаку (табл. 2).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Изменчивость величины флуктуирующей асимметрии пяти признаков в зависимости от года (2004–2007), места сбора и взаимодействия факторов
[Variability of fluctuating asymmetry value of five traits depending on the observation year (2004–2007), the site and the factor interaction]

Источник вариации [Source of variation]	trait	SS	df	MS	F	p
Год исследования [Year]	1*	0,001	3	0,000	0,483	0,694
	2	0,005	3	0,002	0,693	0,557
	3	0,004	3	0,001	0,520	0,669
	4	0,012	3	0,004	3,425	0,017
	5	0,009	3	0,003	4,070	0,007
Место сбора [Site]	1*	0,012	2	0,006	10,468	0,000
	2	0,048	2	0,024	10,414	0,000
	3	0,028	2	0,014	5,287	0,005
	4	0,083	2	0,041	38,967	0,000
	5	0,005	2	0,002	3,424	0,033
Год × место сбора [year × site]	1*	0,018	10	0,002	3,161	0,001
	2	0,062	10	0,006	2,653	0,003
	3	0,062	10	0,006	2,653	0,003
	4	0,119	10	0,012	11,514	0,000
	5	0,016	10	0,002	2,258	0,013

Примечание. SS – сумма квадратов; df – степень свободы; MS – средний квадрат; F – показатель Фишера; p – уровень значимости; * – направленная асимметрия, 2004 г.

[Note. SS - sum of squares; df-degree of freedom; MS - mean square; F - Fisher index; p - level of significance; * - directional asymmetry, 2004].

Наибольшее статистически значимое различие по флуктуирующей асимметрии по фактору «место сбора» показал 4-й признак ($F = 38,97$; $p < 0,000$). Наивысшую статистическую значимость по этому признаку дал и двухфакторный анализ ($F = 11,51$; $p < 0,000$).

Максимальное значение флуктуирующей асимметрии по 4-му признаку получено в процессе изучения листовых пластин липы мелколистной, произрастающей в районе завода «Карболит», в 2006 г. ($0,058 \pm 0,002$). Для сравнения: этот показатель у АЗС ВР равен $0,030 \pm 0,002$, а на территории заказчика – $0,042 \pm 0,002$ (рис. 2).

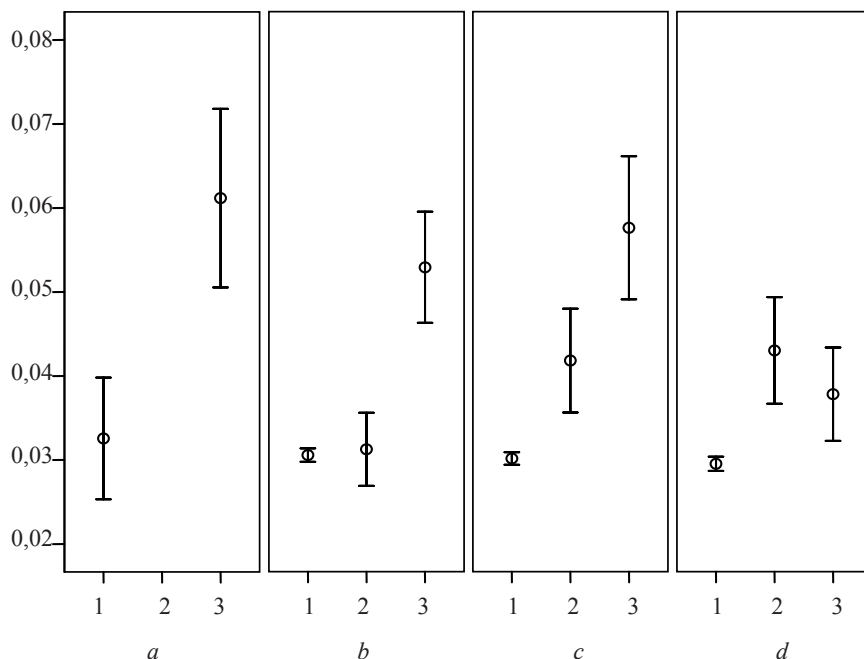


Рис. 2. Динамика флуктуирующей асимметрии за 2004–2007 гг. по 4-му признаку: 1 – АЗС ВР; 2 – заказник; 3 – завод «Карболит» (а – 2004 г., б – 2005 г.; в – 2006 г., г – 2007 г.). По оси ординат – величина флуктуирующей асимметрии, данные представлены в виде средней с доверительным интервалом 95% ($p < 0,01$) [Fig. 2. Fluctuating asymmetry dynamics in 2004–2007, the fourth trait: 1 – BP gas station, 2 – conservation area, 3 – chemical plant Carbolit, a – 2004, b – 2005, c – 2006, d – 2007]. Y-axis - FA value. Data are presented as a mean with 95% confidence interval ($p < 0.01$)]

Обсуждение результатов исследования

Определение отклонений выборок от нормального распределения зачастую является важным моментом предварительной инспекции величин гомологичных билатеральных признаков. Точки выбросов как значения, выходящие за пределы доверительного интервала, содержат информацию о

степени отклонения от нормального распределения величин, а значит, и о вероятном присутствии антисимметрии.

Количество значений выбросов в процентном отношении к общему числу по 4-му признаку оказалось наибольшим в районе АЗС ВР. Считаем, что это обстоятельство не случайно. Присутствие большого числа значений выбросов частотного распределения ($R-L$) по 4-му признаку в экспериментальной популяции в районе АЗС ВР является косвенным подтверждением их роли в биоиндикационной характеристике химического загрязнения окружающей среды вблизи АЗС и вдоль автомагистрали. Большое число значений выбросов по 4-му признаку характеризует его как более чувствительный к изменению факторов среды. Это подтверждается результатами двухфакторного анализа (место $\times$ год сбора). Анализ взаимодействия этих факторов показал высокую изменчивость ФА как проявления фенотипической изменчивости. Вблизи химического завода наблюдалось стойкое повышенное значение ФА по 4-му признаку при четырехлетнем наблюдении. Рост производства продукции завода «Карболит» в 2004–2006 гг. мог вызвать ответную реакцию в экспериментальной популяции липы мелколистной в виде снижения стабильности развития, приводящей к увеличению величины ФА. Структурно этот признак связан с главной жилкой (рахис), объединяющей проводящую систему листа с тканями листовой пластинки. Хронологически он развивается раньше остальных и заслуживает особого внимания для целей биоиндикации по показателю ФА.

Антисимметрия как высоко отрицательное значение эксцесса не обнаружена. Это довольно редко встречающийся вид асимметрии у листовых пластин древесных растений [3]. Из трех экспериментальных популяций в течение 4 лет генотипическая изменчивость проявилась в виде направленной асимметрии (по 1-му признаку) в год, когда получено самое высокое значение флуктуирующей асимметрии по 4-му признаку. Это позволяет сделать вывод о некой трансформации формы листовой пластины, являющейся проявлением популяционной изменчивости одновременно генотипического (НА) и фенотипического происхождения (ФА).

Флуктуирующая асимметрия как фенотипический признак различалась и территориально, и в зависимости от времени сбора. Наиболее статистически значимым признаком при оценке стабильности развития 4-й признак – расстояние между основаниями 1-й и 2-й жилок первого порядка. Этот признак с высокой статистической значимостью различался по годам сбора листьев в разных популяциях. Следовательно, в условиях Подмоскovie этот признак тоже целесообразно использовать для тестирования стабильности развития липы мелколистной.

Химический завод «Карболит» в начале 2000-х гг. увеличил мощность по производству пластмасс (максимальный объем производства зафиксирован в 2007 г.), поэтому повышение ФА в 2004 г. может служить косвенным подтверждением ранних нарушений стабильности развития эксперимен-

тальной популяции липы мелколистной. Снижение стабильности развития можно объяснить в этом случае большим количеством токсичных соединений в окружающей среде, образующихся во время производства, прежде всего диоксида углерода (CO_2) и триоксида серы (SO_3). Результаты работы не означают преимущественного использования отдельно взятых признаков, а напротив, предполагают интегральный анализ, основанный на морфогеометрическом подходе учета размера, формы и величины билатеральных параметров.

Заключение

Первым по статистической значимости фактором, влияющим на ФА, – фактор «место сбора». Второе по значимости – совместное влияние двух факторов: места и времени сбора листовых пластин. В районе влияния химического комбината получены статистически значимые значения двух видов асимметрии: направленной и флуктуирующей. Полученные данные свидетельствуют о генотипической и фенотипической природе билатеральной асимметрии в листовых пластинах в ответ на близость промышленного источника загрязнения.

Литература

1. Palmer A.R., Strobeck C.H. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *An. Rev. Ecol. Syst.* 1986. № 17. P. 391–421.
2. Palmer A.R., Strobeck C.H. Fluctuating Asymmetry Analyses Revisited // *Developmental Instab.: Causes and Consequences*, 2003. P. 279–319.
3. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Marin Yu.F. Phenogenetic monitoring of the weeping birch (*Betula pendula* Roth.) in the Middle Urals: Testing a new method for assessing developmental instability in higher plants // *Russian Journal of Ecology*. 2008. Vol. 39, № 7. P. 483–489.
4. Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // *Онтогенез*. 2001. Т. 32, № 6. С. 164–168.
5. Graham J., Emlen J.M., Freeman D.C., Leamy L.J., Kieser J.A. Directional asymmetry and the measurement of development instability // *Biol. Jour. of the Linn. Soc.* 1998. № 64. P. 1–16.
6. Зорина А.А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // *Принципы экологии*. 2012. Т. 3, № 3. С. 24–47.
7. Bechshoft T., Rigget W., Wiig Ø. et al. Fluctuating asymmetry in metric traits; a practical example of calculating asymmetry, measurement error, and repeatability // *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Zoological and Botanical Publishing. 2008. Vol. 45, № 1.
8. Willmore K.E., Klingenberg C.P., Hallgrímsson B. The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls // *Evolution*. 2005. 59.4. P. 898–909.
9. Баранов С.Г., Фёдорова Л.В. Динамика флуктуирующей асимметрии липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в интактной зоне и в зоне техногенного загрязнения // *Современные проблемы экологии и экологического образования : матер. междунар. науч.-практ. конф.* (5–6 марта 2009). Орехово-Зуево, 2009. С. 43–46.

10. Зыков И.Е., Никифоров Н.Д., Фёдорова Л.В. К оценке стабильности развития липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях восточного Подмосковья // Актуальные проблемы биоэкологии : сб. матер. Междунар. науч.-практ. конф., 21–24 октября 2008 г. М. : Диона, 2008. С. 72–74.
11. Шержукова Ю.А., Кривцова А.Н., Мелузова М.И., Мишаленкова Ю.Н. Оценка стабильности развития липы мелколистной на заповедной и урбанизированной территориях // Онтогенез. 2002. Т. 33, № 1. С. 16–18.
12. Баранов С.Г. Использование морфометрического метода для определения флуктуирующей асимметрии липы мелколистной // Биозащита и биобезопасность. 2014. Т. 6, № 1 (18). С. 10–17.
13. Veličković M., Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32, № 6. С. 164–168.
14. Kosiba P. Variability of morphometric leaf traits in small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill) under the influence of air pollution // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2008. Vol. 77, № 2. P. 125–137.
15. Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур) // Распоряжение Росэкологии от 16.10.2003 № 460. М. : Наука, 2003. 24 с.

Поступила в редакцию 25.01.2015; повторно 06.04.2015 г.; принята 23.04.2015 г.

Авторский коллектив:

Баранов Сергей Геннадьевич – канд. биол. наук, доцент кафедры биологического образования Владимирского государственного университета им. А.Г. и Н.Г. Столетовых (г. Владимир, Россия).

E-mail: bar.serg58@mail.com

Зыков Игорь Евгеньевич – канд. биол. наук, доцент кафедры биологии, экологии и биотехнологии Московского областного государственного гуманитарного университета (г. Орехово-Зуево, Россия).

E-mail: zykov-oz@yandex.ru

Фёдорова Любовь Валерьевна – ст. преподаватель кафедры биологии, экологии и биотехнологии Московского областного государственного гуманитарного университета (г. Орехово-Зуево, Россия).

E-mail: fedorova-oz@yandex.ru

Baranov SG, Zykov IE, Fedorova LV. Studying *Tilia cordata* Mill. intraspecific variation on the basis of leaf bilateral asymmetry. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):134-145. doi: 10.17223/19988591/30/9 In Russian, English summary

Sergey G. Baranov¹, Igor E. Zykov², Liubov V. Fedorova²

¹A and N Stoletov Vladimir State University, Vladimir, Russian Federation

²Moscow State Regional Institute of Humanities, Moscow, Russian Federation

Studying *Tilia cordata* Mill. intraspecific variation on the basis of leaf bilateral asymmetry

The aim of this study was to examine the manifestations of three types of bilateral asymmetry in three experimental *Tilia cordata* Mill. populations and, therefore, genotypic and phenotypic manifestations in the value of bilaterally symmetric traits at the population significance level.

We studied three types of bilateral asymmetry in traits of *T. cordata* Mill. leaves for four years (2004–2007). Annually, we gathered 100 *T. cordata* Mill. leaves as close

as possible in size from each of three experimental areas and measured their metric characteristic. Two populations were under industrial stress (proximity of a gas station and a highway or a chemical factory). The third population was in the mixed forest (Krutovsky conservation area). We determined three asymmetry types using A Palmer and K Strobeck's methodological approach.

Directional asymmetry as a genotypic population trait and fluctuating asymmetry as a phenotypic population trait were statistically significant and showed high value in one population near the chemical factory in 2004. Emission values served as an indirect evidence of the genotypic variety. We noted the highest amount of emissions in industrial stress area near the chemical factory, gasoline station and highway, whereas phenotypic variety in fluctuating asymmetry manifested itself only in population near the chemical factory. Genotypic traits clearly revealed on sites and showed a correlation between genotype and phenotype that was proved by the presence of statistically significant FA and DA. Conservation zone served as a control was not marked by an amount of emissions in patterns of distribution ($R - L$). Thus, directional asymmetry and fluctuating asymmetry can serve as bioindicative markers of anthropogenic stress in population of *T. cordata* Mill. For four years of study genotypic variety revealed itself in DA (first trait) in the same population and in the same year when the FA highest value was obtained on the fourth trait (chemical factory population). It makes us conclude that some transformation of leaf shape exists, which means genotypic and phenotypic effect under chemical factory pollution stress.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 15 References.

Key words: developmental stability; directional asymmetry; antisymmetry; fluctuating asymmetry.

References

1. Palmer AR, Strobeck CH. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *An. Rev. Ecol. Syst.* 1986;17:391-421.
2. Palmer AR, Strobeck CH. Fluctuating Asymmetry Analyses Revisited. In: *Developmental Instab.: Causes and Consequences*. Polak M, editor. Oxford University Press; 2003. pp. 279-319.
3. Vasil'ev AG, Vasil'eva IA, Marin YuF. Phenogenetic monitoring of the weeping birch (*Betula pendula* Roth.) in the Middle Urals: Testing a new method for assessing developmental instability in higher plants. *Russian Journal of Ecology*. 2008;39(7):483-489.
4. Zakharov VM, Zhdanova NP, Kirik EF, Shkil' FN. Ontogenez i populyatsiya: otsenka stabil'nosti razvitiya v prirodnykh populyatsiyakh [Ontogenesis and population: evaluation of developmental stability in natural populations]. *Ontogenez*. 2001;32(6):336-351. In Russian
5. Graham JH, Emlenm JM, Freeman DC, Leamy LJ, Kieser JA. Directional asymmetry and the measurement of development instability. *Biol. Jour. of the Linn. Soc.* 1998;64:1-16.
6. Zorina A.A. Metody statisticheskogo analiza fluktuiruyushchey asimmetrii [Methods of statistical analysis of fluctuating asymmetry]. *Printsipy ekologii*. 2012;1(3):24-47. doi: 10.15393/j1.art.2012.1461 In Russian
7. Bechshøft T, Rigget W, Wiig Ø, Sonne K. Fluctuating asymmetry in metric traits; a practical example of calculating asymmetry, measurement error, and repeatability. *Annales Zoologici Fennici*. 2008;45:32-38.
8. Willmore KE, Klingenberg P, Hallgrímsson B. The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. *Evolution*. 2005;59(4):898-909.

9. Baranov SG, Fedorova LV. Dinamika fluktuiruyushchey asimmetrii lipy melkolistnoy (*Tilia cordata* Mill.) v intaktnoy zone i v zone tekhnogenного zagryazneniya [Dynamics of fluctuating asymmetry of *Tilia cordata* Mill. in the intact zone and in the zone of technogenic impact.] In: *Sovremennye problemy ekologii i ekologicheskogo obrazovaniya. Mater. mezhdunar. nauchno-praktich. konf.* [Contemporary problems of ecology and ecological education. Proc. of the Sci. Conf. 5-6 March. Orekhovo-Zuevo]. 2009. pp. 43-46. In Russian
10. Zykov IE, Nikiforov ND, Fedorova LV. K otsenke stabil'nosti razvitiya lipy melkolistnoy (*Tilia cordata* Mill.) v usloviyakh vostochnogo Podmoskov'ya [On estimating developmental stability of *Tilia cordata* Mill. in Eastern Moscow region]. In: *Aktual'nye problemy bioekologii. Sb. mater. Mezhdunar. nauchno-praktich. konf.* [Contemporary problems of bioecology. Proc. of the Sci. Conf. 21-24 October, 2008]. Moscow: Moscow Publ.; 2008. pp. 72-74. In Russian
11. Sherzhikova YuA, Krivtsova AN, Melyzova MI, Mishalenkova IN. Estimation of the developmental stability of small-leaved lime on natural reserves and in urbanized territories. *Ontogenez*. 2002;33(1):16-18. In Russian, English summary.
12. Baranov SG. The use of morphometric method for definition of fluctuating asymmetry of *Tilia parvifolia*. *Biozashchita i biobezopasnost'*. 2014;6(1(18)):10-17. In Russian, English summary
13. Veličković M, Zakharov VM, Zhdanova NP, Kirik EF, Shkil' FN. Reduced developmental stability in *Tilia cordata* leaves: effects of disturbed environment. *Periodicum biologorum*. 2010;112(3):273-281.
14. Kosiba P. Variability of morphometric leaf traits in small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) under the influence of air pollution. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2008;77(2):125-137.
15. Metodicheskie rekomendatsii po vypolneniyu otsenki kachestva sredy po sostoyaniyu zhivyykh sushchestv (otsenka stabil'nosti razvitiya zhivyykh organizmov po urovnyu asimmetrii morfologicheskikh struktur) [Guidelines for estimating environment quality according to the state of living beings (estimation of development stability of living organisms by the level of asymmetry of morphological structures)]. *Rasporyazhenie Rosekologiya* ot 16.10.2003 № 460 [Order of Rosekologiya as of 16.10.2003]. Moscow: Nauka Publ.; 2003. 24 p. In Russian

Received 25 January 2015;

Revised 6 April 2015;

Accepted 23 April 2015

Authors info:

Baranov Sergey G, Dr. Sci. (Biol.), Assistant Professor, department Biological Education, Vladimir State University, 87, M. Gorkogo Str., Vladimir, 600000, Russian Federation.

E-mail: bar.serg58@mail.com

Zykov Igor E, Dr. Sci. (Biol.), Assistant Professor, Department of Biology, Ecology and Biotechnology, Moscow Region State Institute of Humanities (MGOGI) 22, Zelenaya Street, Orekhovo-Zuevo, 142611, Russian Federation.

E-mail: zykov-oz@yandex.ru

Fedorova Liubov V, Senior Lecturer, Department of Biology, Ecology and Biotechnology, Moscow Region State Institute of Humanities (MGOGI) 22, Zelenaya Str., Orekhovo-Zuevo, 142611, Russian Federation.

E-mail: fedorova-oz@yandex.ru

УДК 574.42, 574.472
doi: 10.17223/19988591/30/10

А.А. Сычев¹, Э.А. Снегин¹, А.С. Шаповалов²,
Е.В. Пономаренко², Ю.Г. Чендев¹

¹Белгородский государственный национальный
исследовательский университет, г. Белгород

²Государственный природный заповедник «Белогорье»,
пос. Борисовка, Белгородская область

К вопросу о структуре фауны наземных моллюсков заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ,
проекты 12-04-01511-а, 12-04-10153-к, 13-04-10121-к.

Получены данные по истории формирования степной малакофауны заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене, которые свидетельствуют о снижении видового разнообразия моллюсков в современную эпоху, что может быть обусловлено изменением климатических и биотических факторов, а также факторов антропогенного происхождения. Проведен анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости конхиологических признаков ксерофильных видов *Helicopsis striata* (Müller, 1774) и *Chondrula tridens* (Müller, 1774) из современной фауны и почвенного горизонта возрастом 2 860±550 лет. Выявленные статистически значимые отличия конхиологических признаков ископаемых групп и современных популяций названных видов указывают на более высокую аридность климата в суббореальный период голоцена. Отмеченная временная стабильность ряда морфологических признаков у данных моллюсков говорит об устойчивости их популяционных генофондов. Выявленная изоляция между генофондами морфологических форм *Ch. tridens* var. *galiciensis* и var. *albolimbata* как в прошлом, так и в настоящем может свидетельствовать в пользу их видового статуса.

Ключевые слова: наземные моллюски; конхиологическая изменчивость; голоцен; Ямская степь; Среднерусская возвышенность.

Введение

Познание исторического развития природных экосистем является ключевым звеном в понимании путей их дальнейшей эволюции и определении механизмов устойчивого функционирования. Эти знания способствуют выработке таких форм хозяйственной деятельности, которые позволяют грамотно использовать природные ресурсы при сохранении естественного хода вещественно-энергетических процессов в живой природе. В этом аспекте

особого внимания заслуживают лесостепные экосистемы юга Среднерусской возвышенности, к которым относится изучаемый нами участок «Ямская степь» природного заповедника «Белогорье». Известно, что лесостепь Среднерусской возвышенности, являясь природным экотопом, характеризуется высоким разнообразием фауны и флоры, обилием эндемичных и реликтовых видов [1]. Однако высокая степень хозяйственной освоенности этой территории привела к трансформации природных ландшафтов, изоляции и дроблению естественных сообществ, что вызвало сокращение их биоразнообразия. При этом наиболее выраженная депрессия характерна для луговых и степных ценозов.

Хорошими индикаторами состояния степных биоценозов считаются ксерофильные моллюски [2]. Малоподвижность, узколокальность местообитания, приуроченность к определенным фитоценоотическим комплексам являются характерными признаками этой группы животных. Степные моллюски имеют прочную кальциевую раковину, способную сохраняться в отложениях почвы. Несмотря на то, что параметры раковины большей частью генетически детерминированы, модифицирующее влияние среды приводит к определенным изменениям конхиологических признаков, по которым мы можем судить о характере экологических факторов в различных биотопах [3]. Все эти критерии позволяют использовать наземных моллюсков в качестве модельных объектов в работах по изучению эволюции природных экосистем и реконструкции экологических условий прошедших исторических эпох. Кроме того, исторический подход позволяет решать различные проблемы, связанные с систематикой моллюсков, адаптацией их популяций к изменчивым параметрам среды и роли в этом процессе внутривидовой изменчивости.

Цель работы – на основании данных по видовому составу и внутривидовой изменчивости конхиологических признаков в выборках ископаемых и современных раковин наземных моллюсков изучить структуру малакофауны заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене.

Материалы и методики исследования

В исследовании использованы ископаемые и современные раковины наземных моллюсков, собранные на территории заповедного участка «Ямская степь» и его охранный зоны (рис. 1). Район исследования расположен в южной части лесостепи Среднерусской возвышенности и характеризуется расчлененным ландшафтом с частым выходом мело-мергельных пород на дневную поверхность.

Ископаемый раковинный материал получен путем промывки проб грунта из семнадцати горизонтов почвенно-геологического разреза, расположенного в днище основания балки «Вишняки» на границе заповедного участка «Ямская степь». Почвенно-геологический разрез выбран, заложен и описан

Е.В. и Д.С. Пономаренко, координаты разреза 51°10'31,26" с.ш., 37°37'30,28" в.д. Стратиграфия разреза характеризуется чередованием овражно-балочных наносов, отложенных в периоды эродирования склонов балки, и мало-мощных почв, образовавшихся на этих наносах в периоды задерновывания склонов. Наносы и эмбриональные почвы расположены на погребенной лугово-черноземной почве, сформированной на мело-мергельных породах. Общая высота почвенного профиля разреза составляет более 2,5 м [4].

Радиоуглеродное датирование горизонтов разреза проводилось по углероду захороненного почвенного гумуса и микрочастиц угля в Киевской радиоуглеродной лаборатории (Украина) и лаборатории Калифорнийского университета (США) соответственно. Возраст самого старого (семнадцатого) почвенного горизонта, расположенного на глубине 230–250 см и соответствующего погребенной почве, составляет $2\,860 \pm 550$ лет. Возраст самого молодого (первого) почвенного горизонта оценивается в 520 ± 110 лет [4].

Всего отобрано и промыто 603,5 кг почвы. Промывка почвы осуществлена на ситах под струей проточной воды в почвоведческой лаборатории ФГБУ «Государственный природный заповедник «Белогорье». Полученный раковинный материал характеризуется различной степенью сохранности и представлен как целыми раковинами, так и их обломками. В последующих расчетах каждая отмытая раковина вне зависимости от степени ее повреждения принималась за одну особь. Видовая принадлежность отмытых раковин установлена по ключевым конхиологическим признакам [5, 6]. Всего отмыто и проанализировано 2 835 ископаемых раковин и их обломков. Рассчитывали абсолютную массу раковинного материала по каждому почвенному горизонту, а также относительную массу раковин в 10 кг почвы. Кроме того, вычисляли относительное число раковин в 1 кг почвы. Уровень видо-вого разнообразия малакоценозов (I) оценивали по формуле Шеннона [7]:

$$I = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i,$$

где p_i – доля особей i -го вида.

Современную степную фауну моллюсков изучали в двенадцати пунктах из района исследования (см. рис. 1). Для этого с поверхности почвы осуществляли сбор пустых раковин и затем устанавливали их видовую принадлежность.

Для анализа внутривидовой изменчивости в современных пунктах собраны репрезентативные выборки раковин *Chondrula tridens* (Müller 1774) и *Helicopsis striata* (Müller 1774), которые затем по морфометрическим признакам сопоставлялись с ископаемыми раковинами этих же видов из почвенного разреза. На целых раковинах подсчитывали число оборотов (ЧО) и проводили измерение основных морфометрических параметров на бинокуляре МБС-10 с окуляр-микрометром. Схема промеров раковин

представлена на рис. 2. Кроме того, для *H. striata* определяли такие интегральные параметры раковины, как объем ($V_p = \text{ШП}^2 * \text{ВР} / 2$) и площадь устья ($S_y = 3,145 * \text{ВУ} * \text{ШУ} / 4$), а также отношения $\text{ВР} / \text{ШП}$, $\text{ВЗ} / \text{ВР}$, $\text{ШУ} / \text{ВУ}$. Для *Ch. tridens* рассчитывали степень развития устьевой арматуры (индекс зазубленности) по формуле $\text{Index} = (\text{ВУ} + \text{ШУ}) / (a + b + c)$ [8] и морфометрические индексы $\text{ВЗ} / \text{ВР}$ и $\text{ВР} / \text{ЧО}$. На территории Среднерусской возвышенности *Ch. tridens* представлен двумя морфологическими формами: *galiciensis* и *albolimbata* [9] (рис. 3). Раковины *albolimbata* отличаются более крупными размерами при равном количестве оборотов, относительно низкой высотой завитка, а также более развитой устьевой арматурой [8]. Кроме этого, дифференциацию форм *Ch. tridens* мы проводили на основании индекса $\text{ВЗ} / \text{ВР}$, величин ВР и ШП с учетом ЧО .

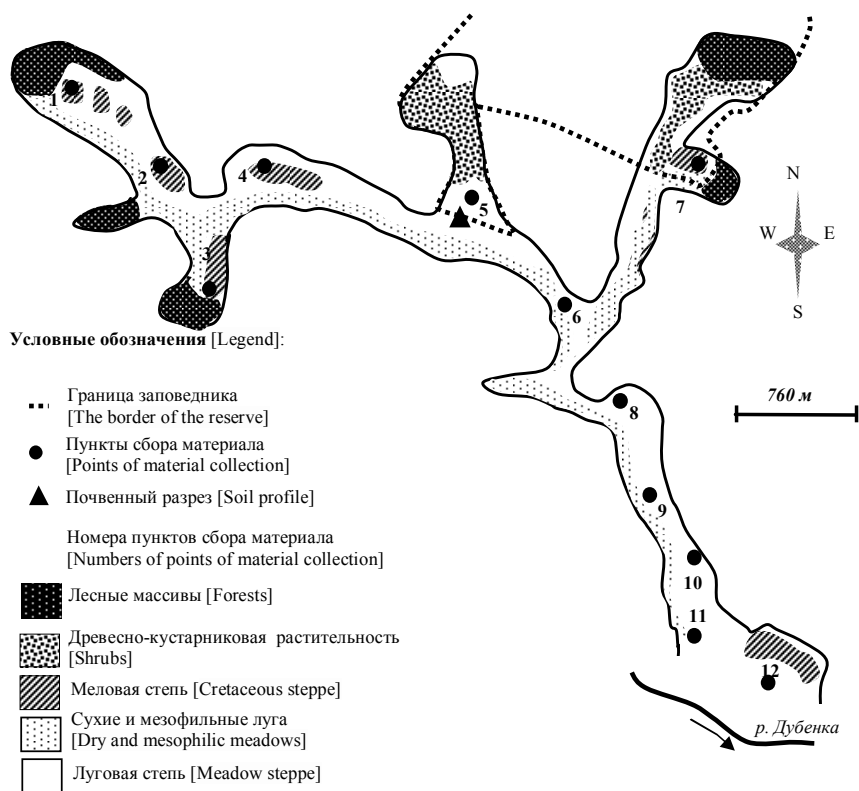


Рис. 1. Карта-схема овражно-балочного ландшафта района исследования
[Fig. 1. Schematic map of the gully landscape of the studied area]

Математическая обработка полученных данных проводилась с помощью программ Microsoft Excel и StatSoft STATISTICA 6.0 for Windows.

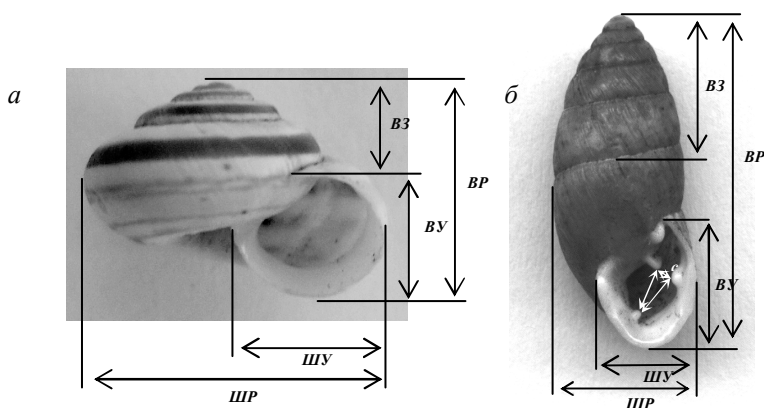


Рис. 2. Раковины *H. striata* (а) и *Ch. tridens* (б) (промеры: BP – высота раковины, ШР – ширина раковины, ВЗ – высота завитка, ВУ – высота устья, ШУ – ширина устья; расстояние между вершинами зубов: а – колумеллярного и парietального; б – колумеллярного и палатального; с – парietального и палатального)
[Fig. 2. Shells of *H. striata* (a) and *Ch. tridens* (б) (measurements: BP - shell's height, ШР - shell's width, ВЗ - spire's height, ВУ - mouth's height, ШУ - mouth's width; the distance between the tops of the teeth: a - columellar and parietal; b - columellar and palatal; c - parietal and palatal)]

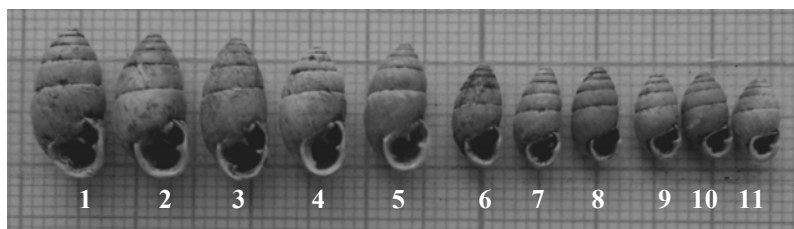


Рис. 3. *Ch. tridens* из палеогоризонта 230–250 см: 1–5 – *albolimbata*, 6–11 – *galiciensis*
[Fig. 3. *Ch. tridens* from the paleohorizon 230-250 cm: 1-5 – *albolimbata*, 6-11 - *galiciensis*]

Результаты исследования и обсуждение

В ходе проведенных исследований установлено, что ископаемые раковины из почвенного разреза принадлежат 8 видам наземных моллюсков: *Ch. tridens*, *H. striata*, *Vallonia pulchella* (Müller 1774), *Euomphalia strigella* (Draparnaud 1801), *Cochlicopa lubricella* (Porro 1838), *Succinea oblonga* (Draparnaud 1901), *Pupilla sterrii* (Voith 1840), *Vallonia tenuilabris* (Al. Braun 1842) (рис. 4). Поскольку во всех почвенных горизонтах встречаются ксерофильные моллюски *Ch. tridens* и *H. striata* [5, 10–12], можно говорить о степном характере палеоэкосистем в районе расположения разреза на протяжении всего позднего голоцена.

Наибольшее видовое разнообразие наземных моллюсков отмечается для самого старого почвенного горизонта № 17 (возраст $2\,860 \pm 550$ лет). Полученная датировка указывает на время его формирования в конце суббореального периода голоцена, характеризующегося относительно аридным и холодным климатом [13]. Для этого горизонта установлены все обнаруженные в разрезе виды моллюсков, за исключением *E. strigella*. Из них *P. sterrii* и *V. tenuilabris* в настоящее время в районе исследования не встречаются [10, 14]. Стоит отметить, что если *P. sterrii* обычен для среднегоголоценовых отложений бассейнов рек Дона и Волги, то холодолюбивый вид *V. tenuilabris* характерен скорее для миндель-рисских отложений плейстоцена Европы [6]. При этом рядом исследователей отмечено его пребывание в Восточной Европе вплоть до сухого и теплого атлантического периода голоцена (8 000–4 800 лет назад) [15].

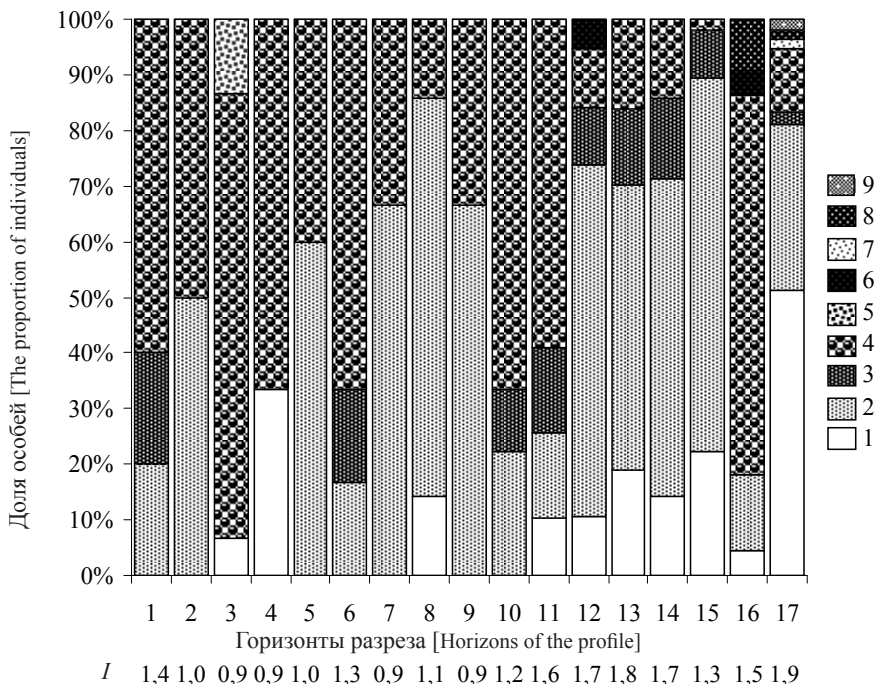


Рис. 4. Структура наземной малакофауны в горизонтах почвенного разреза и уровень ее видового разнообразия (*I*): 1 – *Ch. tridens* var. *albolimbata*, 2 – *Ch. tridens* var. *galiciensis*, 3 – *H. striata*, 4 – *V. pulchella*, 5 – *E. strigella*, 6 – *C. lubricella*, 7 – *S. oblonga*, 8 – *P. sterrii*, 9 – *V. tenuilabris*

[Fig. 4. Structure of the ground malacofauna in the horizons of the soil profile and the level of their species diversity (*I*): 1 – *Ch. tridens* var. *albolimbata*, 2 – *Ch. tridens* var. *galiciensis*, 3 – *H. striata*, 4 – *V. pulchella*, 5 – *E. strigella*, 6 – *C. lubricella*, 7 – *S. oblonga*, 8 – *P. sterrii*, 9 – *V. tenuilabris*. On the ordinate axis - Species number; on the abscissa axis - Profile horizons]

Обнаружение *V. tenuilabris* в отложениях суббореального периода голоцена на территории Среднерусской возвышенности показывает, что в условиях балочного ландшафта, имеющего много локальных убежищ, долгое время могли сохраняться виды ледниковой эпохи. А их исчезновение могло быть вызвано как климатическими, так и биотическими изменениями, в частности возрастанием конкуренции со стороны более теплолюбивых видов моллюсков [15].

Присутствие в конце суббореального периода голоцена характерного обитателя сухих слабозадернованных склонов балок с меловыми почвами *H. striata*, представителя каменистых горных биотопов *P. sterrii*, а также обитателя хорошо дренируемых биотопов *C. lubricella* дает основание предположить относительно разреженное состояние растительного покрова и наличие меловых обнажений на склонах балок того времени [5, 6, 10]. Вероятно, низкая задернованность склонов приводила к относительно свободному стоку поверхностных вод, усилению водной эрозии и аллювиальных процессов, формированию в понижениях рельефа временных водоемов. В пользу этих рассуждений говорят находки в палеогоризонте раковин пресноводного моллюска *Anisus dazuri* (Mörch 1868) и мезофильного моллюска *S. oblonga*. Таким образом, сухой климат и пересеченный ландшафт приводили к формированию разнокачественных биотопов: на склонах балок находились аридные разреженные биотопы, а в днищах балок существовали мезофильные и гидрофильные сообщества.

В почвенно-геологических горизонтах № 15 и 16, расположенных на глубине 205–230 см и датируемых началом субатлантического периода голоцена (около 2 300 лет назад), наблюдается снижение видового разнообразия малакофауны. В частности, в отложениях этого времени нами не найдены раковины *V. tenuilabris* и *P. sterrii*, а число раковин ксерофильного вида *H. striata* и мезофильной улитки *S. oblonga* значительно сокращается. Происходит также уменьшение численности особей *Ch. tridens* var. *galiciensis* относительно var. *albolimbata*. Описанные изменения в малакофауне могли быть следствием снижения биотопического разнообразия палеоландшафта. Так, повышение влажности климата, отмеченное для этого периода [16], могло привести к задерновыванию склонов, снижению водного стока, гумидизации склоновых биотопов и аридизации понижений ландшафта. Данное предположение подтверждается низким содержанием меловой крошки в отложениях на глубине 215–230 см.

Известно, что в период между $1\,950 \pm 150$ и $1\,540 \pm 90$ лет назад имело место потепление и снижение влажности климата [17]. Сообщества моллюсков этого периода (горизонты № 11–14, расположенные на глубине 143–202 см) представлены степными видами. Однако стоит отметить, что, несмотря на существование столь продолжительного периода времени с благоприятными условиями для развития ксерофильной группы малакофауны, появления новых, ранее не отмечаемых сухолюбивых видов нами не зафиксировано.

Период между $1\,440 \pm 10$ и 520 ± 110 лет назад характеризуется самым

низким видовым разнообразием наземных моллюсков (горизонты № 1–10, глубина 35–143 см). Малакофауна этого периода представлена регулярно встречающимся видом *V. pulchella*, а также временно исчезающими и вновь появляющимися *H. striata*, *Ch. tridens* var. *galiciensis* и var. *albolimbata*, что, вероятно, связано либо с их периодическим исчезновением/появлением в биоценозе, либо с уменьшением/увеличением численности популяций. При этом форма *galiciensis*, начиная со второго горизонта (670±30 лет назад, глубина 53–59 см), полностью исчезает из отложений балки «Вишняки» и в настоящее время в ней не встречается. Основной причиной описанных явлений можно считать характерное для данного исторического периода увлажнение и похолодание климата [18]. Причем несмотря на некоторое потепление и аридизацию климата в период 1 200–700 лет назад (так называемый «малый климатический оптимум») [19], соответствующего горизонтам разреза № 4–7 (глубина 67–116 см), увеличения видового разнообразия малакофауны мы не наблюдаем. В наступившую затем эпоху «малого ледникового периода» около 700 лет назад нами отмечено появление нового для фауны района исследования вида *E. strigella* (горизонт № 3, глубина 59–67 см), предпочитающего относительно влажные и холодные биотопы.

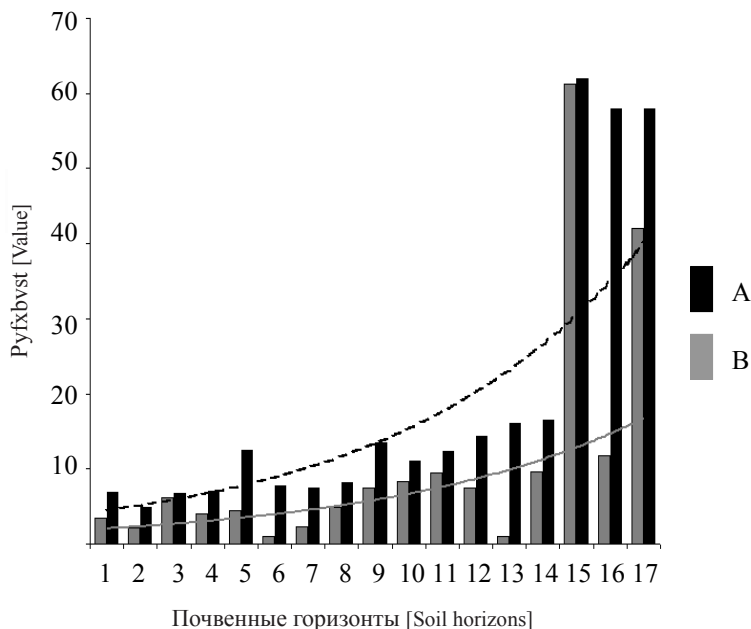


Рис. 5. Относительная масса раковин моллюсков в мг/1 кг почвы (A) и их количество в ед/10 кг почвы (B) по горизонтам почвенного разреза
[Fig. 5. Relative weight of shells in mg/1 kg of soil (A) and their number in 10 kg of soil (B) in the horizons of the soil profile]

В целом с конца суббореального периода голоцена по настоящее время на территории «Ямской степи» для фауны наземных моллюсков отмечается умень-

шение индекса Шеннона (см. рис. 4). Выявлено экспоненциальное снижение как относительного числа раковин (коэффициент корреляции $r = 0,88$, $t_{st} = 15,6$, $p < 0,01$), так и относительной массы раковинного материала моллюсков с уменьшением возраста почвенного горизонта ($r = 0,77$, $t_{st} = 7,6$, $p < 0,01$) (рис. 5).

Обеднению малакофауны, наряду с изменением климатических и биотических факторов, могла способствовать и хозяйственная деятельность человека. Дело в том, что в горизонтах изученного почвенного разреза, датированных возрастом 2 000 лет и более поздним временем, обнаружены пыльца и фитоолиты культурных злаков, что говорит о периодическом возникновении на склонах и в днище изучаемой балки пахотных угодий населения археологических культур раннего железного века, раннего, развитого и позднего Средневековья.

Данные по видовому составу современной наземной малакофауны представлены в табл. 1. В настоящее время в балке присутствуют 10 видов наземных моллюсков. Из них 4 вида не обнаружены в горизонтах почвенного разреза: *C. lubricella*, *Truncatellina cylindrica* (Ferussac 1807), *Perpolita petronella* (Pfeiffer 1853), *Pupilla muscorum* (Linnaeus, 1758). Это можно объяснить несколькими причинами: быстрым разрушением пустых раковин, низкой численностью моллюсков, а также аккумуляцией раковин в почвенных горизонтах с ограниченной площади балки, куда виды с локальными популяциями могли не попасть.

Для сопоставления конхиологических признаков отобраны целые раковины взрослых особей *Ch. tridens* и *H. striata* из горизонта 230–250 см (палеовыборки) и современных биотопов района исследования. Полученные средние значения представлены в табл. 2 и 3.

Сравнение выборок раковин из современных популяций *H. striata* с помощью критерия Стьюдента не выявило значимых отличий ($p \leq 0,05$) по большинству анализируемых признаков. При этом сравнение палеовыборки с пулом современных раковин этого моллюска из района исследования позволило определить статистически значимые отличия между ними по большинству параметров, что связано с более мелкими размерами ископаемых раковин при равном количестве оборотов. Ранее нами установлено [20], что уменьшение среднего размера половозрелых особей в популяциях *H. striata* тесно связано с повышением плотности населения особей. Кроме того, для палеовыборки доля раковин с числом оборотов $\geq 4,75$ составляет 31%, в то время как для современных групп – 56%. Наблюдаемое уменьшение доли крупных особей в демографической структуре палеопопуляции также свидетельствует о более высокой плотности населения и, вероятно, более благоприятных условиях существования в прошлом [20]. Поскольку *H. striata* является ксерофильным моллюском, то ухудшение условий обитания в последующие периоды могло быть вызвано повышением влажности климата. Таким образом, полученные данные подтверждают предположение о том, что в конце суббореального периода голоцена условия были более аридными, чем в настоящее время. Стоит также отметить, что по индексу *BP/ШР*

значимых отличий между палеовыборкой и пулом современных раковин *H. striata* нами не выявлено. Это указывает на стабильность общей конституции раковины моллюска во времени.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Виды наземных моллюсков в современных биотопах заповедного участка «Ямская степь» и его охранный зоны
[Species of land snails in modern habitats of the protected area "Yamskaya steppe" and its buffer zone]

Пункты сбора материала [Points of material collection]	Наземные моллюски [Land snails]										Индекс Шеннона [The Shannon Index]
	<i>Chondrula tridens</i> var. <i>Albolimbata</i>	<i>Chondrula tridens</i> var. <i>galiciensis</i>	<i>Helicopsis striata</i>	<i>Vallonia pulchella</i>	<i>Vallonia costata</i>	<i>Euomphalia strigella</i>	<i>Cochlicopa lubricella</i>	<i>Truncatellina cylindrica</i>	<i>Perpolita petronella</i>	<i>Pupilla muscorum</i>	
1	–	+	+	+	+	+	+	+	–	+	1,9
2	+	+	+	+	+	–	+	+	–	–	1,9
3	–	+	+	+	+	–	–	+	–	+	2,1
4	+	+	+	–	+	–	–	+	–	–	0,7
5	+	–	+	+	+	+	–	+	–	–	1,3
6	+	–	–	+	+	–	–	+	–	–	1,6
7	+	+	–	+	+	+	–	+	–	+	1,6
8	+	–	+	+	–	–	–	–	–	+	1,1
9	+	–	+	+	+	–	–	+	–	+	1,6
10	+	–	–	+	+	+	–	–	+	+	1,8
11	+	–	–	+	+	+	–	+	–	+	1,7
12	+	–	+	+	+	–	–	+	–	+	2,2

Примечание: «+» – присутствие; «–» – отсутствие [Note: + presence, - absence].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Средние значения морфометрических признаков раковин *H. striata*
[The mean values of morphometric features of *H. striata* shells]

Пункты сбора материала [Points of material collection]		<i>N</i>	<i>ЧО</i>	<i>ШР</i>	<i>ВР</i>	<i>ВЗ</i>	<i>ВУ</i>	<i>ШУ</i>	<i>Vp</i>	<i>Sy</i>
Горизонт 230–250 см [Horizon 230-250 cm]		19	4,6±0,1	9,6±0,6	6,6±0,5	2,3±0,3	4,8±0,3	4,7±0,2	322,1±69,6	18,2±1,9
Современные [Modern]	1	20	4,6±0,1	10,3±0,3	7,1±0,3	2,5±0,2	5,1±0,2	4,9±0,2	382,2±40,6	19,9±1,3
	2	41	4,8±0,1	10,9±0,3	7,4±0,3	2,7±0,2	5,3±0,1	5,2±0,1	453,0±40,3	21,9±1,2
	3	41	4,9±0,1	10,8±0,3	7,6±0,2	3,0±0,2	5,2±0,1	5,1±0,1	454,4±36,2	21,1±1,0
	4	83	4,8±0,1	10,9±0,2	7,5±0,2	2,9±0,1	5,3±0,1	5,2±0,1	457,6±27,9	21,7±0,8
	5	23	4,9±0,1	10,9±0,4	7,7±0,3	2,9±0,2	5,4±0,2	5,2±0,2	466,3±49,9	22,3±1,8
	8	40	4,8±0,1	10,6±0,3	7,5±0,3	3,0±0,2	5,2±0,1	5,1±0,1	431,7±40,4	21,0±1,2
	12	30	4,9±0,1	10,9±0,3	7,7±0,2	3,2±0,2	5,3±0,1	5,2±0,1	470,1±36,3	21,8±1,1
	X	278	4,8±0,1	10,8±0,3	7,5±0,3	2,9±0,2	5,3±0,1	5,1±0,1	449,6±38,8	21,5±1,2

Примечание. N – объем выборки, X – взвешенная средняя. Остальные обозначения приведены в тексте. Указаны абсолютные значения признаков в миллиметрах с доверительными интервалами ($M \pm \Delta$, $p = 0,95$)

[Note. N is the sample size, X - weighted average. Other designations are given in the text. Absolute feature values in millimeters and their confidence intervals ($M \pm \Delta$, $p = 0,95$) are given].

Ch. tridens, как уже говорилось выше, в фауне района исследования представлен морфологическими формами *galiciensis* и *albolimbata*, которые на данной территории встречаются как раздельно, так и совместно (см. табл. 1). Однако форма *galiciensis* предпочитает биотопы с островной растительностью на выходах мела и распространена только в верховьях балки, образуя популяции в пунктах № 1, 3, 4, 2 и 7 (в двух последних пунктах обнаружены лишь единичные раковины этого моллюска, поэтому в анализе конхиологических признаков они не использовались).

Сравнение выборок раковин *galiciensis* из современных популяций с помощью критерия Стьюдента выявило их достоверные отличия по большинству анализируемых параметров, за исключением признаков *ЧО*, *ВЗ*, индекса зазубленности (*Index*) и *ВЗ/ВР*. Аналогичные отличия по большинству параметров зафиксированы между палеовыборкой и совокупной выборкой современных раковин из района исследования, что связано с меньшими размерами палеораковин (табл. 3). Так, расчет индекса *ВР/ЧО*, определяющего интенсивность нарастания высоты раковины, показал, что выборка из палеопопуляции характеризуется более низким темпом роста раковин по сравнению с современными популяциями. Поскольку рост ксерофильных моллюсков происходит во влажные и теплые периоды вегетационного сезона, более аридный и холодный климат конца суббореального периода мог способствовать сокращению благоприятного для роста *Ch. tridens var galiciensis* времени и уменьшению размеров раковины (примечательно, что для формы *albolimbata* такой закономерности не выявлено). Стоит также отметить, что средние значения конхиологических признаков *galiciensis* из горизонта 230–250 см наиболее близки к популяции из пункта № 1.

Форма *Ch. tridens var. albolimbata* распространена во всех современных пунктах исследования, кроме первого и третьего. Сравнение выборок раковин *albolimbata* из современных биотопов выявило статистически значимые отличия популяций моллюсков по всем анализируемым параметрам. Это указывает на высокий уровень дифференциации конхиологических признаков в различных пунктах района исследования. Столь же высокая степень отличий зафиксирована между совокупной выборкой раковин из современных популяций *albolimbata* и палеовыборкой, характеризующейся более крупными раковинами. Однако между выборками *albolimbata* из палеогоризонта 230–250 см и современной популяции моллюска в балке «Вишняки» (пункт 5, место почвенного разреза) по большинству морфометрических признаков значимых отличий не обнаружено, что говорит о временной стабильности морфологической структуры раковин моллюсков в данном биотопе. Это позволяет говорить о высокой роли наследственной компоненты в формировании конхиологических признаков и стабильности популяционных генофондов у *Ch. tridens*.

Известно, что у *Ch. tridens* одним из способов адаптации к засушливому климату является усиление устьевой арматуры [21]. По нашим данным,

значение индекса зазубленности у формы *galiciensis* из палеогоризонта не отличается от современных популяций (см. табл. 3).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Средние значения морфометрических признаков
раковин и их индексов у *Ch. tridens*
[Mean values of morphometric features of shells and their indexes in *Ch. tridens*]

Пункты сбора материала [Points of material collection]		<i>N</i>	<i>ЧО</i>	<i>ВР</i>	<i>ВЗ</i>	<i>ШР</i>	<i>ШУ</i>	<i>ВУ</i>	<i>ВЗ/ВР</i>	<i>ВР/ЧО</i>	<i>Index</i>
gal. 230–250		74	6,5±0,1	8,8±0,2	3,8±0,2	4,0±0,1	2,9±0,1	3,3±0,1	0,43±0,01	1,35±0,02	2,19±0,04
alb. 230–250		19	7,0±0,1	13,0±0,4	5,3±0,3	5,7±0,1	4,2±0,1	5,0±0,1	0,41±0,01	1,84±0,04	2,12±0,07
Современные [Modern]	1 gal.	32	6,6±0,1	9,0±0,2	3,9±0,1	3,9±0,1	2,9±0,1	3,2±0,1	0,43±0,01	1,36±0,02	2,16±0,07
	3 gal.	25	6,7±0,1	9,4±0,2	4,1±0,1	4,1±0,1	3,0±0,1	3,4±0,1	0,43±0,01	1,40±0,02	2,22±0,10
	4 gal.	76	6,6±0,1	9,5±0,2	4,1±0,1	4,1±0,1	3,0±0,1	3,5±0,1	0,43±0,01	1,42±0,02	2,10±0,05
	X gal.	133	6,7±0,1	9,3±0,2	4,0±0,1	4,1±0,1	3,0±0,1	3,5±0,1	0,43±0,01	1,40±0,02	2,14±0,07
	2 alb.	27	7,0±0,1	12,1±0,3	5,1±0,2	5,2±0,1	3,8±0,1	4,7±0,1	0,42±0,01	1,73±0,02	2,31±0,08
	4 alb.	23	6,8±0,1	12,4±0,3	4,9±0,2	5,7±0,1	4,3±0,1	5,1±0,2	0,39±0,01	1,82±0,03	2,14±0,15
	5 alb.	68	6,9±0,1	13,0±0,2	5,2±0,1	5,8±0,1	4,2±0,1	5,0±0,1	0,40±0,01	1,87±0,02	2,03±0,04
	6 alb.	33	6,8±0,1	11,9±0,2	4,8±0,2	5,2±0,1	3,9±0,1	4,5±0,1	0,41±0,01	1,74±0,02	2,19±0,09
	7 alb.	38	6,7±0,1	11,5±0,2	4,4±0,1	5,4±0,1	4,0±0,1	4,6±0,1	0,38±0,01	1,72±0,02	2,07±0,09
	8 alb.	11	6,8±0,2	11,7±0,4	4,7±0,3	5,3±0,1	4,0±0,1	4,5±0,1	0,40±0,01	1,70±0,04	2,01±0,09
	9 alb.	37	6,9±0,1	11,8±0,2	4,7±0,2	5,4±0,1	4,0±0,1	4,6±0,1	0,40±0,01	1,71±0,02	2,06±0,05
	10 alb.	30	6,9±0,1	11,9±0,3	4,8±0,2	5,4±0,1	4,1±0,1	4,5±0,1	0,41±0,01	1,73±0,03	2,17±0,06
	11 alb.	34	6,6±0,1	11,2±0,2	4,5±0,1	5,4±0,1	3,9±0,1	4,4±0,1	0,40±0,01	1,69±0,02	2,17±0,06
	12 alb.	31	6,6±0,1	11,2±0,2	4,4±0,2	5,2±0,1	3,9±0,1	4,4±0,1	0,39±0,01	1,69±0,02	1,93±0,06
	X alb.	332	6,8±0,1	12,0±0,2	4,8±0,1	5,4±0,1	4,0±0,1	4,7±0,1	0,40±0,01	1,75±0,02	2,14±0,08

Примечание. gal. – var. *galiciensis*, alb. – var. *albolimbata*, *N* – объем выборки, 230–250 – почвенный горизонт 230–250 см, *X* – взвешенная средняя. Остальные обозначения приведены в тексте. Представлены абсолютные значения признаков в миллиметрах с доверительными интервалами ($M \pm \Delta$, $p = 0,95$)

[Note. gal. - var. *galiciensis*, alb. - var. *albolimbata*, *N* is the sample size, 230-250 - soil horizon 230-250 cm, *X* - weighted average. Other designations are given in the text. Absolute feature values in millimeters and their confidence intervals ($M \pm \Delta$, $p = 0.95$) are given].

А палеопопуляция формы *albolimbata* по данному индексу статистически значимо превзошла только современную популяцию из пункта 12, при этом уступая популяции из пункта 2. Отсутствие видимых различий по данному признаку между ископаемыми и современными популяциями моллюска, несмотря на явное отличие конца суббореального периода голоцена от современного времени по степени аридности климата, можно объяснить высо-

кой наследственной детерминацией этого признака. Кроме того, вследствие гетерогенности ландшафта в биотопах разных эпох могли формироваться благоприятные для обитания *Ch. tridens* микроныши со схожими условиями, сглаживающими различия климата и способствующими схожему развитию устьевой арматуры.

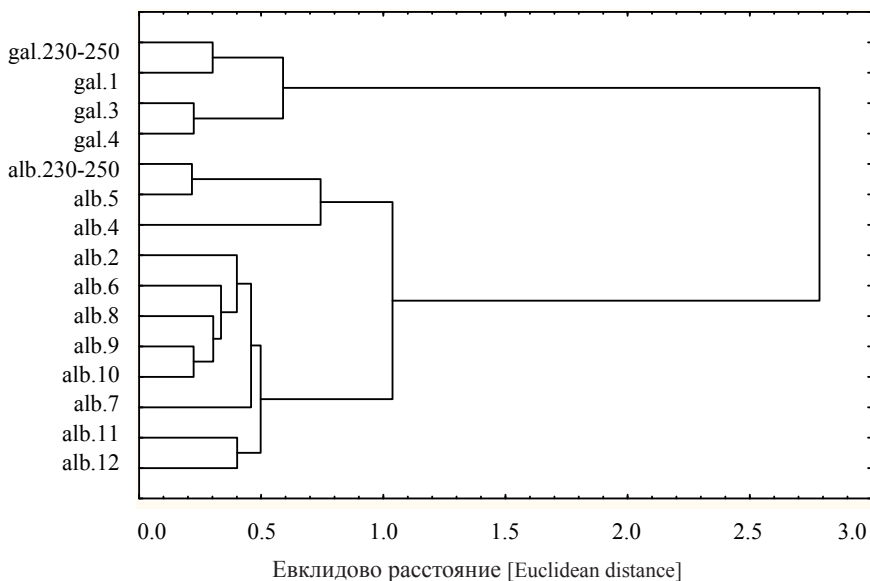


Рис. 6. Дендрограмма сходства популяций *Ch. tridens* по морфометрическим признакам раковины (gal. – var. *galiciensis*; alb. – var. *albolimbata*, 230–250 см – палеогоризонт из почвенного разреза, 1–12 – номер пункта сбора в современной фауне)
 [Fig. 6. Dendrogram of similarity of *Ch. tridens* populations according to shell morphometric characteristics (gal. - var. *galiciensis* alb. - var. *albolimbata*, 230-250 cm - paleohorizon from the soil profile, 1-12 - collection point number in the modern fauna)]

При анализе раковин *Ch. tridens* двух форм, несмотря на их совместное обитание как в прошлом, так и в настоящем времени, между ними не выявлено промежуточных морфологических вариантов. Так, кластерный анализ морфометрических признаков раковин *Ch. tridens* показал, что вся совокупность исследованных популяций распадается на два четких кластера, один из которых включает выборки *galiciensis*, а другой – *albolimbata* (рис. 6). Последующее исчезновение *galiciensis* из малакосообщества в балке «Вишняки» около 670 лет назад не затронуло *albolimbata*, что, вероятно, свидетельствует о разной реакции этих форм на действия одних и тех же экологических факторов. Все это косвенно подтверждает выдвинутое ранее предположение о видовом статусе форм *galiciensis* и *albolimbata* [22].

Следует также отметить, что весьма вероятно *Ch. tridens* var. *galiciensis* в районе исследования в прошлом распространен шире, чем в настоящее

время, а изменение его ареала происходило путем смещения в сторону верховьев балки. Об этом же косвенно свидетельствует отмеченное сходство конхиологических признаков в популяциях этого моллюска из пункта № 1 и палеопопуляции. В данном аспекте примечательно современное распространение популяций реликтового вида *H. striata* в бассейнах рек Верхнего Поосколья (к которым относится район исследования), где они также находятся преимущественно в верховьях балок. Это может быть частным, характерным для Среднерусской возвышенности случаем общего правила, согласно которому сохранение вымирающих видов чаще происходит в изолированных экосистемах [23]. В условиях гористого ландшафта Среднерусской возвышенности распространение ксерофильных наземных моллюсков происходит только по склонам балок и долинам рек. В данном случае верховья балок являются наиболее изолированными территориями с низким потоком мигрантов, способных вытеснить представителей аборигенной фауны. Нельзя исключать также того, что сохранение популяций реликтовых моллюсков *Ch. tridens* var. *galiciensis* и *H. striata* в верховьях балок может быть вызвано не только биотическими изменениями, но и более благоприятными для них микроклиматическими условиями обитания.

Заключение

Таким образом, полученные данные по истории формирования степной малакофауны заповедного участка «Ямская степь» в позднем голоцене свидетельствуют о снижении видового разнообразия моллюсков в современную эпоху, что может быть обусловлено изменением климатических и биотических факторов, а также влиянием человека. Отмеченная временная стабильность ряда морфологических признаков у индикаторных видов говорит в пользу устойчивости их популяционных генофондов. Выявленная изоляция между генофондами морфологических форм *Ch. tridens* может свидетельствовать в пользу их видового статуса, что требует дальнейшего исследования с привлечением молекулярно-генетических методов.

Литература

1. Присный А.В. Эколого-географические принципы становления биоразнообразия юга Среднерусской возвышенности на примере реликтовых членистоногих : дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2004. 487 с.
2. Снегин Э.А. Использование видов наземных моллюсков в качестве индикаторов реликтовых ценозов // Вестник Житомирского педагогического университета. 2002. Вып. 10. С. 128–129.
3. Goodfriend G.A. Variation in land-snail form and size and its causis: a review // Syst. Zool. Vol. 1986. 35. P. 204–223.
4. Чендев Ю.Г., Ершова Е.Г., Александровский А.Л., Гольева А.А., Хохлова О.С., Пономаренко Е.В., Русаков А.В., Николаев В.И., Шаповалов А.С., Сычев А.А. Изменение природной среды в позднем голоцене по результатам комплексного

- анализа балочных отложений: Ямская степь // Материалы Всероссийской научной конференции по археологическому почвоведению / Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. Пушкино, 2014. С. 176–180.
5. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Л. : Наука, 1978. 384 с.
 6. Шилейко А.А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Л. : Наука, 1984. 399 с.
 7. MacArthur R.H. Fluctuations of animal populations, and measure of community // Ecology. 1955. Vol. 36, № 7. P. 353–356.
 8. Крамаренко С.С., Сверлова Н.В. До вивчення внутрішньовидової мінливості *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) на заході України та з'ясування таксономічного статусу окремих форм // Наук. зап. Держ. природозн. музею. Львів. 2003. Т. 18. С. 93–110.
 9. Clessin S. Aus meiner Novitaten-Mappe // Malakozool. Bl. Neue Folge. 1879. B. 1. S. 3–16.
 10. Лухарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1952. 512 с.
 11. Ložek V. Quartärmollusken der Tschechoslowakei // Rozprawy Ustředního Ústavu Geologického. 1964. Vol. 31. P. 374.
 12. Снегин Э.А., Сычев А.А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Helicopsis striata* Müller (Mollusca, Gastropoda: Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Теоретическая и прикладная экология. 2011. № 2. С. 83–92.
 13. Спиридонова Е.А. Эволюция растительного покрова бассейна Дона в верхнем плейстоцене-голоцене. М. : Наука, 1991. 221 с.
 14. Николаев В.А. Наземные моллюски Среднерусской возвышенности : дис. ... канд. биол. наук. Орел, 1973. 240 с.
 15. Лазуков Г.И., Гвоздовер М.Д., Гоггинский Я.Я., Урысон М.И., Харитонов В.М., Якимов В.П. Природа и древний человек (Основные этапы развития природы, палеолитического человека и его культуры на территории СССР в плейстоцене). М. : Мысль, 1981. 223 с.
 16. Чендев Ю.Г. Эволюция лесостепных почв Среднерусской возвышенности в голоцене. М. : ГЕОС, 2008. 212 с.
 17. Обломский А.М. Позднезарубинецкие памятники // Славяне и их соседи в конце I тысячелетия до н.э. – первой половине I тысячелетия н.э. М. : Наука, 1992. С. 40–52.
 18. Динесман Л.Г. Голоценовая история биогеоценозов Русской равнины // История биогеоценозов СССР в голоцене. М. : Наука, 1976. С. 122–132.
 19. Борисенков Е.П., Пасецкий В.М. Экстремальные природные явления в русских летописях XI–XIII вв. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 240 с.
 20. Сычев А.А., Снегин Э.А. Внутрипопуляционная структура *Helicopsis striata* (Gastropoda; Pulmonata; Hygromiidae) в условиях лесостепного ландшафта Среднерусской возвышенности // Вестник КрасГАУ. 2013. № 9. С. 126–132.
 21. Матекин П.В. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района // Зоологический журнал. 1950. Т. 29, вып. 3. С. 193–205.
 22. Clessin S. Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg, 1887. 358 s.
 23. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 398 с.

Поступила в редакцию 08.12.2014 г.; повторно 23.03.2015 г.; принята 23.04.2015 г.

Авторский коллектив:

Сычев Антон Александрович – ассистент кафедры экологии, физиологии и биологической эволюции биолого-химического факультета Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: sychov@bsu.edu.ru

Снегин Эдуард Анатольевич – д-р биол. наук, доцент, зав. кафедрой экологии, физиологии и биологической эволюции биолого-химического факультета Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Шаповалов Александр Семенович – директор Федерального государственного бюджетного учреждения «Государственный природный заповедник “Белогорье”» (пос. Борисовка, Белгородская область, Россия).

E-mail: shapovalov@zapovednik-belogorye.ru

Пономаренко Елена Викторовна – канд. биол. наук, с.н.с. Федерального государственного бюджетного учреждения «Государственный природный заповедник “Белогорье”» (пос. Борисовка, Белгородская область, Россия).

E-mail: eponomarenko@yahoo.com

Чендев Юрий Георгиевич – д-р геогр. наук, профессор, зав. кафедрой природопользования и земельного кадастра факультета горного дела и природопользования Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: chendeв@bsu.edu.ru

Sychev AA, Snegin EA, Shapovalov AS, Ponomarenko EV, Chendeв YuG. On the history of forming the steppe malacofauna in the south of the mid-russian upland in the late holocene. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):146-164. doi: 10.17223/19988591/30/10 In Russian, English summary

**Anton A. Sychev¹, Eduard A. Snegin¹, Alexander S. Shapovalov²,
Elena V. Ponomarenko², Yuriy G. Chendeв¹**

¹Belgorod State National Research University, Belgorod, Russian Federation

²Federal State Budgetary Institution "The State Nature Reserve "Belogorie"", Borisovka, Belgorod oblast, Russian Federation

On the history of forming the steppe malacofauna in the south of the Mid-Russian upland in the late holocene

Basing on the analysis of shells of land snails found in seventeen horizons of the soil profile and modern steppe ecosystems on the territory of the “Yamskaya steppe” and its buffer zone (the nature reserve “Belogorie”), we obtained data on changes in species composition and mollusks’ abundance in the steppes in the South of the Mid-Russian Upland from the end of the Subboreal period of the Holocene to the present. In the fossils we detected 2835 shells and their fragments which belong to eight species of land snails. The obtained data showed that there was an increase in species diversity of land snails, the relative number of fragments of shells and their weight with increasing age of the soil horizon which is associated with climate, biotope and biocenosis environmental factors. We marked maximum species diversity for the end of the Subboreal period and associated it with the quality of existing habitats. We showed that the onset of the wet and cold periods of the Holocene resulted in decreased species diversity of xerophilous snails, and dry and warm periods - only to preserve their diversity without the emergence of new species. For the end of the Subboreal period of the Holocene we noted the presence of *Pupilla sterrii* V. and *Vallonia tenuilabris* Al., species of the glacial epoch now extinct in the studied area. We proved that under the conditions of a mountainous landscape of the Mid-Russian upland there is an increase in the likelihood of preserving the indigenous fauna and relics of past eras due to the semi-isolated state of its hills and river valleys.

We examined modern steppe fauna of mollusks in twelve points of the studied area. Only in the modern steppe ecosystems of the protected area "Yamskaya steppe" and its buffer zone we found nine species of land snails. We considered inter- and intrapopulation variability conchiological traits of xerophilous species *Chondrula tridens* (Müller, 1774) and *Helicopsis striata* (Müller, 1774) from modern fauna and 2860±550-year-old soil horizon. Modern populations of *H. striata* did not significantly differ among themselves according to most conchiological traits, however, are significantly different from the sample of the soil horizon by larger shells and a large number of their whorls. This indicates the existence of more arid conditions at the end of the Subboreal period of the Holocene than at present. In the analysis of morphometric characteristics of *Ch. tridens* shells all investigated populations split into two clusters, one of which includes samples of morphological form *galiciensis*, and the other form - *albolimbata*. We showed the absence of significant gene flow between *galiciensis* and *albolimbata* forms. The reproductive isolation between *Ch. tridens galiciensis* and *albolimbata* forms is pronounced and requires taxonomic revision of this species with the involvement of molecular-genetic methods.

The article contains 6 Figures, 3 Tables, 23 References.

Key words: land snails; conchiological variability, Holocene; Yamskaya steppe; the Mid-Russian Upland.

References

1. Prisnyy AV. Ekologo-geograficheskie printsipy stanovleniya bioraznoobraziya yuga Srednerusskoy vozvyshennosti na primere reliktovykh chlenistonogikh [Ecological-geographical principles of formation of the biodiversity in the Mid-Russian Upland by the example of relict arthropods. DrSci. Dissertation, Biology]. Voronezh: Voronezh State University; 2004. 487 p. In Russian
2. Snegin EA. Ispol'zovanie vidov nazemnykh mollyuskov v kachestve indikatorov reliktovykh tsenozov [The use of land snails species as indicators of relict communities]. *Vestnik Zhitomirskogo pedagogicheskogo universiteta*. 2002.10:128-129. In Russian
3. Goodfriend GA. Variation in land-snail form and size and its causis: a review. *Syst. Zool.* 1986;35:204-223.
4. Chendev YG, Ershova EG, Aleksandrovskiy AL, Goleva AA, Khokhlova OS, Ponomarenko EV, Rusakov AV, Nikolaev VI, Shapovalov AS, Sychev AA. Izmenenie prirodnoy sredy v pozdnem golotsene po rezul'tatam kompleksnogo analiza balochnykh otlozheniy: Yamskaya step' [Environmental changes in the late Holocene according to the results of a comprehensive analysis of the beam deposits: Yamskaya steppe]. In: *Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii po arkheologicheskomu pochvovedeniyu* [Proc. of the all-Russian scientific conference on archaeological soil science]. Pushchino: Institut fiziko-khimicheskikh i biologicheskikh problem pochvovedeniya RAN; 2014. pp. 176-180. In Russian
5. Shileyko AA. Nazemnye mollyuski nadsemeystva Helicoidea [Helicoidea land snails]. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 384 p. In Russian
6. Shileyko AA. Nazemnye mollyuski podotryada Pupillina fauny SSSR (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) [Pupillina land snails in the fauna of the USSR (Gastropoda, Pulmonata, Geophila)]. Leningrad: Nauka Publ.; 1984. 399 p. In Russian
7. MacArthur RH. Fluctuations of animal populations, and measure of community. *Ecology*. 1955;36(7):353-356.
8. Kramarenko SS, Sverlova NV. Do vivchennya vnutrishnovidovoi minlivosti *Chondrula tridens* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) na zakhodi Ukraini ta zyasuvannya taksonomichnogo statusu okremikh form [On studying *Chondrula tridens* intraspecific variation (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) in the West of Ukraine and clarifying the taxonomic status of certain forms]. *Nauk. zap. Derzh. prirodozn. muzeyu. L'viv*. 2003;18:93-110.

9. Clessin S. Aus meiner Novitäten-Mappe. *Malakozool. Bl. Neue Folge*. 1879;1:3-16.
10. Liharev IM, Rammelmeyr ES. Nazemnie molluski fauni SSSR [Terrestrial mollusks of the USSR fauna]. Vol. 43. Keys to the fauna. Moscow-Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR; 1952. 512 p. In Russian
11. Ložek V. Quartärmolluscen der Tschechoslowakei. *Rozpravy Ustredniho Ustavu Geologického*. 1964;31:374. In German
12. Snegin EA, Sychev AA. Otsenka zhiznesposobnosti populyatsiy osobo okhranyaemogo vida *Helicopsis striata* Müller (Mollusca, Gastropoda: Pulmonata) v usloviyakh yuga Srednerusskoy vozvysheynosti [Evaluation of viable populations of specially protected *Helicopsis striata* Müller species (Mollusca, Gastropoda: Pulmonata) in the South of the Mid-Russian Upland]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2011;2:83-92. In Russian
13. Spiridonova EA. Evolyutsiya rastitel'nogo pokrova basseyna Dona v verkhnem pleystotsene-golotsene [The evolution of the vegetation cover of the Don basin in the upper Pleistocene-Holocene]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 221 p. In Russian
14. Nikolaev VA. Nazemnye mollyuski Srednerusskoy vozvysheynosti [Land snails of the Mid-Russian upland]. CandSci. Dissertation, Biology. Orel: 1973. 240 p. In Russian
15. Lazukov GI, Gvozdover MD, Gogginskiy YY, Uryson MI, Kharitonov VM, Yakimov VP. Priroda i drevniy chelovek (Osnovnye etapy razvitiya prirody, paleoliticheskogo cheloveka i ego kul'tury na territorii SSSR v pleystotsene) [Nature and ancient man (Main stages of the development of nature, Paleolithic man and his culture on the territory of the USSR in the Pleistocene)]. Moscow: Mysl' Publ.; 1981. 223 p. In Russian
16. Chendev YG. Evolyutsiya lesostepnykh pochv Srednerusskoy vozvysheynosti v golotsene [The evolution of the forest-steppe soils in the Central Russian upland in the Holocene]. Moscow: GEOS Publ.; 2008. 212 p. In Russian
17. Oblomskiy AM. Pozdnezarubineckie pamyatniki [Late Zarubinec monuments]. In: *Slavyane i ikh sosedi v kontse I tysyacheletiya do n.e. – pervoy polovine I tysyacheletiya n.e.* [The Slavs and their neighbors at the end of the Ist millennium BC - the first half of the Ist millennium AD]. Moscow: Nauka Publ.; 1992. pp. 40-52. In Russian
18. Dinesman LG. Golotsenovaya istoriya biogeotsenozov Russkoy ravniny [The Holocene history of biogeocenoses of the Russian plain]. In: *Istoriya biogeotsenozov SSSR v golotsene* [History of biogeocenoses of the USSR in the Holocene]. Moscow: Nauka Publ.; 1976. pp. 122-132. In Russian
19. Borisenkov EP, Pasetskiy VM. Ekstremalnye prirodnye yavleniya v russkikh letopisyakh XI-XIII vv. [Extreme natural phenomena in the Russian Chronicles of the XI-XIII centuries]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1983. 240 p. In Russian
20. Sychev AA, Snegin EA. Intra-population structure of *Helicopsis striata* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) in the forest-steppe landscape conditions of the Mid-Russian Upland South. *Vestnik Krasnoyarskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2013;9:126-132. In Russian
21. Matekin PV. Fauna nazemnykh mollyuskov Nizhnego Povolzh'ya i ee znachenie dlya predstavleniya ob istorii sovremennykh lesov rayona [The fauna of land snails in the Lower Volga region and its importance for understanding the history of modern forest area]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1950;29(3):193-205. In Russian
22. Clessin S. Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz. Nürnberg: Bauer Publ.; 1887. 358 s. In German
23. Mayr E. Zoologicheskii vid i evolyutsiya [Zoological species and evolution]. Moscow: Mir Publ.; 1968. 398 p. In Russian

Received 8 December 2014;

Revised 23 March 2015;

Accepted 23 April 2015

Author info:

Sychev Anton A., Assistant, Department of Ecology, Physiology and Evolutionary Biology, Faculty of Biology and Chemistry, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: sychov@bsu.edu.ru

Snegin Eduard A., Dr. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Head of the Department of Ecology, Physiology and Evolutionary Biology, Faculty of Biology and Chemistry, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Shapovalov Alexander S., Head of the Federal State Budgetary Institution "The State Nature Reserve "Belogorie"", 3 Monastyrskiy per., Borisovka 309340, Belgorod oblast, Russian Federation.

E-mail: shapovalov@zapovednik-belogorye.ru

Ponomarenko Elena V., Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Federal State Budgetary Institution "The State Nature Reserve "Belogorie"", 3 Monastyrskiy per., Borisovka 309340, Belgorod oblast, Russian Federation.

E-mail: eponomarenko@yahoo.com

Chendev Yuriy G., Dr. Sci. (Geogr.), Professor, Head of the Department of Nature Management and Land Cadastre, Faculty of Mining and Natural Resource Management, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: chendev@bsu.edu.ru

УДК 550.4 + 616 (571.54)
doi: 10.17223/19988591/30/11

Г.Д. Чимитдоржиева¹, Т.Н. Чимитдоржиева²,
Ю.Б. Цыбенков¹, Е.Э. Валова²

¹Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия
²Бурятский государственный университет, г. Улан-Удэ, Россия

Экологическая ситуация на территории г. Улан-Удэ и анализ заболеваемости его населения злокачественными новообразованиями

Оценено содержание свинца в почвах и растительности г. Улан-Удэ, а также проанализирована связь между содержанием данного элемента и онкозаболеваемостью населения. Исследования проведены на 30 ключевых участках площадью 100 м². В ходе исследований обнаружены высокие концентрации свинца и кадмия в травянистой растительности, что свидетельствует о его азротехногенном происхождении. Содержание свинца в городских почвах и его окрестностях находится на уровне, близком к значению ПДК, местами превышает его. Наибольшие количества свинца зарегистрированы у растений-доминантов на ключевых участках южной и восточной частей города. В результате рекогносцировочного анализа присутствия свинца в почвенно-растительном комплексе территории найдена положительная связь его с частотой заболеваемости населения злокачественными новообразованиями: $r = +0,85$ при величине критического значения $r = 0,71$, корреляция связи уровня свинца и частоты ЗНО оказалась близкой к значимой при $p = 0,01$, когда значение $t_{\text{крит}} > t_{\text{расч}}$

Ключевые слова: свинец; предельно допустимая концентрация (ПДК); злокачественные новообразования.

Введение

На наследственную предрасположенность населения к злокачественным новообразованиям «накладываются» другие факторы, в той или иной степени корректирующие уровни онкологической заболеваемости. Следовательно, поиск детерминантов злокачественных новообразований (ЗНО), которые могут быть различной природы (экологические, социально-экономические и пр.), весьма актуален. Имеется много литературных данных, подтверждающих участие свинца (Pb) в процессе канцерогенеза [1–9].

Свинец является одним из металлов, включенных в список приоритетных загрязнителей рядом международных организаций, в том числе Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ). Известно, что движение свинца осу-

ществляется по цепи: почва – растения – человек, почва – растения – животные – человек, почва – воздух – человек. По степени общетоксического действия свинец занимает четвертое место после таллия, ртути, кадмия [10]. Техногенные источники свинца довольно разнообразны. Попав в окружающую среду, свинец сохраняется в ней длительное время даже после устранения источника загрязнения [11]. Сведения о том, как уровень накопления свинца в почве соотносится с имеющимися средними региональными данными, значениями ПДК, являются важной частью информации о состоянии окружающей среды. Их учет поможет правильно оценить экологическую обстановку в г. Улан-Удэ и выявить опасность техногенного давления, если таковое имеет место.

Известно, что на 44–100% свинец поступает в организм человека из загрязненных почв через продукты питания [10]. Следовательно, оценка присутствия свинца в почвенном покрове является весьма актуальной. Поступление металла в организм человека через продукты питания и воздух рассматривали R.K. Sharma, M.J. Agrawal [12]; они отмечают, что свинец в виде паров в сочетании с атмосферными осадками образует аэрозоли и разносится ветром или осаждается на водные и почвенные объекты. Основными путями проникновения в организм человека неорганического Pb являются пероральный, дыхательный и адсорбция через желудочно-кишечный тракт. Токсичность Pb обусловлена его прямым вмешательством в деятельность различных ферментов; даже умеренные уровни свинца подавляют иммунитет. Именно иммунодефицитное население подвергается канцерогенезу [13].

M.S. Abdullaxi в своем исследовании приходит к общей оценке: свинец канцерогенен для человека, несмотря на ограниченное количество случаев канцерогенных воздействий его неорганических соединений: ацетата, хромата и фосфата [4]. Он отмечает, что органические формы свинца более токсичны и легко усваиваются желудочно-кишечным трактом, особенно у детей. Выводы автора следует считать справедливыми вследствие того, что воздействия соединений свинца на организм человека считаются отдаленными, т.е. долгосрочными. Свинец обладает кумулятивным свойством, попав в организм, остается в нем навсегда; обладая очень высокой биологической активностью, искажает стандартный процесс метаболизма, вызывает мутации, нарушение третичной структуры и функций ферментов синтеза и репарации ДНК [1, 2, 14–19].

В механизме действия свинца важная роль отводится энзимопатическому эффекту. Свинец соединяется с сульфгидрильными, карбоксильными и аминными группами активных центров ферментов, участвующих в синтезе гема [5, 20–22]. Одним из таких ферментов является дегидратаза 5-аминолевулиновой кислоты (ALAD) – цитозольный фермент, катализирующий образование порфибилиногена. Ингибирование ALAD приводит к накоплению 5-аминолевулиновой кислоты (ALA) и снижению образования гема [5].

При дальнейшем окислении аминолевулиновой кислоты она превращается в 4,5-диоксoвалериановую кислоту, которая является потенциальным генотоксичным компонентом и участвует в развитии металлзависимого канцерогенеза [22].

Один из сильнейших эффектов действия свинца – его влияние на метаболизм глутатиона [5, 6, 21–24]. Показано значительное снижение концентрации глутатиона в крови в экспериментах на животных, у детей и взрослых, подвергающихся воздействию свинца [5, 24]. Глутатион является антиоксидантом, ответственным за метаболизм отдельных лекарственных средств и токсинов. Свинец, связываясь с сульфгидрильными группами глутатиона, инактивирует его способность как антиоксиданта участвовать в процессах детоксикации ксенобиотиков в печени [6, 20, 21, 25].

Важным механизмом токсического действия свинца на организм является его способность к инициированию процесса свободнорадикального окисления [25, 26]. Свинец активирует процесс перекисного окисления липидов (ПОЛ) в клетках. Наряду с ПОЛ в мембранах клеток свинец вызывает окисление молекулы гемоглобина. Способность свинца замещать ионы цинка, являющиеся кофакторами ферментов антиоксидантной защиты супероксиддисмутазы и каталазы, приводит к инактивации этих ферментов. Отмечено также токсичное действие свинца на репродуктивную систему и потомство [17, 23].

Свинец снижает активность фермента, приводящего к накоплению пириимидиновых нуклеотидов в эритроцитах, разрушению эритроцитов и нарушению созревания эритробластов [23]. Накопление пириимидиновых нуклеотидов в эритроцитах сопровождается гемолизом. Нарушение эритробластов и зрелых эритроцитов, ингибирование активности ферментов энергетического обмена клеток приводят к сокращению срока жизни эритроцитов. Таким образом, свинец относится к ядам политропного действия, инициирует окислительный стресс, ингибирует антиоксиданты, оказывает сильнейший энзимопатический эффект, нарушая стандартный обмен веществ. Все это ослабляет иммунитет человека, предопределяя механизм развития онкопатологии.

В этом контексте должны быть оценены природные условия жизни, в которых формируется здоровье человека. Нами ранее в поисках причин роста онкопатологии населения Бурятии анализировалась подверженность его радиации и обнаружена связь ее с онкозаболеваемостью [27]. Т.Н. Чимитдоржиева, И.Г. Кременецкий [27] считают, что причиной является то, что территория Бурятии относится к зоне, постоянно подвергающейся воздействию альфа-частиц, испускаемых в процессе природного деления урана, в продуктах распада которого присутствуют (наряду с радоном) изотоп свинца и много других радиоактивных элементов. Урановых месторождений на территории Бурятии более 20, радоновых источников – около 400 [28]. Очевидно, что имеет место эмиссия радионуклидов в атмосферный воздух (радона,

свинца и других радиоактивных элементов) в связи с широким развитием зон тектонического разлома и трещиноватости земной коры в Байкальском регионе.

В процессе ранее проведенных исследований выявлен рост заболеваемости населения в Республике Бурятия злокачественными новообразованиями [27, 29, 30]. Лидирующими территориями являются Баунтовский район, в котором сильно развита горнодобывающая промышленность, и г. Улан-Удэ. Именно показатели по городу увеличивают средние данные в целом по Бурятии. В настоящей работе сделана попытка определить содержание Pb в почвенно-растительном покрове территории г. Улан-Удэ и его окрестностей и установить связь этого показателя с частотой ЗНО городского населения.

Материалы и методики исследования

Объектом исследования является почвенно-растительный покров г. Улан-Удэ (N 51°49'37" E 107°36'22", высота над ур. м. 528 м) и его окрестностей. Исследования проведены на 30 ключевых участках площадью 100 м², выбранных с учетом «розы ветров» и месторасположения стационарных и передвижных источников загрязнений (табл. 1). На каждом участке в 8 точках из слоя 0–5 см методом конверта отбирали почвы, из которых составлялся один смешанный образец. По сходному принципу средний образец составлялся из срезанной в период массового цветения надземной массы растений-доминантов территории. Поскольку растения служат первым экраном на пути осаждения из атмосферы загрязненных веществ, нами изучалось накопление свинца травянистой растительностью.

Валовое содержание свинца определено на атомно-адсорбционном спектрофотометре (Perkin Elmer AAnalyst-400, USA) в испытательно-аналитической лаборатории Бурятского центра стандартизации, метрологии и сертификации (г. Улан-Удэ): в почвах – после разложения прокаленной почвы HF в присутствии H₂SO₄ и перевода в солянокислый раствор, в растительных образцах – после их сухого озоления и последующего перевода осадка в раствор [31]. Полученные результаты сравнивались со средними содержаниями элемента в земной коре (кларками), средними региональными показателями и принятыми уровнями предельно допустимой концентрации (ПДК) свинца.

Исследуемая территория разделена на условные квадраты, которые не совсем удалось «разбить» по функциональным зонам вследствие бесплановой застройки города. Например, ТЭЦ-1 и другие промышленные предприятия в центре города на современном этапе оказались окружены многоэтажными жилыми домами. Тем не менее сделана попытка выделить селитебные, промышленные и рекреационные зоны (табл. 1).

Данные, использованные нами в табл. 2, по Г.М. Иванову [32], получены из почвенных проб, отобранных в районах Бурятии в 1981–1990 гг. Поскольку свинец оказывает отдаленное действие на живой организм, в нашей

работе подвергается анализу частота ЗНО населения республики за 2000–2010 гг.; для сравнения использованы более ранние данные. Статистическая обработка экспериментальных данных выполнена в среде электронной таблицы Microsoft Excel 2003 из пакета Microsoft Office. Для определения значимости коэффициента корреляции авторы воспользовались методами корреляционного и регрессионного анализа [33]. Материалом для анализа заболеваемости ЗНО послужили статистические данные, взятые из официальных источников Республики Бурятия и Российской Федерации [34, 35].

Результаты исследования и обсуждение

Улан-Удэ находится в Иволгино-Удинской межгорной котловине на месте слияния рек Селенга и Уда, занимает их речные долины, а также предгорья и склоны хребтов Улан-Бургасы, Цаган-Дабан и Хамар-Дабан. Разница относительных высот превышает 300 м. В пределах города наиболее низкое гипсометрическое положение имеет пойменная часть с абсолютными высотами примерно 500 м (стрелка «Уда-Селенга» 495 м). Пойменные экосистемы имеют в целом гидроморфный характер и в засушливых условиях внутригорных котловин обладают высокой степенью экологической стабильности и устойчивости. Пониженные части прирусловых пойм рек, подвергающиеся частому затоплению и отложению аллювиальных наносов, занимают пойменные слоистые почвы. Для них характерен супесчаный или песчаный гранулометрический состав.

Аллювиальные дерново-луговые почвы занимают те участки поймы, которые очень редко и на непродолжительное время заливаются паводковыми водами. Они весьма неоднородного гранулометрического состава, суглинистого и супесчаного. Аллювиальные дерновые остепняющиеся почвы занимают повышенные участки речных пойм, почти не заливающиеся паводковыми водами. Однако данные почвы подвержены действию поверхностных стоков. Более высокое гипсометрическое положение занимают террасовые и склоновые экосистемы, занятые степной и луговой растительностью. По нижним частям северных склонов котловин, а также на мощных толщах рыхлых супесчаных и песчаных отложений формируются черноземы, тогда как засушливые, инсолируемые склоны южных экспозиций, занятые каштановыми почвами, испытывают атмосферное и сильное антропогенное воздействие. Водораздельный ландшафтный пояс представлен в городской застройке небольшим участком и занят лесостепными экосистемами с серыми лесными почвами. По сравнению с другими частями города здесь можно констатировать меньшую загрязненность территории, объясняемую отсутствием промышленных производств, транспортных магистралей и невысокой плотностью населения.

Повсеместно на территории города на песчаных отложениях распространены подвижные пески. Природные условия в целом благоприятствуют их естественному зарастанию, однако ряд факторов, в том числе антропоген-

ный и дефляционный, препятствуют этому процессу. Подвижные пески являются ярким примером разрушения почвенно-растительного покрова.

Таким образом, горный рельеф окрестностей г. Улан-Удэ обуславливает мозаичность и неравномерность урбаногенных разновидностей территории и неодинаковую степень нарушенности в пределах отдельных локальных участков, значительную пестроту пространственного распределения почвенно-растительных комплексов. На морфологию и структуру последних влияют гипсометрическое положение, экспозиция склонов, интенсивность инсоляции, направление ветра, близость водоемов, состав подстилающих пород, тем самым обеспечивая разный уровень загрязнения.

Значительное содержание свинца в почвенно-растительном комплексе городской территории Улан-Удэ вызвано комплексом факторов: наличие вулканических почвообразующих горных пород, большого количества автотранспорта, топливно-энергетических, промышленных предприятий, многочисленных мелких котельных и сложных природно-климатических особенностей, которые обуславливают слабое самоочищение атмосферы.

В г. Улан-Удэ насчитывается более 600 источников загрязнения атмосферы. Основным источником является Улан-Удэнский промышленный узел, расположенный вдоль правобережья рек Селенга и Уда. В центре этой территории расположены ТЭЦ-1 и локомотивовагоноремонтный завод (ЛВРЗ); к западу от них находятся заводы стекольный и «Электромашина», склады энергоносителей; к востоку – завод металлических мостовых конструкций (ЗММК), асфальтовый, авиационный, кирпичный заводы, которые являются источниками загрязнения. Обоснованную тревогу исследователей вызывает растущее загрязнение почв свинцом от автотранспорта вдоль больших магистралей и в городской черте. В.Ю. Слугиновым [36] установлено, что доля выбросов автотранспорта по свинцу и его соединениям составляет 99,8%; на основных транспортных магистралях Улан-Удэ расчетными и инструментальными методами выявлено превышение ПДК свинца в 12 раз.

Содержание свинца в почвенном покрове. Содержание свинца в почвообразующих породах г. Улан-Удэ колеблется от 15 до 61 мг/кг [37]; средний показатель во всей совокупности почвообразующих пород при анализируемом количестве ($n = 170$) равен $33,7 \pm 1,4$ мг/кг, что в 2,1 раза превышает его кларк в горных породах и ПДК [38]. Такое высокое содержание свинца обусловлено преобладанием кислых коренных пород: гранитов и гранитоидов, в минералогическом составе которых значительна доля калиевых полевых шпатов – 30–50%. Последние по сравнению с другими минералами содержат свинец в более высоких концентрациях. Это связано со способностью ионов свинца изоморфно замещать позиции калия в кристаллической решетке минералов вследствие близости их ионных радиусов. По данным Кабата-Пендиас [11], содержание свинца в кислых породах в 3 раза превышает таковое в основных. По данным Г.М. Иванова [32], в кислых горных породах содержание свинца колеблется в пределах 20–48 мг/кг, в песках – 30–38 мг/кг.

Среднее содержание свинца в почвах на территории г. Улан-Удэ (при $n = 27$) составило 31,3 мг/кг, более высокие показатели – $33,7 \pm 1,4$ мг/кг – обнаруживаем у В.Л. Убугунова, В.К. Кашина [37]. В пониженной части, в районе коллективного сада «Ранет», свинец определен в количестве, превышающем ПДК, – 34,3 мг/кг (см. табл. 1).

В подгорном ландшафтном поясе содержание свинца варьирует значительно. Так, если на склоновом участке Лысая гора его количество составило 18,3 мг/кг, то в восточной части города на участке 2-й км Спиртзаводской трассы – 51 мг/кг. Надо полагать, что преобладающие северо-западные ветры переносят выбросы со ст. Дивизионной, п. Лысая гора в восточную часть города, где отмечается сильное влияние автострады.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Содержание свинца в почве и растительности (доминантные виды), мг/кг
[Lead content in soil and vegetation (dominant species), mg/kg]

Участок наблюдения [Site]	<i>Carex duriuscula</i> C.A. Meyer	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	<i>Artemisia absin- thium</i> L.	<i>Matricaria chamomilla</i>	<i>Artemisia scoparia</i>	Почва [Soil]
Стеклозавод [Glass manufac- turing plant]	16,3	23,7	–	120,6	–	34,2
Ст. Диви- зионная [St. Divizionnaya]	–	39,2	32,1	–	–	--
Лысая гора [Lysaya gora]	20,6	56,3	–	34,1	–	18,3
П. Аршан [Arshan village]	–	34,4	69,3	–	91,8	36,7
Парк Орешково [Oreshkovo Parc]	–	39,0	–	–	–	24,3
Ост. «Стрелка» [St. "Strelka"]	–	–	31,5	–	–	34,2
Верхняя Березовка [Verkhnyaya Berezovka]	18,3	–	–	–	28,5	37,5
Горсад [Public garden]	–	–	38,2	–	–	37,9
Рус. Драмтеатр им. Бестужева [N. Bestuzhev Russian Drama Theatre]	–	35,5	–	–	15,9	26,7
Колл.сад «Ранет» [Collective garden "Ranet"]	–	70,6	–	–	138,8	34,3
З-д «Эл. машина» [Electr. Ma- chine Plant]	80,8				38,2	–

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

Участок наблюдения [Site]	<i>Carex duriuscula</i> C.A. Meyer	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	<i>Artemisia absin- thium</i> L.	<i>Matricāria chamomilla</i>	<i>Artemisia scoparia</i>	Почва [Soil]
43 кв. ПК и О [Quarter 43 PK and O]	–	76,3	39,5	41,3	75,0	26,0
Энергетик [Energetik]	–	–	–	34,0	–	17,7
Новая комушка [Novaya komushka]	–	–	–	33,8	46,9	50,0
Забайкальский [Zabaykal'skiy]	–	45,6	68,1	–	22,0	26,7
Вахмистрово [Vakhmistrovo]	–	25,5	31,3	–	69,0	42,5
113 кв. [Quarter 113]	–	–	–	–	30,5	36,6
Спиртзаводская трасса, 2 км [Spirtzavodskaya road, 2 km]	22,5	40,2	–	101,0	–	51,0
Спиртзаводская трасса, 9 км [Spirtzavodskaya road, 9 km]	–	63,1	–	–	106,4	–
Тальцы [Tal'tsy]	79,0	–	46,1	–	28,9	29,3
Колл.сад «Тепловик» [Collective garden "Teplovik"]	–	19,8	20,6	–	23,8	24,3
Эрхирик [Erkhirik]	–	41,3	–	–	28,8	25,4
Восточный [Vostochnyy]	–	26,9	–	46,3	–	26,7
Солнечный [Solnechnyy]	–	26,3	30,0	–	–	29,3
Сотниково [Sotnikovo]	–	24,9	16,3	–	39,8	33,3
Заречный [Zarechnyy]	–	18,1	–	–	37,1	34,3
Степной [Stepnoy]	–	51,3	–	–	26,7	30,0
Тулунжа [Tulunzha]	26,8	–	20,0	–	31,2	30,4
Исток [Istok]	–	37,1	–	–	132,5	30,0
Сокол [Sokol]	–	17,5	–	–	22,0	18,0

Примечание. ПДК Pb : в растениях 3 мг/кг; в почве 32 мг/кг. Прочерк – не определялось.
[Note: Pb maximum permissible concentration: in plants 3mg /kg ; in soil 32 mg/kg. Dash - not determined (at these points, the presented plants are not dominant)].

В районах распространения каштановых почв, где наблюдается очень интенсивное автомобильное движение по автодорогам М-55 Улан-Удэ – Чита,

А-165 Улан-Удэ – Кяхта, Р-436 Улан-Удэ – Романовка, содержание свинца (29 мг/кг) близко к показателю ПДК. По данным В.Л. Убугунова, В.К. Кашина [37], здесь показатели варьируют от 30 до 53 мг/кг. Максимальные содержания свинца зафиксированы в южной (пос. Вахмистрово и Комушка, кварталы 113 и 43 – 1,2–1,4 ПДК) и юго-восточной (2-й км Спиртзаводской трассы – до 1,7 ПДК) частях города (см. табл. 1).

Таким образом, содержание свинца в городских почвах и его окрестностях оказывается очень близким к значению ПДК, местами превышает его, что мы объясняем не только присутствием его в породе, но и загрязнением. По данным В.Л. Убугунова, В.К. Кашина [37], в твердом осадке снеговых проб города свинец содержится в количестве от 60–100 до 500–800 мг/кг при фоновом количестве в почвах 20 мг/кг. Авторы отмечают 7–10-кратное превышение фона (150–400 мг/кг) на большей части территории Улан-Удэ. Ими же установлены узколокальные аномалии 25–40-кратного превышения фона в районах Авиазавода, Элеватора, пос. Комушка, Кумыска. По нашим данным, большое количество свинца обнаружено на территории поселков Стеклозавод, Аршан, Верхняя Березовка, Новая Комушка, Вахмистрово, Солнечный, Сотниково, Заречный, Степная, Тулунжа, Исток, Солнечный и на участках Стрелка, 113-й квартал, 2-й километр Спиртзаводской трассы, горсад, коллективный сад «Ранет», т.е. на 70% всех участков.

Свинец в травянистой растительности. Растения непосредственно аккумулируют компоненты техногенного загрязнения на своей поверхности. К доминантам в травянистой растительности относятся осока твердоватая (*Carex duriuscula* С.А. Meyer), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), колосняк прибрежный (*Leymus littoralis* (Griseb.) Peschkova, полынь горькая (*Artemisia absinthium* L.), дендрантема Завадского (*Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel.s. str.), полынь метельчатая (*Artemisia scoparia* Waldst. Et Kit.), астра альпийская (*Aster alpines* L.) и др. Свинец в травянистом покрове, в отличие от почв, содержится в больших количествах (ПДК свинца в растениях, идущих на корм скоту, составляет 3 мг/кг). Наибольшие его количества зарегистрированы у растений-доминантов на ключевых участках южной (коллективный сад «Ранет») и восточной частей города (п. Тальцы, 2-й и 9-й км Спиртзаводской трассы): у осоки твердоватой – 78 мг/кг, у пырея ползучего – 72 мг/кг, у астры альпийской – 102 мг/кг, у полыни горькой – 105–138 мг/кг. Аналогичные цифры мы встречаем у В.Ф. Белоголового [39], который приводит степень концентрации многих химических элементов непосредственно в зонах выбросов основных промышленных предприятий г. Улан-Удэ по сравнению с фоновыми участками. Например, в почвах Авиазавода содержание Pb равно 14 ПДК, в почвах ЛВРЗ – 10; в почвах «Теплоприбора» – 7; в почвах Стекольного завода – 4 ПДК. Надо полагать, что при таких выбросах свинец не только закрепляется в почвах, но и смывается в больших количествах в водные объекты.

На базе усредненных данных приведем описательную статистику содержания свинца в почве и доминантных видах растительности г. Улан-Удэ. Как видно из табл. 2, в среднем содержание Pb в почве очень близко к ПДК. Распределение по участкам наблюдений сравнительно однородное, что видно по небольшому значению стандартного отклонения и коэффициента вариации.

Содержание свинца в доминантных видах растительности значительно, и цифры сильно варьируют, свидетельствуя о зависимости от расположения источника загрязнения. Большое значение среднеквадратического отклонения показывает значительный разброс в данных, неоднородность которых подтверждается и по коэффициенту вариации.

Таким образом, высокое содержание свинца в растительном покрове свидетельствует о насыщении атмосферного воздуха парами этих соединений, что приводит к ухудшению экологической ситуации в городе. Особенности расположения населенных пунктов в узких межгорных котловинах на фоне специфических природно-климатических условий (частая инверсия, застойные явления в атмосфере) способствуют накоплению загрязняющих веществ в приземном слое атмосферы, что негативно влияет на здоровье населения города, снижая иммунитет, провоцирует возникновение ЗНО. Рост экологически обусловленных заболеваний органов дыхания и онкологической патологии в Бурятии отмечают многие исследователи [39–42].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Показатели содержания свинца
[Descriptive statistics of data on lead content]

Объект [Object]	M	Me	σ	m	v
Почва [Soil] (n = 27)	31,28	30,0	8,37	26,76	1,64
<i>Carex duriuscula</i> C.A. Meyer) (n = 7)	37,76	22,5	28,98	76,76	11,83
<i>Elytrigia répens</i> (L.) (n = 19)	40,89	39,0	16,21	39,65	3,82
<i>Artemisia absinthium</i> (n = 19)	36,92	31,8	17,12	46,37	5,16
<i>Matricãria chamomilla</i> (n = 7)	58,73	41,3	36,31	61,84	14,83
<i>Artemisia scoparia</i> (n = 19)	53,57	37,1	37,76	70,49	8,90

Примечание. M – средняя арифметическая, Me – медиана, σ – стандартное отклонение, m – средняя ошибка средней арифметической, v – коэффициент вариации, n – выборка.
[Note: M - mean, Me - median, σ - standard deviation, m - mean error of mean, v - variation coefficient, n - sampling].

Онкологическая заболеваемость населения г. Улан-Удэ. Определив содержание свинца в почвенно-растительном покрове города, следует отметить, что экологическая ситуация здесь неблагоприятна. По данным Министерства природных ресурсов РФ [43], г. Улан-Удэ до 2010 г. входил в Приоритетный список городов России с наибольшим уровнем загрязнения атмосферного воздуха. Индекс загрязнения воздуха (ИЗА) в Улан-Удэ в

2007 г. составлял 14,7, в 2008 – 16,2, в 2009 – 13,6. Трудность интерпретации данных о связи загрязнения атмосферного воздуха с риском возникновения ЗНО объясняется неточностью информации об уровнях канцерогенных веществ в воздухе, а также методическими проблемами, связанными с необходимостью раздельной оценки влияния различных факторов. Однако имеются работы, показывающие влияние загрязнения атмосферного воздуха на здоровье населения городов Улан-Удэ, Читы и Иркутска [39–42]. По расчетам О.Н. Чудиновой [40], 28% населения г. Улан-Удэ – 101 807 чел. (численность населения города 350 тыс. чел.) – живет на территориях, где риск развития онкологических заболеваний вследствие воздействия канцерогенных веществ, содержащихся в атмосферном воздухе, выше допустимого (неприемлем ни для населения, ни для профессиональных групп). Автор предлагает из 214 веществ, выбрасываемых в атмосферный воздух г. Улан-Удэ, контролировать 7 веществ в силу их повсеместного распространения.

Нами в работе использованы, помимо собственных данных, материалы Г.М. Иванова [32] по свинцу в почвах 7 районов республики, интенсивно охваченных сельским хозяйством (земледелие, пастбища, сенокосы), для сравнения с городом. Территории остальных районов республики не обследованы вследствие преобладания горного рельефа. Имеются также единичные исследования, приуроченные к стационарным источникам загрязнения, которые невозможно использовать. По этим данным проведен рекогносцировочный анализ на возможность существования связи содержания свинца в почвах с частотой ЗНО населения (табл. 3). Экспериментально найденная связь составила $r = +0,85$, что больше критического значения ($r = 0,71$). При такой величине корреляции гипотеза о связи уровня свинца и частоты ЗНО может быть значимой. Только при $p = 0,01$ значение $t_{\text{крит}} = 5,04$, больше $t_{\text{расч}} = 3,95$, т.е. можно признать связь между параметрами близкой к значимой. Следовательно, вероятность существования такой связи может иметь место и при наличии влияния иных факторов. Почвенный свинец попадает в организм человека через промежуточные цепи, поэтому необходимо анализировать его в растительном покрове, в продуктах питания, а затем уже в организме человека. Авторы данной работы надеются, что найденные цифры будут экспериментально проверены и подтверждены дополнительными эмпирическими исследованиями. Загрязнение свинцом почв территории г. Улан-Удэ имеет место, что подтверждается дополнительно аномально высоким накоплением этого элемента в вегетативной части травянистых растений.

Нами ранее проанализирован рост ЗНО у населения Республики Бурятия в связи с присутствием в почвенном покрове радионуклидов и найдена некоторая связь [27]. Одним из следствий такого неблагоприятного экологического состояния на территории города Улан-Удэ, по-видимому, является высокая заболеваемость его населения ЗНО, которая значительно выше таковой районов Бурятии [27, 29, 30]. В работе [45] мы рассматривали частоту

онкозаболеваний органов дыхания у населения г. Улан-Удэ в связи с присутствием на его территории многих тяжелых металлов – кадмия, меди, цинка, а также свинца.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Связь между содержанием свинца в почвах и заболеваемостью населения
злокачественными новообразованиями по районам Бурятии
и г. Улан-Удэ (2000–2010 гг.)**

**[Relation between lead content in soils and the incidence of malignant neoplasms
in districts of Buryatia and Ulan-Ude in 2000-2010]**

Административные районы [Administrative district]	Ср.сод-е Pb, мг/кг почвы [Average Pb content, mg/kg] [32]	СП* заболе- ваемости [Standardised incidence rate]	Число определений Pb в почвах, n [Number of Pb definitions in soils, n]
Тарбагатайский [Tarbagatayskiy]	38	318	14
Заиграевский [Zaigraevskiy]	34	265	13
З.Бичурский [Bichurskiy]	33	254	13
Мухоршибирский [Mukhorshibirskiy]	32	236	11
Селенгинский [Selenginskiy]	34	233	11
Кижингинский [Kizhinginskiy]	29	171	11
Кяхтинский [Kyakhtinskiy]	33	200	14
г.Улан-Удэ [Ulan-Ude]	32	259	30
Коэффициент корреляции [Correlation coefficient]	r = 0,85		

Примечание. СП* – стандартизованный показатель заболеваемости на 100 тыс. человек.

[Note: СП* - standardised incidence rate per 100 000 people]

Следует отметить, что средняя заболеваемость населения Республики Бурятия ЗНО за последние 11 лет возрастает из-за высоких показателей именно по г. Улан-Удэ (табл. 4). Очень тревожным является то, что заболеваемость за последние годы в Бурятии опережает таковую по Сибирскому Федеральному округу (СФО) и Российской Федерации (см. табл. 4).

Нужно отметить, что садово-огородные участки городского населения расположены, как правило, вдоль автотрасс, в лучшем случае в 50–70 м от них. Естественно, масштабы влияния автотранспорта на экосистемы сильно варьируют, и ширина придорожной полосы с аномально высоким содержанием свинца в почве может достигать, по данным Б.А. Ревич [46], 100–150 м. Население Улан-Удэ вынуждено использовать для выращивания картофеля, овощных и ягодных культур территории, близко прилегающие к транспортному узлу. Следовательно, необходимо информировать его об опасности потребления продуктов, выращенных на таких участках, и о мерах по снижению поступления в организм токсичных веществ. По информации В.В. Снакина [47], в 120 городах России ориентировочно допустимая концентрация (ОДК) свинца в почве существенно превышена – более 10 млн горожан подвергаются вредному воздействию загрязненных почв. Свинец, подобно радиации, обладает кумулятивным свойством и накапливается в организме человека в высоких концентрациях, что приводит к хронической интоксикации с сопут-

ствующими последствиями (тератогенное, канцерогенное и другие виды отдаленных действий).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Средние показатели заболеваемости населения Бурятии ЗНО

в СП на 100 000 населения

[Average incidence of malignant neoplasms in Buryatia, standardised rate per 100000 people]

Территории [Areas]	Заболеваемость населения ЗНО по периодам [Incidence of malignant neoplasms]	
	1987–2001 гг.	2000–2010 гг.
г. Улан-Удэ [Ulan-Ude]	240	258
Бурятия (ср. показатель ЗНО по сельским районам) [Buryatia (average incidence for rural areas)]	180	234
Бурятия (ср. показатель ЗНО с данными по г. Улан-Удэ) [Buryatia (average for Ulan-Ude)]	210	240
Тункинский р-н (фоновый чистый) [Tunkinsky district (pure background)]	120	150
Баунтовский р-н (ср. показатель ЗНО) [Bauntovsky district (average for the most malignant neoplasm)]	245	305
Сибирский Федеральный округ (ср. показатель ЗНО) [Siberian Federal District]	Нет данных [No data]	227
Российская Федерация (ср. показатель ЗНО) [Russian Federation]	Нет данных [No data]	218

Риск вредного воздействия загрязнений на население в наибольшей степени связан, по-видимому, с загрязнением приземного слоя атмосферного воздуха. Частая повторяемость антициклонов, обуславливающих штили, низкие скорости ветра, интенсивные и мощные температурные инверсии, расчлененный рельеф, замкнутая форма рельефа, низкие температуры воздуха, туманы создают загрязнения в воздухе, препятствуя рассеиванию, что является очень характерным для замкнутой котловины территории г. Улан-Удэ. Известно, что в условиях сибирского антициклона характерно формирование мощных приземных инверсий, определяющих сильное загрязнение воздуха низкими выбросами; это служит основанием для распределения неблагоприятных примесей в зоне жизнедеятельности людей. Большинство превращений элементов и веществ связано с их окислением, которое зависит от количества поступающей солнечной радиации. Солнечных дней в году в Бурятии много – около 300. Под влиянием ультрафиолетовой радиации реакционно способные углеводороды вступают в реакции с образованием свободных радикалов, других фотооксидантов, обладающих более высокой токсичностью, чем вступившие в реакцию исходные [48].

Заключение

В связи с неблагополучной онкоэпидемиологической ситуацией в Улан-Удэ необходимо принять профилактические меры по ее улучшению. При-

веденный анализ онкозаболеваемости населения за длительный срок показывает, что высокая встречаемость ЗНО является закономерностью как для Улан-Удэ, так и в целом для Бурятии. В числе широкого спектра генетических нарушений, связанных с онкопатологией, по-видимому, на территории города имеет место влияние экзогенных веществ, элементов. Выяснению причин должен предшествовать мониторинг почв, атмосферного воздуха, продуктов питания и воды. На наследственные предпосылки человека к онкопатологии накладываются региональные природные аномалии. Наши исследования показали, что в почвенном покрове территории г. Улан-Удэ в значительном количестве присутствует токсичный для биоты свинец, что обусловлено наличием подстилающей горной породы. Загрязненными свинцом являются южная, восточная и юго-восточная части Улан-Удэ. В травянистой растительности города найдены аномально высокие концентрации свинца, которые ухудшают качество атмосферного воздуха. Последние, к сожалению, остаются неучтенными, хотя вносят огромную лепту в частоту заболеваемости.

Литература

1. *Минина В.И.* Комплексный анализ мутагенных и канцерогенных эффектов загрязнения окружающей среды в популяциях человека // *Экология человека*. 2011. № 3. С. 21–29.
2. *Мукашева М.А.* Накопление тяжелых металлов в биосубстратах рабочих горнорудных предприятий и населения близлежащих районов // *Медицина труда и промышленная экология*. 2004. № 11. С. 38–40.
3. *Петров С.Б., Онучина Е.Н., Петров Б.А.* Эколого-эпидемиологическое исследование влияния атмосферных выбросов городского промышленно-энергетического комплекса на здоровье населения // *Экология человека*. 2012. № 3. С. 11–15.
4. *Abdullahi M.S.* Toxic effects of lead in humans: an overview // *Global Advanced Research Journal of Environmental Science and Toxicology*. 2013. Vol. 2(6). P. 157–162.
5. *Ahamet M., Verma S., Kumar A., Siddigui M.K.* Environmental exposure to lead and its correlation with biochemical indices in children // *Sci Total Environ*. 2005. Vol. 346. P. 48–55.
6. *Christie N.T., Costa M.* In vitro assessment of the toxicity of metal compounds. IV. Disposition of metals in cells: interaction with membranes, glutathione, metallothionein, and DNA // *Biol Trace Elem Res*. 1984. Vol. 6. P. 139–158.
7. *Doll R.* The epidemiology of cancer / ed. by J.G. Forter. Philadelphia ; Toronto, 2004. P. 103–121.
8. *Ferlay J., Parkin D.M., Steliarova-Foucher E.* Estimates of cancer incidence and mortality in Europe in 2008 // *European journal of cancer (Oxford, England: 1990)*. Vol. 46, is. 4. P. 765–781.
9. *Flora G., Gupta D., Tiwari A.* Toxicity of lead: A review with recent updates // *Interdiscip Toxicol*. 2012. Vol. 5. P. 47–58.
10. *Явербаум П.М.* Общие вопросы токсического действия свинца. Иркутск, 2006. 344 с.
11. *Кабата-Пендиас А., Пендиас Х.* Микроэлементы в почвах и растениях. М. : Мир, 1989. 212 с.
12. *Sharma R.K., Agrawal M.J.* Environmental Biology // *Biological effects of heavy metals: an overview*. 2005. Vol. 26 (2 suppl). P. 301–313.
13. *Канцерогенез* / под ред. Д.Г. Заридзе. М. : Медицина, 2004. 576 с.

14. Гичев Ю.П. Загрязнение окружающей среды и экологическая обусловленность патологии человека: аналитический обзор / ГПНТБ СО РАН. Новосибирск, 2003. 138 с. (Сер. Экология. Вып. 68).
15. Землянова М.А., Тарантин А.В. Нарушения белкового профиля человека в условиях воздействия тяжелых металлов // Экология человека. 2012. № 7. С. 7–14.
16. Новикова М.А., Пушкарев Б.Г., Судаков Н.П., Никифоров С.Б., Гольдберг О.А., Явербаум П.М. Влияние хронической свинцовой интоксикации на организм человека (сообщение 1) // Сибирский медицинский журнал (Иркутск). 2013. Т. 117, № 2. 13–16
17. Способ диагностики мужского бесплодия: пат. 2247371 Рос. Федерация: МПК 7 G01N33/48, G01N33/84 / Поляков В.М., Лепехова С.А.: заявитель и патентообладатель НЦРВХ СО РАМН. № 2003108451/15, заявл. 26.03.2003; опубл. Коррекция миелоидом иммунодефицита у сотрудников промышленного предприятия, работающих со свинецсодержащими материалами // Медицина труда и промышленная экология. 1998. № 12. С. 18–24.
18. Дурнев А.Д., Середенин С.Б. Мутагены (скрининг и фармакологическая профилактика воздействия). М. : Медицина, 1998. 328 с.
19. Артоболевский С.С., Бакланов П.Я., Трейвиш А.И. Пространство и развитие России: полномасштабный анализ // Вестник Российской Академии наук. 2009. Т. 79, № 2. С. 101–112.
20. Глушков А.Н., Ларин С.А., Браиловский В.В., Чухров Ю.С., Магарилл Ю.А., Грищенко С., Кузнецова Л.Н., Дмуховская Е.А., Бондарь Г.В., Мун С.А., Нильсен Н.Т. Сравнительный анализ заболеваемости злокачественными новообразованиями населения Кемеровской и Донецкой областей // Здравоохранение Российской Федерации. 2007. № 3. С. 23–25.
21. Ercal N., Gurer-Orhan H., Aykin-Burns N. Toxic metals and oxidative stress. Part 1. Mechanisms involved in metal-induced oxidative damage // Current topics in medicinal chemistry. 2001. Vol. 1. P. 529–539.
22. Patrick L. Lead toxicity, a review of the literature. Part 1: Exposure, evaluation, and treatment // Altern Med Rev. 2006. Vol. 11, № 1. P. 2–22.
23. Явербаум П.М., Решетник Л.А., Тарасова А.В. Влияние свинца на репродуктивную функцию и потомство. Иркутск, 2009. 31 с.
24. Hunaiti A., Soud M., Khalil A. Lead concentration and the level of glutathione, glutathione Stransferase, reductase and peroxidase in the blood of some occupational workers from Irbid City, Jordan // The Science of the total environment. 1995. Vol. 170. P. 95–100.
25. Annabi Berrahal A., Nehdi A., Hajjaji N. et al. Antioxidant enzymes activities and bilirubin level in adult rat treated with lead // Comptes Rendus Biologies. 2007. Vol. 330. P. 581–588.
26. Яппаров Р.Н., Камиров Р.Ф., Шакиров Д.Ф., Сидорчева О.В. Свободнорадикальное окисление у работников нефтехимической промышленности // Медицина труда и промышленная экология. 2007. № 8. С. 14–19.
27. Чимитдоржиева Т. Н., Кременецкий И.Г. Экологическая ситуация и заболеваемость населения злокачественными опухолями в республике Бурятия // Российский онкологический журнал. 2008. № 2. С. 36–37.
28. Экологические проблемы Байкала и Республики Бурятия / под ред. В.Е. Гулгонова, Н.Г. Рыбальского. М. : РЭФИА, 1996. 220 с.
29. Чимитдоржиева Т.Н., Чимитдоржиева Г.Д., Валова Е.Э., Цыденова Б.Б. Итоги мониторинга тяжелых металлов (ТМ) в объектах природной среды на территории бассейна озера Байкал и анализ онкологических новообразований у населения республики Бурятия // Сибирский медицинский журнал (Иркутск). 2003. № 6. С. 76–80.

30. *Чимитдоржиева Т.Н.* Заболеваемость злокачественными новообразованиями населения Республики Бурятия (РБ) // Российский онкологический журнал. 2013. № 2. С. 42–46.
31. *Аэрохимические* методы исследования почв / под ред. А.В. Соколова. М. : Наука, 1975. 656 с.
32. *Иванов Г.М.* Микроэлементы-биофилы в ландшафтах Забайкалья. Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. 236 с.
33. *Ферстер Э., Ренц Б.* Методы корреляционного и регрессионного анализа / пер. с нем. и предисл. В. М. Ивановой. М. : Финансы и статистика, 1983. 304 с.
34. *Чимитдоржиева Т.Н., Валова Е.Э., Чимитдоржиева Г.Д.* Тяжелые металлы в экосистеме г. Улан-Удэ и заболеваемость населения // География и природные ресурсы. 2008. № 3. С. 42–46.
35. *Здоровье* населения республики и деятельность учреждений здравоохранения в 1988–2011 годах (статистические материалы). Улан-Удэ : Бюро медицинской статистики, 1999. 215 с.
36. *Чиссов В.И., Старинский В.В., Петрова Г.В.* Злокачественные новообразования в России в 2010 г. (заболеваемость и смертность). М., 2012. 260 с.
37. *Слугинов В.Ю.* Автотранспорт и загрязнение атмосферного воздуха. Районы Бурятии в фокусе экологических проблем Байкальского региона // Материалы научно-практической конференции. Улан-Удэ : Изд-во Бурятского государственного университета, 1999. С. 72–74.
38. *Убугунов В.Л., Кашин В.К.* Тяжелые металлы в садово-огородных почвах и растениях г. Улан-Удэ. Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2004. 125 с.
39. ГН 2.1.7.2041-06. Гигиенические нормативы. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве. Постановление Главного государственного санитарного врача Российской Федерации от 23 января 2006 г. № 1.
40. *Геохимический атлас* г. Улан-Удэ / отв. ред. В.Е. Викулов. Улан-Удэ : Бурят. кн. изд-во, 1989. 52 с.
41. *Чудинова О.Н.* Мониторинг загрязнения атмосферного воздуха и состояния здоровья населения г.Улан-Удэ // Вестник Бурятского государственного университета. География, геология. Сер. 3, вып. 6. Улан-Удэ, 2005. С. 251–255.
42. *Болоишинов А.Б., Макарова Л.В., Ханхареков С.С., Мадеева Е.В., Чудинова О.Н.* Состояние проблемы и перспективы снижения риска здоровью населения от загрязнения атмосферного воздуха в Байкальском регионе // Гигиена и санитария. 2007. № 5. С. 24–26.
43. *Мадеева Е.В., Макарова Л.В.* Анализ заболеваемости населения п. Каменск Республики Бурятия // Вестник Бурятского государственного университета. Химия, биология, география. 2007. Вып. 3. С. 298–301.
44. *Звягинцева О.Ю., Звягинцев В.В.* Использование метода биоиндикации в оценке качества атмосферного воздуха и прогнозировании онкопатологий // Вестник Восточно-Сибирского государственного университета технологий и управлений (ВСГУТУ). 2014. № 2. С. 49–53.
45. *Государственный доклад* о состоянии и охране окружающей среды Республики Бурятия в 2009 г. Улан-Удэ, Министерство природных ресурсов, 2010. 150 с.
46. *Ревич Б.А.* Последствия воздействия стойких органических загрязнений на здоровье населения. М. : 2000. 48 с.
47. *Снакин В.В.* Загрязнение биосферы свинцом: масштабы и перспективы для России // Медицина труда и промышленная экология. 1999. № 5. С. 21–27.
48. *Прохоров Б.Б., Ряченко С.В.* Медицинская география Сибири. Иркутск : Изд-во Ин-т географии им. В.Б. Сочавы, 2012. 223 с.

Поступила в редакцию 23.07.2014 г.; повторно 21.12.2014 г.; 15.02.2015 г.; принята 15.05.2015 г.

Авторский коллектив:

Чимитдоржиева Галина Доржиевна – д-р с-х наук, профессор, зав. лаб. биохимии почв, ФГБНУ Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ, Россия).

E-mail: galdorj@gmail.com

Чимитдоржиева Татьяна Намжиловна – канд. мед. наук, доцент кафедры акушерства и гинекологии медицинского факультета, ГОУ ВПО Бурятский государственный университет (г. Улан-Удэ, Россия).

E-mail: chtn@mail.ru

Цыбенков Юрий Бадмажапович – канд. биол. наук, с.н.с. лаб. биохимии почв, ФГБНУ Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ, Россия).

E-mail: jur-cybenov@rambler.ru

Валова Елена Эрдэмовна – канд. биол. наук, доцент кафедры общей биологии, ГОУ ВПО Бурятский государственный университет (г. Улан-Удэ, Россия).

Chimitdorzhieva GD, Chimitdorzhieva TN, Tsybenov YuB, Valova EE. Environmental situation in Ulan-Ude and analysis of the incidence of malignant neoplasms. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):165-184. doi: 10.17223/19988591/30/11 In Russian, English Summary

**Galina D. Chimitdorzhieva¹, Tatyana N. Chimitdorzhieva²,
Yury B. Tsybenov¹, Elena E. Valova²**

¹*Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russian Federation*

²*Buryat State University, Ulan-Ude, Russian Federation*

**Environmental situation in Ulan-Ude and analysis
of the incidence of malignant neoplasms**

In order to establish the causes of annual growth of cancer rates in the population of Ulan-Ude, and Buryatia in general, we attempted to assess the environmental situation by evaluating the lead content in soils and vegetation.

The object of our research was soil and vegetation cover of Ulan-Ude (N 51°49'37", E 107°36'22", altitude - 528 m) and its surroundings. We conducted the research on 30 key sites, each of 100 m².

It is known that lead exists in urban soils and many districts of the Republic in great amounts, due to the underlying rocks. We found high concentrations of lead and cadmium in herbaceous vegetation, which indicates its aerotechogenic origin. The most contaminated are the southern, eastern and south-eastern parts of Ulan-Ude. As a result of a reconnaissance analysis of lead presence in soil and vegetation of Ulan-Ude and some districts of Buryatia, we noticed its positive relation with the incidence of malignant neoplasms. The coefficient index was $r=+0,85$ with the critical value $r=0,71$, correlation of relation of lead content and the incidence of malignant neoplasms was close to significant at $p=0,01$.

The article contains 4 Tables, 48 References.

Key words: lead; maximum permissible concentration; malignant neoplasms.

References

1. Minina VI. Complex analysis of mutagenic and carcinogenic effects of environmental pollution in human populations. *Ekologiya cheloveka*. 2011;3:21-29. In Russian
2. Mukasheva MA. Accumulation of heavy metals in biologic materials of mining workers and of nearby population. *Medsina truda i promyshlennaya ekologiya*. 2004;11:38-40. In Russian

3. Petrov SB, Onuchina EN, Petrov BA. Ecological and epidemiological research of influence of city industry and power stations' atmospheric emissions on population health. *Ekologiya cheloveka*. 2012;3:11-15. In Russian
4. Abdullahi M.S. Toxic effects of lead in humans: an overview. *Global Advanced Research Journal of Environmental Science and Toxicology*. 2013;2(6):157-162
5. Ahamet M, Verma S, Kumar A, Siddigui MK. Environmental exposure to lead and its correlation with biochemical indices in children. *Sci Total Environ*. 2005; 346:48-55. PMID: [15993681](#)
6. Christie NT, Costa M. In vitro assessment of the toxicity of metal compounds. IV. Disposition of metals in cells: interaction with membranes, glutathione, metallothionein, and DNA. *Biol Trace Elem Res*. 1984;6:139-158. doi: [10.1007/BF02916931](#)
7. Doll R. The epidemiology of cancer. Forter JG, editor. Philadelphia-Toronto, Philadelphia, Toronto. 2004. pp. 103-121.
8. Ferlay J, Parkin DM, Steliarova-Foucher E. Estimates of cancer incidence and mortality in Europe in 2008. *Eur J Cancer*. 2010;46(4):765-781. doi: [10.1016/j.ejca.2009.12.014](#)
9. Flora G, Gupta D, Tiwari A. Toxicity of lead: A review with recent updates. *Interdiscip Toxicol*. 2012;5:47-58. doi: [10.2478/v10102-012-0009-2](#).
10. Yaverbaum PM. Obshchie voprosy toksicheskogo deystviya svintsya [General issues of lead toxic effect]. Irkutsk: Irkutsk State Medicine University Publ.; 2006. 344 p. In Russian
11. Kabata-Pendias A, Pendias Kh. Mikroelementy v pochvakh i rasteniyakh [Microelements in soils and plants]. Moscow: Mir Publ.; 1989. 212 p. In Russian
12. Sharma RK, Agrawal MJ. Biological effects of heavy metals: an overview. *Environmental Biology*. 2005;26(2 Suppl.):301-313.
13. Kantserogenez [Carcinogenesis]. Zaridze DG, editor. Moscow: Meditsina Publ.; 2004. 576 p. In Russian
14. Gichev YuP. Zagryaznenie okruzhayushchey sredy i ekologicheskaya obuslovlennost' patologii cheloveka: analiticheskiy obzor [Environmental pollution and environmentally induced human pathology: an analytical review]. Novosibirsk: GPNTB SO RAN; 2003. 138 p. In Russian
15. Zemlyanova MA, Tarantin AV. Violations of human protein profile in heavy metals exposure. *Ekologiya cheloveka*. 2012;7:7-14. In Russian
16. Novikova MA, Pushkarev BG, Sudakov NP, Nikiforov SB, Goldberg OA, Yaverbaum PM. The effect of persistent lead intoxication on human organism. *Sibirskiy meditsinskiy zhurnal (Irkutsk)*. 2013;2:13-16. In Russian
17. Sposob diagnostiki muzhskogo besplodiya: pat. 2247371 Ros. Federatsiya: MPK 7 G01N33/48, G01N33/84 [Method for diagnosing male infertility: patent 2247371 Russian Federation: MPK 7 G01N33/48, G01N33/84]. Polyakov VM, Lepekhova SA: zayavitel' i patentoobladatel' NTsRVKh SO RAMN. № 2003108451/15, zayavl. 26.03.2003; opubl. Korrektsiya mielopidom immunodefitsita u sotrudnikov promyshlennogo predpriyatiya, rabotayushchikh so svetssoderzhashchimi materialami [applicant and patentholder NTsRVKh SO RAMN. № 2003108451/15, application 26.03.2003; published Myelopidom correction of immunodeficiency in employees of industrial enterprises working with lead-containing materials]. *Meditsina truda i promyshlennaya ekologiya* [Occupational medicine and industrial ecology]. 1998;12:18-24. In Russian
18. Durnev AD, Seredenin SB. Mutageny (skrining i farmakologicheskaya profilaktika vozdeystviya) [Mutagens (skrining and pharmacological prevention)]. Moscow: Meditsina Publ.; 1998. 328 p. In Russian
19. Artobolevskiy SS, Baklanov PYa, Treyvish AI. Prostranstvo i razvitie Rossii: polnomasshtabnyy analiz. *Vestnik Rossiyskoy Akademii nauk*. 2009;79(2):101-112. In Russian
20. Glushkov AN, Larin SA, Brailovskiy VV, Chukhrov YuS, Magarill YuA, Grishchenko SV, Kuznetsova LN, Dmukhovskaya EA, Bondar' GV, Mun SA, Nil'sen NT. Comparative

- analysis of the incidence of malignancies in Kemerovo and Donetsk Regions. *Zdravookhranenie Rossiyskoy Federatsii*. 2007;3:23-25. In Russian
21. Ercal N, Gurer-Orhan H, Aykin-Burns N. Toxic metals and oxidative stress. Part 1. Mechanisms involved in metal-induced oxidative damage. *Current Topics in Medicinal Chemistry*. 2001;1:529-539. doi: [10.2174/1568026013394831](https://doi.org/10.2174/1568026013394831)
 22. Patrick L. Lead toxicity, a review of the literature. Part 1: Exposure, evaluation, and treatment. *Altern Med Rev*. 2006;11(1):2-22. Available at: <http://www.altmedrev.com/publications/11/1/2.pdf>
 23. Yaverbaum PM, Reshetnik LA, Tarasova AV. Vliyanie svintsya na reproduktivnyuyu funktsiyu i potomstvo [Lead effect on reproduction and offspring]. Irkutsk: Irkutsk State Medicine University Publ.; 2009. 31 p. In Russian
 24. Hunaiti A, Soud M, Khalil A. Lead concentration and the level of glutathione, glutathione S-transferase, reductase and peroxidase in the blood of some occupational workers from Irbid City, Jordan. *Science of the Total Environment*. 1995;170:95-100. doi: [10.1016/0048-9697\(95\)04606-2](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04606-2)
 25. Annabi Berrahal A, Nehdi A, Hajjaji N, Gharbi N, El-Fazâa S. Antioxidant enzymes activities and bilirubin level in adult rat treated with lead. *Comptes Rendus Biologies*. 2007;330(8):581-588. PMID: [17637439](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17637439/)
 26. Yapparov RN, Kamilov RF, Shakirov DF, Sidortcheva OV. Free radical oxidation in workers engaged into petrochemistry. *Meditcina truda i promyshlennaya ekologiya*. 2007;8:14-19. In Russian
 27. Chimitdorzhieva TN, Kremenetsky IG. The ecological situation and malignancy morbidity in the Republic of Buryatia. *Rossiyskiy onkologicheskiy zhurnal*. 2008;2:36-37. In Russian
 28. Ekologicheskie problemy Baykala i Respubliki Buryatiya [Environmental problems of Lake Baikal and the Republic of Buryatia]. Gulgonova VE, Rybal'skogo NG, editors. Moscow: REFIA Publ.; 1996. 220 p. In Russian
 29. Chimitdorzhieva TN, Chimitdorzhieva GD, Valova EE, Tsidenova BB. Totals of heavy metals (HM) monitoring in objects of natural ambience on territory of the basin of Lake Baikal and their relationship with frequency of neoplasms among the population of Buryat Republic. *Sibirskiy meditsinskiy zhurnal (Irkutsk)*. 2003;6:76-80. In Russian
 30. Chimitdorzhieva TN. Malignant neoplasms in the population of Buryatia Republic. *Rossiyskiy onkologicheskiy zhurnal*. 2013;2:42-46. In Russian
 31. Agrokhimicheskie metody issledovaniya pochv [Agrochemical methods of soil research]. Sokolov AV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 656 p. In Russian
 32. Ivanov GM. Mikroelementy-biofil'y v landshaftakh Zabaykal'ya [Biophil microelements in landscapes of Transbaikalia]. Ulan-Ude: Izd-vo BNTs SO RAN; 2007. 236 p. In Russian
 33. Ferster E, Rents B. Metody korrelyatsionnogo i regressionnogo analiza [Methods of correlation and regression analysis]. Ivanovoy VM, tr. Germany. Moscow: Finansy i statistika Publ.; 1983. 304 p. In Russian
 34. Chimitdorzhieva TN, Valova EE, Chimitdorzhieva GD. Heavy metals in the ecosystem of the surroundings of the city of Ulan-Ude, and the sickness rate of the population. *Geografiya i prirodnye resursy*. 2008;3:42-46. In Russian
 35. Zdorov'e naseleniya respubliki i deyatel'nost' uchrezhdeniy zdravookhraneniya: statisticheskie materialy [Health of the population of the Republic and the activity of health care institutions: statistical data]. Ulan-Ude, 1988–2011 gg.: Ulan-Ude: Bureau of Medical Statistics; 1999. 215 p. In Russian
 36. Chissov VI, Starinskiy VV, Petrov GV. Zlokachestvennye novoobrazovaniya v Rossii v 2005 g. (Zabolevaemost' i smertnost') [Malignancies in Russia in 2005 (Morbidity and mortality)]. Moscow: FGU MNIOI im. P. A. Gertsena Roszdruva; 2012. 260 p. In Russian
 37. Sluginov VYu. Avtotransport i zagryaznenie atmosfernogo vozdukha. Rayony Buryatii v fokuse ekologicheskikh problem Baykal'skogo regiona [Motor vehicles and air pollution. Buryatia districts in the center of environmental problems of the Baikal region]. In:

- Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii. Ulan-Ude* [Proc. of the Sci. Conf.]. Ulan-Ude. Buryat State University Publishing House; 1999. pp. 72-74. In Russian
38. Ubugunov VL, Kashin VK. Tyazhelye metally v sadovo-ogorodnykh pochvakh i rasteniyakh g. Ulan-Ude [Heavy metals in horticultural soils and plants of Ulan-Ude]. Ulan-Ude: Izd-vo BNTs SO RAN; 2004. 125 p. In Russian
 39. Gigienicheskiye normativy GN 2.1.7.2041-06. Predel'no dopustimye kontsentratsii (PDK) khimicheskikh veshchestv v pochve. Postanovlenie Glavnogo gosudarstvennogo sanitarnogo vracha Rossiyskoy Federatsii ot 23 yanvarya 2006 g. № 1. [Hygienic standards (GN 2.1.7.2041-06). Maximum permissible concentrations of chemicals in soils. The decision of the Chief State Sanitary Doctor of the Russian Federation as of January 23, 2006 № 1]. In Russian
 40. Belogolovov VF. Geokhimicheskiiy atlas g. Ulan-Ude [Geochemical atlas of Ulan-Ude]. Vikulov VE, editor. Ulan-Ude: Buryat. kn. izd-vo; 1989. 52 p. In Russian
 41. Chudinova ON. Monitoring zagryazneniya atmosfernogo vozdukha i sostoyaniya zdorov'ya naseleniya g. Ulan-Ude. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Geografiya, geologiya. Seriya 3*. 2005;6:251-255. In Russian
 42. Boloshinov AB, Makarova LV, Khankhareyev SS, Madeyeva EV, Chudinova ON. Reduction of a risk to the population's health from ambient air pollution in the Baikal Region: state-of-the-art and prospects. *Gigiena i sanitariya*. 2007;5:24-26. In Russian
 43. Madeeva EV, Makarova LV. Analiz zabolevaemosti naseleniya p. Kamensk Respubliki Buryatiya. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Khimiya, biologiya, geografiya*. 2007;3:298-301. In Russian
 44. Zvyagintseva OYu, Zvyagintsev VV. Bioindication method of oncopathology forecasting in the East Transbaikalia. *Vestnik Vostochno-Sibirskogo gosudarstvennogo universiteta tekhnologii i upravleniy* (VSGUTU). 2014;2:49-53. In Russian
 45. Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchey sredy Respubliki Buryatiya v 2009 g. Ulan-Ude, Ministerstvo prirodnnykh resursov. 2010. 150 p. In Russian
 46. Revich BA. Posledstviya vozdeystviya stoykikh organicheskikh zagryazneniy na zdorov'e naseleniya. Moscow: 2000. 48 p.
 47. Snakin VV. Biosphere pollution with lead: expansion and prospects for Russia. *Meditcina truda i promyshlennaya ekologiya*. 1999;5:21-27. In Russian
 48. Prokhorov BB, Ryashchenko SV. Meditsinskaya geografiya Sibiri. Irkutsk: In-t geografii im. VB Sochavy Publ.; 2012. 223 p. In Russian

Received 23 July 2014;

Revised 21 December 2014; 15 February 2015;

Accepted 15 May 2015

Chimitdorzhieva Galina D., Dr. Sci. (Agric.), Professor, Head of the Laboratory of Soil Biochemistry, Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakh'yanovoy Str., Ulan-Ude 670047, The Republic of Buryatia, Russian Federation.

Chimitdorzhieva Tatyana N., Cand. Sci. (Med.), Associate Professor, Department of Obstetrics and Gynecology, Medical Faculty, Buryat State University, 24a Smolina Str., Ulan-Ude 670000, The Republic of Buryatia, Russian Federation.

Tsybenov Yuriy B., Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Soil Biochemistry, Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakh'yanovoy Str., Ulan-Ude 670047, The Republic of Buryatia, Russian Federation.

Valova Elena E., Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Department of General Biology, Buryat State University, 24a Smolina Str., Ulan-Ude 670000, The Republic of Buryatia, Russian Federation.