

# ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

## БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

---

*Научный журнал*

---

2012

№ 3 (19)

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

## НАУЧНО-РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

**Майер Г.В.**, д-р физ.-мат. наук, проф. (председатель); **Дунаевский Г.Е.**, д-р техн. наук, проф. (зам. председателя); **Ревушкин А.С.**, д-р биол. наук, проф. (зам. председателя); **Катунин Д.А.**, канд. филол. наук, доц. (отв. секретарь); **Берцун В.Н.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Воробьёв С.Н.**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; **Гага В.А.**, д-р экон. наук, проф.; **Галажинский Э.В.**, д-р психол. наук, проф.; **Глазунов А.А.**, д-р техн. наук, проф.; **Голиков В.И.**, канд. ист. наук, доц.; **Горцев А.М.**, д-р техн. наук, проф.; **Гураль С.К.**, д-р пед. наук, проф.; **Демешкина Т.А.**, д-р филол. наук, проф.; **Демин В.В.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Ершов Ю.М.**, канд. филол. наук, доц.; **Зиновьев В.П.**, д-р ист. наук, проф.; **Канов В.И.**, д-р экон. наук, проф.; **Кузнецов В.М.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Кулижский С.П.**, д-р биол. наук, проф.; **Парначёв В.П.**, д-р геол.-минер. наук, проф.; **Портнова Т.С.**, канд. физ.-мат. наук, доц., директор Издательства НТЛ; **Потекаев А.И.**, д-р физ.-мат. наук, проф.; **Прозументов Л.М.**, д-р юрид. наук, проф.; **Прозументова Г.Н.**, д-р пед. наук, проф.; **Пчелинцев О.А.**, зав. редакционно-издательским отделом ТГУ; **Рыкун А.Ю.**, д-р социол. наук, доц.; **Сахарова З.Е.**, канд. экон. наук, доц.; **Слизов Ю.Г.**, канд. хим. наук, доц.; **Сумарокова В.С.**, директор Издательства ТГУ; **Сущенко С.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Тарасенко Ф.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Татьянин Г.М.**, канд. геол.-минер. наук, доц.; **Унгер Ф.Г.**, д-р хим. наук, проф.; **Уткин В.А.**, д-р юрид. наук, проф.; **Черняк Э.И.**, д-р ист. наук, проф.; **Шилько В.Г.**, д-р пед. наук, проф.; **Шрагер Э.Р.**, д-р техн. наук, проф.

### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ ЖУРНАЛА «ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА. БИОЛОГИЯ»

**Кулижский С.П.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. почвоведения и экологии почв, директор Биологического института (председатель); **Астафурова Т.П.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. агрономии, директор Сибирского ботанического сада ТГУ (зам. председателя); **Гуреева И.И.**, д-р биол. наук, проф., зав. Гербарием П.Н. Крылова (зам. председателя); **Москвитина Н.С.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. зоологии позвоночных и экологии (зам. председателя); **Акимова Е.Е.**, канд. биол. наук, старший преподаватель кафедры экологической и сельскохозяйственной биотехнологии ТГУ (отв. секретарь); **Кривова Н.А.**, д-р биол. наук, проф.; **Бушов Ю.В.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. физиологии человека и животных; **Данченко А.М.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. лесоведения и зеленого строительства; **Пяк А.И.**, д-р биол. наук, проф. каф. ботаники; **Свиридова Т.П.**, канд. биол. наук, зам. директора Сибирского ботанического сада ТГУ; **Стегний В.Н.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. цитологии и генетики.

## СОДЕРЖАНИЕ

### АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

|                                                                                                                                                         |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Комачкова И.В., Пуртова Л.Н. Гумусное состояние и энергозапасы почв техногенных ландшафтов юга Приморья.....                                            | 7  |
| Русанова Г.В., Шахтарова О.В. Структурная организация и профильная дифференциация веществ в автоморфных почвах юго-востока большеземельской тундры..... | 18 |

### БОТАНИКА

|                                                                                                                                             |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Гудкова П.Д., Олонова М.В. Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидермы листовых пластинок сибирских видов рода <i>Stipa</i> L. .... | 33 |
| Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги европейской России.....                                             | 46 |

### ЗООЛОГИЯ

|                                                                                                                                                                                                                                                                     |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Бабенко А.С., Нужных С.А. Фауна и сезонная динамика активности хищных герпетобионтов ягодных насаждений экспериментального участка Сибирского ботанического сада г. Томска. Сообщение 1. Фауна и сезонная динамика активности жужелиц (Coleoptera: Carabidae) ..... | 81 |
| Ярцев В.В., Аднагулов Э.В. Некоторые особенности полового поведения самцов приморского углозуба <i>Salamandrella tridactyla</i> (Amphibia, Caudata, Hynobiidae) .....                                                                                               | 92 |

### ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

|                                                                                                                                                                                                                                        |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Жмудь Е.В., Зиннер Н.С., Дорогина О.В. Динамика трипсинингибирующей активности в листьях растений <i>Hedysarum theinum</i> Krasnob. (Fabaceae Lindl.) в различных эколого-географических условиях и при механическом повреждении ..... | 100 |
| Кравченко И.В., Шепелева Л.Ф., Филимонова М.В., Ганюшкин Л.В. Распределение кислот системы аскорбата в растениях нефтезагрязненных участков Сургутского района .....                                                                   | 110 |

### ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

|                                                                                                                                                                                                                                                                    |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Большаков М.А., Жаркова Л.П., Иванов В.В., Керя А.В., Князева И.Р., Кутенков О.П., Ростов В.В. Оценка активности ферментов антиоксидантной защиты митохондрий печени мышей после воздействия наносекундного импульсно-периодического микроволнового излучения..... | 122 |
| Бушов Ю.В., Светлик М.В. Фазовые взаимодействия между высоко- и низкочастотными ритмами ЭЭГ и их роль в когнитивных процессах .....                                                                                                                                | 137 |
| Гулик Е.С., Костеша Н.Я., Борило Г.А. Влияние хитабиса и его компонентов на структурно-функциональное состояние тонкого кишечника и кроветворения облученных крыс .....                                                                                            | 146 |

## ЭКОЛОГИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

|                                                                                                                                                                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Есенжолова А.Ж., Панин М.С.</b> Биоиндикационный потенциал листьев<br>древесных и кустарниковых растений г. Темиртау .....                                                                                                         | 160 |
| <b>Керчев И.А.</b> Экспериментальное исследование возможности возникновения<br>новых трофических связей полиграфа уссурийского <i>Polygraphus proximus</i> Blandf.<br>(Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири ..... | 169 |
| <b>Мазур В.В.</b> Химико-экологическая оценка состояния водотоков по результатам<br>анализа содержания металлов в рыбах.....                                                                                                          | 178 |
| <b>Манасыпов Р.М., Кирпотин С.Н., Покровский О.С., Широкова Л.С.</b><br>Особенности элементного состава озерных вод и макрофитов термокарстовых<br>экосистем субарктики Западной Сибири.....                                          | 186 |
| <b>Покровский О.С., Широкова Л.С., Кирпотин С.Н.</b> Микробиологические<br>факторы, контролирующие цикл углерода в термокарстовых водных объектах<br>Западной Сибири .....                                                            | 199 |
| <b>СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ</b> .....                                                                                                                                                                                                      | 218 |

## CONTENTS

## AGROCHEMISTRY AND SOIL SCIENCE

|                                                                                                                                                         |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Komachkova I.V., Purtova L.N.</b> Humus state and energy stocks of soils of technogenic landscapes of the south of Primorye .....                    | 7  |
| <b>Rusanova G.V., Shakhtarova O.V.</b> Structural organization and matter differentiation of bolshezemelskaya tundra south-east automorphic soils ..... | 18 |

## BOTANY

|                                                                                                                       |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Gudkova P.D., Olonova M.V.</b> Micromorphology of abaxial epidermis of siberian <i>Stipa</i> L. leaf blades .....  | 33 |
| <b>Kucherov I.B., Zverev A.A.</b> Scots pine-lichen forests in the middle and northern taiga of European Russia ..... | 46 |

## ZOOLOGY

|                                                                                                                                                                                                                                                                           |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Babenko A.S., Nuzhnyh S.A.</b> Fauna and seasonal dynamics of activity of ground beetles on the berries plantations of Siberian Botanical Garden (Tomsk) experimental. Plot 1. Fauna and seasonal dynamics of activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) ..... | 81 |
| <b>Yartsev V.V., Adnagulov E.V.</b> Some features of reproductive behaviour of males <i>Salamandrella tridactyla</i> (Amphibia: Caudata, Hynobiidae) .....                                                                                                                | 92 |

## PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

|                                                                                                                                                                                                                                              |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Zhmud' E.V., Zinner N.S., Dorogina O.V.</b> Dynamics of trypsin inhibitor activity in <i>Hedysarum theinum</i> Krasnob. (Fabaceae Lindl.) plant leaves in different ecological and geographical conditions and by mechanical damage ..... | 100 |
| <b>Kravchenko I.V., Shepeleva L.F., Filimonova M.V., Ganushkin L.V.</b> Distribution of ascorbate system acids in plants growing on the oil polluted sites of the Surgut area .....                                                          | 110 |

## HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY

|                                                                                                                                                                                                                                            |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Bolshakov M.A., Zharkova L.P., Ivanov V.V., Knyazeva I.R., Kereya A.V., Kutenkov O.P., Rostov V.V.</b> The activity of antioxidant enzymes of liver mitochondria of mice after exposure to nanosecond repetitive pulsed microwave ..... | 122 |
| <b>Bushov Yu.V., Svetlik M.V.</b> Phase interaction between high-and low-frequency EEG rhythms and their role in cognitive processes .....                                                                                                 | 137 |
| <b>Gulik E.S., Koshesha N.Ya., Borilo G.A.</b> Influence of chitabis and its components on the functional state of the small intestine and blood indices of irradiated animals .....                                                       | 146 |

## ECOLOGY AND ENVIRONMENTAL MANAGEMENT

|                                                                                                                                                                                                       |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Yessenzholova A.Zh., Panin M.S.</b> Bioindication potential of trees and shrubs leaves of Temirtau city.....                                                                                       | 160 |
| <b>Kerchev I.A.</b> The experimental study on the occurrence of new probable trophic links for <i>Polygraphus proximus</i> Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in Western Siberia.....    | 169 |
| <b>Masur V.V.</b> Chemical and ecological estimation of water currents condition according to the results of the analysis of microcells content in hydrobionts.....                                   | 178 |
| <b>Manasypov R.M., Kirpotin S.N., Pokrovsky O.S., Shirokova L.S.</b> Features of the elemental composition of lake waters and macrophytes in thermokarst subarctic ecosystems of Western Siberia..... | 186 |
| <b>Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N.</b> Microbiological factors controlling carbon cycle in thermokarst water bodies of Western Siberia.....                                             | 199 |
| <b>INFORMATION ABOUT THE AUTHORS</b> .....                                                                                                                                                            | 218 |

## АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.417

doi: 10.17223/19988591/19/1

**И.В. Комачкова, Л.Н. Пуртова**

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН (г. Владивосток)*

### ГУМУСНОЕ СОСТОЯНИЕ И ЭНЕРГОЗАПАСЫ ПОЧВ ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ЮГА ПРИМОРЬЯ

*Исследованы почвы техногенных ландшафтов, сформировавшиеся на отвальных породах Павловского бурогоугольного месторождения при самозарастании. Выявлено, что в процессе самозарастания отвальных пород изменяется состав растительности и происходит постепенное накопление растительного органического вещества с последующей его трансформацией в гумусовые соединения. Установлены различия в морфологическом строении почвенного профиля, гумусном состоянии, энергетических параметрах и отражательной способности почв в зависимости от временной стадии их развития. Показано, что с удлинением временной стадии формирования почв на отвалах увеличиваются содержание гумуса, энергозапасы почв, показатели степени гумификации органического вещества, изменяется тип гумуса и снижается доля агрессивной фракции фульвокислот. Показатель интегрального отражения предложен в качестве индикационного параметра для оценки стадийности протекания гумусообразовательных процессов на отвальных породах.*

**Ключевые слова:** гумус; литострат; энергозапасы органической части почв; мортмасса; показатель интегрального отражения почв.

#### Введение

Процесс освоения минерального сырья на юге Дальнего Востока способствует возникновению техногенных, в частности карьерно-отвальных ландшафтов, занимающих обширные площади. Эта проблема остро касается и Приморского края, где общий объем вскрышных пород только от ежегодной угледобычи составляет около 80 тыс. т. В настоящее время в крае зарегистрировано 63 отвала вскрышных и вмещающих пород, 17 хвостохранилищ, 7 крупных золоотвалов общей площадью более 7 тыс. га [1]. Поэтому проблема рекультивации промышленных отвалов, т.е. устранение их вредоносного воздействия и возвращение землям, занятым отвалами, утраченной биологической продуктивности приобретает важное народно-хозяйственное и социальное значение. При технико-экономическом обосновании проведения рекультивационных работ необходимо учитывать специфику почвообразовательных процессов на отвальных породах, что можно использовать для

ускорения формирования почвенного покрова. В связи с этим исследование закономерностей формирования почв в условиях техногенных ландшафтов приобретает большую значимость и актуальность. Как известно, основными процессами почвообразования в молодых почвах техногенных ландшафтов являются процессы накопления и трансформации органического вещества в гумусовые соединения. В зависимости от временного интервала становления регенерационных экосистем по-разному проявляется процесс гумусообразования, отражаясь в облике формирующегося почвенного профиля, показателях гумусного состояния и энергетических параметрах почв. При этом энергетические условия почвообразования и оптико-энергетические параметры органоминеральной основы почв служат важными интегральными характеристиками, позволяющими наиболее полно познать специфику внешних экологических условий формирования почв и внутренних почвенно-экологических свойств [2].

Целью работы является выявление общих закономерностей в изменении гумусово-энергетических параметров почв техногенных ландшафтов в зависимости от временной стадии их развития.

### **Материалы и методики исследования**

Почвы техногенных ландшафтов предлагается, согласно классификации почв 2004 г. [3], отнести в группу натурфабрикаты, подгруппу – литостраты (по мере эволюции органического вещества, придерживаясь ранее разработанной И.М. Гаджиевым и В.М. Курачевым классификации [4]) и разделить на литостраты инициальные, органо-аккумулятивные, дерновые и гумусово-аккумулятивные [5].

Исследования проводились на территории Павловского буроугольного месторождения, расположенного в Михайловском районе Приморского края. Согласно схеме гидротермического районирования Приморского края, Павловское месторождение входит в Приханкайскую гидротермическую провинцию, где сумма активных температур достигает  $2\,500^{\circ}\text{C}$ , осадков выпадает до 600 мм в год [6]. Затраты энергии на почвообразовательные процессы составляют  $30,6 \text{ ккал/см}^2$  в год [7]. Характер рельефа низменный. Из растительности преобладают разнотравно-злаково-вейниковые и осоково-вейниковые группировки [8].

Объектами исследований послужили почвы, сформированные на разновозрастных отвальных породах. Породы, слагающие отвалы на территории Павловского месторождения, представлены в основном рыхлыми покровными отложениями суглинистого и глинистого состава. Почвенные разрезы закладывались в трансаккумулятивных позициях склонов породных отвалов. Таким образом, было проведено сравнение профилей почв, располагающихся на одних и тех же элементах рельефа, но имеющих различный временной период формирования.

Определение гумуса, его фракционно-групповой состав, запасы энергии в почвенном гумусе исследовали общепринятыми методами [9, 10]. Показатели гумусного состояния почв характеризовали согласно оценочным шкалам, предложенным Д.С. Орловым с соавт. [11]. Отражательную способность почв определяли на спектрофотометре СФ-18 (Россия). Для расшифровки спектров рассчитан показатель интегрального отражения [12].

### Результаты исследования и обсуждение

Самозарастание изученных породных отвалов происходит постепенно. Так, на отвальных породах территории Павловского месторождения можно выделить четыре стадии становления растительности.

Первая – пионерная, длительностью до 3 лет, характеризуется заселением отвалов преимущественно представителями семейств хвощевых и астровых. Проективное покрытие на годичном отвале составляет 5%. Общие запасы растительного органического вещества очень низкие и не превышают 10 г/м<sup>2</sup>. Мортмасса на этих участках не накапливается. На трехлетнем отвале проективное покрытие увеличивается до 80–90%. Общий запас растительного органического вещества возрастает до 330 г/м<sup>2</sup> (табл. 1). На отвале местами отмечается накопление мертвого органического вещества в виде фрагментарной подстилки.

Вторая – стадия простой растительной группировки продолжительностью до 12 лет, когда развиваются хвощево-злаково-полынные и хвощево-бобово-полынные группировки. На восьми- и двенадцатилетних отвалах представители пионерной растительности начинают выпадать из состава травостоя. В фитоценозе резко сокращается доля представителей хвощевых и увеличивается количество представителей бобовых и астровых. Проективное покрытие растительности колеблется от 70 до 90%. По сравнению с трехлетним отвалом увеличились общие запасы растительного органического вещества до 500–590 г/м<sup>2</sup>. На этом этапе происходит интенсивное накопление мертвого растительного органического вещества в виде подстилки в среднем от 270 до 300 г/м<sup>2</sup>.

Третья стадия – сложная растительная группировка продолжительностью примерно до 15 лет. В данном случае доминантами становятся злаково-бобовые травы, в меньшем количестве развитие получают полынные группировки. Проективное покрытие на тринадцатилетнем отвале составляет 90–100%. Общий запас растительного органического вещества, по сравнению с ранее рассмотренными отвалами, увеличился до 583 г/м<sup>2</sup>, и значительно снизилось количество мортмассы до 124 г/м<sup>2</sup>.

Четвертая стадия – развитие экосистемы с замкнутой растительной группировкой – отмечена на отвалах, возраст которых более 15 лет. В видовом составе растительности возрастает количество бобовых и разнотравья, в результате чего на этой стадии формируется разнотравно-злаково-бобовый фитоценоз. Проективное покрытие растительности составляет 90–100%.

Общий запас растительного органического вещества сократился до 275 г/м<sup>2</sup>, и резко уменьшилось количество мортмассы (до 30 г/м<sup>2</sup>), что в первую очередь связано с явным усилением процессов трансформации органического вещества и переходом фитоценозов в более устойчивое состояние.

Т а б л и ц а 1

**Запасы растительного органического вещества на отвальных породах  
Павловского угольного месторождения, г/м<sup>2</sup>**

| Возраст отвала | Запасы фитомассы | Мортмасса        | Общий запас растительного органического вещества |
|----------------|------------------|------------------|--------------------------------------------------|
|                | г/м <sup>2</sup> |                  |                                                  |
| 1 год          | 8                | Не накапливается | 8                                                |
| 3 года         | 266              | 64               | 330                                              |
| 8 лет          | 312              | 277              | 589                                              |
| 12 лет         | 207              | 305              | 512                                              |
| 13 лет         | 459              | 124              | 583                                              |
| 18 лет         | 245              | 30               | 275                                              |

В зависимости от временной стадии развития растительности на отвальных породах, накопления мертвого растительного органического вещества и усиления процессов его трансформации изменяется и поступательный процесс гумусонакопления. Все это приводит к формированию морфологического профиля и дифференциации его по основным физико-химическим показателям. Сравнительный анализ морфолого-генетического строения более 20 почвенных профилей с различным временным периодом их формирования позволяет выделить (с определенной долей условности) 4 типа почв: литостраты инициальные, период формирования до 3 лет; литостраты органо-аккумулятивные, формирующиеся в период до 12 лет; литостраты дерновые, формирующиеся на отвалах, возраст которых не превышает 15 лет; литостраты гумусово-аккумулятивные, развивающиеся на отвалах с возрастом более 15 лет. Таким образом, каждой из выделенных стадий развития растительности соответствует определенный тип почв. Как отмечает В.А. Андроханов, одновременность, взаимозависимость и взаимообусловленность развития почвы и почвенных биоценозов определяют специфику почв техногенных ландшафтов: сингенетичность почвенно-генетических и биологических процессов [13].

В литостратах инициальных из-за отсутствия устойчиво функционирующих биоценозов интенсивность педогенного преобразования глинистого материала отвалов крайне ослаблена. Поэтому для данного типа почв свойствен неразвитый профиль с отсутствием четко выраженного биогенного горизонта. В связи с этим они отличаются очень малым содержанием гумуса (до 0,5%) и его запасов (до 6 т/га). Характерный морфологический профиль литострата на 3-летнем отвале имеет следующий вид: CI (0–12 см) – CII (12–35 см), CIII (35–50 см). Литостраты инициальные характеризуются сла-

бой степенью гумификации органического вещества и высоким содержанием водорастворимых органических соединений. Поверхностные горизонты имеют высокую степень обогащенности гумуса азотом. Гумус имеет очень фульватный состав ( $C_{ГК}/C_{ФК} < 0,5$ ) в поверхностном горизонте и фульватный – в нижележащем (0,63). На долю гуминовых кислот, «свободных» и связанных с полуторными окислами, приходится 43%, что оценивается как среднее содержание. Количество гуминовых кислот, связанных с  $Ca^{2+}$ , характеризуется как очень низкое, «агрессивной» фракции (1а), фульвокислот – среднее (табл. 2). Оптическая плотность гуминовых кислот в поверхностных горизонтах литостратов инициальных характеризовалась как крайне низкая ( $< 0,02$ ). В однолетнем литострате зафиксированы высокие показатели интегрального отражения (R): от 65% в поверхностном горизонте до 70% – в нижележащем.

Т а б л и ц а 2

## Показатели гумусного состояния литостратов

| Горизонт                                 | Гумус, % | Доля «свободных» гуминовых кислот | Доля гуминовых кислот, связанных с $Ca^{2+}$ | Доля ФК-1а, % от $C_{общ}$ | $C_{ГК}/C_{ФК}$ | Степень гумификации $C_{ГК}/C_{общ} \cdot 100, \%$ | $C_{водн}^? / C_{общ}$ | C:N | Оптическая плотность ГК |
|------------------------------------------|----------|-----------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------|-----------------|----------------------------------------------------|------------------------|-----|-------------------------|
| Литострат инициальный 3 года             |          |                                   |                                              |                            |                 |                                                    |                        |     |                         |
| СИ                                       | 0,21     | 42,8                              | 14,3                                         | 6,4                        | 0,49            | 11,9                                               | 1,8                    | 2,0 | 0,018                   |
| СП                                       | 0,53     | 32,5                              | 20,3                                         | 5,1                        | 0,63            | 17,2                                               | 1,6                    | –   | –                       |
| Литострат органо-аккумулятивный 8 лет    |          |                                   |                                              |                            |                 |                                                    |                        |     |                         |
| СИ                                       | 0,63     | 20,3                              | 35,2                                         | 9,8                        | 0,68            | 22,7                                               | 1,3                    | 4,1 | 0,023                   |
| СП                                       | 0,32     | 41,7                              | 13,7                                         | 12,9                       | 0,40            | 18,2                                               | 1,5                    | –   | –                       |
| Литострат органо-аккумулятивный 12 лет   |          |                                   |                                              |                            |                 |                                                    |                        |     |                         |
| СИ                                       | 0,74     | 47,0                              | 15,4                                         | 7,9                        | 0,69            | 26,2                                               | 1,3                    | 3,9 | 0,024                   |
| СП                                       | 0,32     | 44,5                              | 17,6                                         | 3,8                        | 0,57            | 18,2                                               | 1,4                    | –   | –                       |
| Литострат дерновый 13 лет                |          |                                   |                                              |                            |                 |                                                    |                        |     |                         |
| АУ                                       | 1,11     | 22,8                              | 36,9                                         | 7,1                        | 0,83            | 23,8                                               | 1,1                    | 4,3 | 0,031                   |
| СИ                                       | 0,37     | 34,4                              | 19,9                                         | 13,0                       | 0,51            | 19,2                                               | 1,5                    | –   | –                       |
| Литострат гумусово-аккумулятивный 18 лет |          |                                   |                                              |                            |                 |                                                    |                        |     |                         |
| АУ                                       | 8,00     | 27,8                              | 31,7                                         | 5,0                        | 1,1             | 33,1                                               | 0,2                    | 19  | 0,21                    |
| С                                        | 1,13     | 30,1                              | 25,3                                         | 4,0                        | 0,62            | 20,9                                               | 1,2                    | –   | –                       |

Примечание. ГК – гуминовые кислоты; ФК-1а – «агрессивная» фракция фульвокислот;  $C_{водн}^?$  – водорастворимые органические соединения; C:N – обогащенность гумуса азотом.

В литострате на трехлетнем отвале максимальное значение интегрального отражения (53%) соответствует поверхностному горизонту  $C_1$ , ниже наблюдается снижение интегрального отражения до 43%, что, по-видимому, связано с неравномерным распределением гумусовых веществ по профилю почвы и с некоторой неоднородностью породного состава отвала. С содержанием гумуса в почве тесно связаны энергетические запасы. На данном

этапе, в связи с тем что гумус практически отсутствует, накопление энергии в почве происходит в малых количествах, не превышающих 13 МДж/м<sup>2</sup>.

Органо-аккумулятивные литостраты, как и инициальные, относятся к почвам ранних стадий развития. Для них характерны слабое развитие биогенных процессов и невысокая интенсивность педогенных преобразований. Отличительной чертой морфологического строения профиля органо-аккумулятивных литостратов является наличие горизонта подстилки мощностью от 1 до 3 см: АО (0–1 см) – CI (1–4 см) – CII (4–17 см) – CIII (17–50 см). Литостратам органо-аккумулятивным свойственно некоторое увеличение содержания гумуса в поверхностных горизонтах до 0,6–0,75%. Вниз по профилю содержание гумуса сокращается до 0,2–0,3%. Запасы гумуса в слое 0–20 см составляют 10–13 т/га, количество энергии, аккумулированной в гумусе, увеличивается до 22,7–27,5 МДж/м<sup>2</sup>. Степень гумификации органического вещества возрастает до средних значений. Обогащенность гумуса азотом и содержание водорастворимых органических соединений остаются на уровне очень высоких и высоких значений. Гумус органо-аккумулятивных литостратов имеет фульватный состав. Содержание 1-й фракции гуминовых кислот в поверхностных горизонтах литостратов на 12-летнем отвале характеризуется как среднее, на 8-летнем – низкое. Количество гуминовых кислот, связанных с Ca<sup>2+</sup>, очень низкое и низкое, содержание «агрессивной» фракции (1а) фульвокислот – среднее. Показатель интегрального отражения в поверхностных горизонтах литостратов органо-аккумулятивных уменьшается от 43 до 39%.

Формирование дерновых литостратов связано с развитием разнотравно-злаковой растительности, в составе которой сокращается доля длиннокорневичных растений и возрастает количество рыхлокустовых злаков. Строение профиля дерновых литостратов имеет следующий вид: АО (0–0,5 см) – AY (0,5–3 см) – CI (3–6 см) – CII (6–19 см) – CIII (19–30 см) – CIV (30–50 см). Содержание гумуса в дерновом горизонте возрастает до 1,1%, по сравнению с почвами более ранних стадий развития. Запасы гумуса и количество энергии в слое 0–20 см несколько снижаются из-за низких параметров плотности почв, в среднем до 12 т/га и 24,6 МДж/м<sup>2</sup>. Степень гумификации органического вещества, так же как и в литостратах органо-аккумулятивных, – средняя в поверхностном горизонте и слабая – в нижележащем. Обогащенность гумуса азотом характеризуется как очень высокая, содержание  $C_{\text{вод}}$  уменьшается до 1,1% от  $C_{\text{общ}}$ , оставаясь на уровне высоких значений. Отношение  $C_{\text{ГК}}/C_{\text{ФК}}$  в поверхностном горизонте возрастает до 0,91 – гумус гуматно-фульватного состава. В нижележащем горизонте соотношение  $C_{\text{ГК}}/C_{\text{ФК}}$  уменьшается до 0,51, что соответствует фульватному типу гумуса. По содержанию основных фракций гуминовых кислот литостраты дерновые имеют общие черты с литостратами органо-аккумулятивными.

Литостраты дерновые, как и органо-аккумулятивные, характеризовались очень низкой оптической плотностью гуминовых кислот. Параметры

интегрального отражения в поверхностных горизонтах профиля снизились до 30%.

Для литостратов гумусово-аккумулятивных свойственно более интенсивное развитие гумусообразовательного процесса, который проявляется в формировании гумусового горизонта мощностью 5–6 см. Характерное строение профиля гумусово-аккумулятивного литострата имеет вид АО (0–0,5 см) – АU (0,5–6 см) – СI (6–17 см) – СII (17–28 см) – СIII (28–50 см). Для них свойственно резкое увеличение содержания гумуса до 8,0%, его запасов (до 66 т/га) и, следовательно, энергозапасов в слое 0–20 см в среднем до 136 МДж/м<sup>2</sup>. Вниз по профилю происходит резкое снижение гумуса до 1,1–0,2%. Степень гумификации органического вещества в поверхностных горизонтах соответствует уровню высоких значений, содержание водорастворимых органических соединений среднее (0,2% от  $C_{\text{общ}}$ ). Обогащенность гумуса азотом снижается до уровня очень низких значений, что связано с медленными темпами накопления азота в почвах. Поверхностные горизонты отличаются фульватно-гуматным составом гумуса, в нижележащих гумус имеет фульватный состав. Содержание фракций гуминовых кислот, «свободных» и связанных с полуторными окислами, связанных с  $Ca^{2+}$ , а также «агрессивной» фракции (1а) фульвокислот – низкое (см. табл. 2). Что касается доли гуминовых кислот, прочно связанных с минеральной основой, то она оценивается как высокая во всех рассмотренных литостратах и составляет более 30%. Оптическая плотность гуминовых кислот в поверхностных горизонтах литостратов гумусово-аккумулятивных характеризовалась как высокая. На явное усиление гумусообразовательных процессов указывало и снижение параметров интегрального отражения до 23%.

Стоит отметить, что между содержанием органического углерода в литостратах и интегральным отражением установлена обратная корреляционная зависимость (коэффициент корреляции 0,80). Кроме того, были установлены корреляционные связи показателей основных компонентов, фракций гумуса с энергетическими запасами и интегральным отражением. Зависимость между интегральным отражением и суммой гуминовых кислот, а также энергозапасами почв является обратной (табл. 3). Слабая корреляционная зависимость установлена между суммой фульвокислот ( $\Sigma$ ФК), содержанием агрессивной фракции фульвокислот (1а ФК), первой фракции гуминовых кислот (ГК1) и интегральным отражением почв (R).

Корреляционная связь энергозапасов почв с суммой фульвокислот, агрессивной фракцией фульвокислот и с содержанием 1-й фракции гуминовых кислот носит обратный характер. Связь остальных показателей фракций гумуса с энергозапасами почв выражена очень слабо либо не выражена совсем (табл. 3).

Если предположить нелинейную экспоненциальную аппроксимацию [14], то для литостратов Павловского месторождения зависимость инте-

грального отражения от содержания гумуса, выражающаяся формулой  $R(C) = (R_{\max} - R_{\min}) \cdot e^{kC}$ , где  $R(C)$  – интегральное отражение;  $R_{\max}$ ,  $R_{\min}$  – то же с максимальным и минимальным содержанием гумуса;  $C$  – содержание гумуса в почве;  $k$  – коэффициент связи, может быть представлена следующей формулой:  $R(C) = 23 + 30,2e^{-0,75C}$ . Числовые значения коэффициентов этой формулы отличаются от величин, соответствующих ненарушенным почвам равнинных территорий Приморского края:  $R(C) = 9,3 + 32e^{-0,15C}$  [15]. Это обусловлено более высокой отражательной способностью в связи с низким содержанием гумуса в поверхностных горизонтах литостратов и преобладанием в его составе фракций фульвокислот, по сравнению с почвами природных ландшафтов.

Таблица 3

**Корреляционная связь между показателями основных компонентов ( $\Sigma GK$ ,  $\Sigma FK$ ), фракций гумуса с интегральным отражением и энергозапасами литостратов**

| Корреляционные пары  | Коэффициент корреляции | Корреляционные пары           | Коэффициент корреляции |
|----------------------|------------------------|-------------------------------|------------------------|
| $C_{\text{орг}} - R$ | -0,80                  | $\Sigma GK - QC_{\text{орг}}$ | +0,09                  |
| $\Sigma GK - R$      | -0,56                  | $\Sigma FK - QC_{\text{орг}}$ | -0,80                  |
| $\Sigma FK - R$      | +0,44                  | $GK1 - QC_{\text{орг}}$       | -0,66                  |
| $GK1 - R$            | +0,32                  | $GK2 - QC_{\text{орг}}$       | +0,31                  |
| $GK2 - R$            | -0,59                  | $GK3 - QC_{\text{орг}}$       | -0,44                  |
| $GK3 - R$            | -0,13                  | $1a FK - QC_{\text{орг}}$     | -0,71                  |
| $1a FK - R$          | +0,59                  | $R - QC_{\text{орг}}$         | -0,68                  |

*Примечание.*  $C_{\text{орг}}$  – содержание органического углерода в почве, %;  $R$  – интегральное отражение, %;  $QC_{\text{орг}}$  – энергозапасы органической части почв в слое 0–20 см (МДж/м<sup>2</sup>);  $\Sigma GK$ ,  $\Sigma FK$  – суммы гуминовых и фульвокислот;  $GK1$ ,  $GK2$ ,  $GK3$  – фракции гуминовых кислот;  $1a FK$  – «агрессивная» фракция фульвокислот.

### Заключение

Установлено, что на изученных естественно зарастающих отвалах угольных разрезов процесс формирования фитоценозов протекает через ряд последовательных стадий (сукцессий). Для начальных этапов развития растительности на отвалах характерно преобладание процессов накопления растительного органического вещества над процессами его разложения. На более поздних этапах отмечено усиление процессов трансформации органического вещества.

Почвенный покров техногенных ландшафтов Приморья представлен литостратами инициальными, органо-аккумулятивными, дерновыми и гумусово-аккумулятивными, отличающимися дифференциацией почвенного профиля и степенью проявления сформировавшихся органогенных горизонтов. В литостратах наблюдается интенсивное формирование гу-

мусовых горизонтов, что обусловлено благоприятными гидротермическими условиями и физико-химическими параметрами почвообразующих пород. Отмечено прогрессирующее увеличение органического углерода в верхних горизонтах почв по мере удлинения временного периода развития почвообразовательного процесса. Это свидетельствует о биогенном происхождении органического вещества в сформировавшихся почвенных горизонтах на отвальных породах. С удлинением временного периода формирования литостратов отмечены также увеличение запасов гумуса, степени гумификации органического вещества и уменьшение доли «агрессивных» фракций фульвокислот в поверхностных горизонтах. Тип гумуса меняется от очень фульватного в инициальных до гуматно-фульватного – в дерновых и фульватно-гуматного в гумусово-аккумулятивных литостратах. Низкие величины оптических плотностей свидетельствуют о преобладании в молекулах гуминовых кислот периферических группировок, что указывает на химическую «молодость» молекул гуминовых кислот в литостратах ранних стадий развития. По мере прохождения литостратами основных этапов развития снижается интегральное отражение и увеличиваются энергозапасы почв. Установлена тесная корреляционная связь между интегральным отражением и содержанием гумуса ( $-0,80$ ), что позволяет использовать показатель интегрального отражения в качестве критерия для оценки содержания гумуса и энергозапасов почв, а также стадийности протекания гумусообразовательного процесса на отвальных породах.

### Литература

1. Закон Приморского края от 17.03.2005 № 230-КЗ о краевой целевой программе «Отходы на 2005–2011 годы». URL: <http://pravo.levonevsky.org/bazazru/zakon1057/index.htm>
2. Пуртова Л.Н. Оценка эколого-энергетического состояния почв равнинных территорий юга Дальнего Востока. Владивосток : Изд-во Дальневосточ. ун-та, 2004. 60 с.
3. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
4. Гаджиев И.М., Курачев В.М. Генетические и экологические аспекты исследования и классификации почв техногенных ландшафтов // Экология и рекультивация техногенных ландшафтов. Новосибирск : Наука, 1992. 305 с.
5. Костенков Н.М., Нестерова О.В., Пуртова Л.Н. Почвы ландшафтов Приморья (Рабочая классификация) : учеб.-метод. пособие. Владивосток : Изд-во ДВФУ, 2011. 112 с.
6. Степанько А.А. Агрогеографическая оценка земельных ресурсов и их использование в районах Дальнего Востока. Владивосток : Изд-во ДВО РАН, 1992. 114 с.
7. Пуртова Л.Н., Костенков Н.М. Содержание органического углерода и энергетические запасы в почвах природных и агрогенных ландшафтов юга Дальнего Востока России : оценка и методы индикации. Владивосток : Дальнаука, 2009. 124 с.
8. Иванов Г.И. Почвообразование на юге Дальнего Востока. М. : Наука, 1976. 198 с.
9. Агрохимические методы исследования почв / под ред. А.В. Соколова. М. : Наука, 1975. 436 с.

10. Орлов Д.С., Гришина Л.А. Практикум по химии гумуса. М. : Изд-во МГУ, 1985. 376 с.
11. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Розанова М.С. Дополнительные показатели гумусного состояния почв и их генетических горизонтов // Почвоведение. 2004. № 8. С. 918–925.
12. Михайлова Н.А., Пуртова Л.Н. Оптико-энергетические методы в экологии почв. Владивосток : Дальнаука, 2005. 81 с.
13. Андроханов В.А. Сингенез почвенно-генетических и биологических процессов в техногенных ландшафтах Кузбасса // Вестник Томского государственного университета. 2003. № 7. С. 16–25.
14. Виноградов Б.В. Дистанционная индексация содержания гумуса в почвах // Почвоведение. 1981. № 11. С. 114–123.
15. Михайлова Н.А., Терехова Л.Э. Теоретические предпосылки индикации гумуса в естественных образцах почв по их яркости // Почвы Дальнего Востока, их свойства и мелиоративное состояние. Владивосток, 1988. С. 59–71.

Поступила в редакцию 29.04.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 7–17*

doi: 10.17223/19988591/19/1

**Irina V. Komachkova, Ludmila N. Purtova**

*Institute of Biology and Soil Science of Far Eastern Branch of the Russian  
Academy of Sciences, Vladivostok, Primorsky Krai, Russia*

#### **HUMUS STATE AND ENERGY STOCKS OF SOILS OF TECHNOGENIC LANDSCAPES OF THE SOUTH OF PRIMORYE**

*The process of mineral extraction in the south of Primorye contributes to the formation of, in particular, technogenic quarry-dump landscapes. The purpose of the work is to identify general regularities in the change of the humus-energy parameters of soil of technogenic landscapes, depending on the temporary stage in their development. The investigations were performed in the Pavlovsky brown coal deposit, located in Michalovsky area of Primorsky Krai.*

*Spontaneous revegetation occurs gradually on dump breeds. At the dump there can be distinguish four stages of the formation of plant and soil cover: the first is pioneer vegetation on initial litostrat lasting up to 3 years. The second is the stage of a simple plant grouping on the organo-accumulative litostrat, up to 12 years; the third stage is a complex group of plant on the sod litostrat, lasting up to about 15 years and the fourth is the stage of the development of an ecosystem with a closed plant group on the humus-accumulative litostrat marked on the dumps, whose age is over 15 years. Depending on the temporary stage of the development, litostrats differed by differentiation of soil profile and the degree of manifestation of formed organic horizons. A progressive increase in humus is noted in the surface soil horizons with lengthening the time period of soil formation from 0.25% in the initial litostrat to 0.75–1.1 in the organo-accumulative and sod, and to 8.0% in the humus-accumulative.*

*With lengthening of the time period of litostrats formation there was noted an increase in stocks of humus from 6 to 65 t/ha, the degree of humification of organic matter (from low to high) and a decrease in «aggressive» fractions of fulvic acids in surface horizons. The type of humus varies from very fulvate in the initial, up to*

*humate-fulvate in the sod and fulvate-humate in the humus-accumulative litostrats. The content of the first fraction of humic acids tend to decrease in the development process of litostrats.*

*The content of humic acids associated with  $\text{Ca}^{2+}$  is estimated as very low and low, the content of the third fraction of humic acids is high in all the litostrats. Low values of optical densities testify the dominance of peripheral groups in molecules of humic acid, indicating chemical «youth» of the molecules of humic acids in litostrates of the early development stages. While the litostrats pass the main development stages, an integral reflection of soils (from 65% in the surface horizons of initial litostrats up to 30–43% in organo-accumulative and sod litostrats and up to 23% in gumus-accumulative) decreases whereas energy stocks of soils increase from 13 to 136 МДж/м<sup>2</sup>. A tight correlative connection between the integral reflection and the humus content ( $-0.80$ ) is established. This allows using an index of integral reflection as a criterion for estimating the humus content and the stage of humus formation process on breeds dump.*

**Key words:** *humus; litostrat; energy stock of organic part of soils; dead plant organic matter; index of the integral reflection of soils.*

*Received April 29, 2012*

УДК 631.48 (470.1-211.7)  
doi: 10.17223/19988591/19/2

**Г.В. Русанова, О.В. Шахтарова**

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар)*

## **СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ПРОФИЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВЕЩЕСТВ В АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ ЮГО-ВОСТОКА БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ**

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта № 12-Т-4-1004 «Формирование и функционирование почв криолитозоны европейского Северо-Востока в условиях изменения климата и антропогенных воздействий» Программы ОНЗ РАН № 14 «Состояние окружающей среды и прогноз ее динамики под влиянием быстрых глобальных и региональных природных и социально-экономических изменений».

*На основании детальных исследований структурной организации и дифференциации продуктов функционирования гумусовых педореликтов, интенсивности преобразования литоматрицы глееземов криометаморфических выявлена полигенетичность, связанная с изменением биоклиматических факторов в голоцене, предложен комплексный подход для ее диагностики. Показано, что формирование верхней части профиля глееземов криометаморфических является следствием как современного криогенеза, так и почвенных процессов тундрового этапа почвообразования. В нижележащих горизонтах выявлены признаки таежной стадии. Разработаны диагностические критерии полигенетичности почв.*

**Ключевые слова:** глееземы криометаморфические; процессы почвообразования; унаследованные признаки.

### **Введение**

Одной из задач генетического почвоведения является расшифровка информации, записанной в почвах, использование ее для реконструкции природных обстановок прошлого и разработки сценариев будущих изменений почв и ландшафтов [1]. В почвенном покрове юго-востока Большеземельской тундры значительная доля принадлежит глееземам криометаморфическим [2], или тундровым поверхностно-глеевым почвам [3], формирующимся на покровных пылеватых суглинках. Неоднократные перестройки ландшафтной структуры в голоцене обусловили формирование определенного полигенетического типа почвенного профиля, в котором сочетаются наследуемые и современные признаки. Наследуемым признаком среднеголоценового периода в этих почвах считается наличие элювиальной толщи в верхней части профиля [4, 5], наложение на которую криогенных и глеевых процессов последующих фаз (SB, SA) привело к стиранию неустойчивых признаков и сохранению дифференциации по гранулометрическому и валовому

вому составу. Однако подобная точка зрения подвергается сомнению, отражение в минеральных почвах современной тундры прошлых изменений климата и растительности считается неоднозначным [6, 7]. Значительное количество работ посвящено изучению полигенетичности почв таежной зоны [8–13]. Для тундровых почв, где заметную роль играют криогенные процессы, очевидно, требуются более широкие подходы с использованием современных методов при разработке диагностики полигенетичности. Решение проблем полигенетичности, генезиса и эволюции суглинистых почв тундры требует детальных исследований с использованием современных методов и подходов.

Цели исследования: 1) изучить структурную организацию, дифференциацию продуктов функционирования, криогенные и почвенные процессы в глееземах криометаморфических, подстилаемых моренными суглинками; 2) выявить интенсивность преобразования минеральной основы, степень выветрелости и зрелости почвенного профиля на разных глубинах; 3) определить классификационную принадлежность почв с признаками криогенного метаморфизма и текстурной дифференциации.

### Материалы и методики исследования

Объектом исследования послужили глееземы криометаморфические, подстилаемые моренными суглинками (табл. 1), формирующиеся в дренированных автоморфных ландшафтах полого-увалистых всхолмленных равнин юго-востока Большеземельской тундры с ерниково-кустарничковой растительностью и массивно-островным типом многолетнемерзлых пород на глубине 2–5 м [14]. Наряду с целинными использовались почвы сеяного луга, аналогичные последним, за исключением слаборазвитого дернового горизонта (табл. 1, 2).

Таблица 1

**Гранулометрический состав глееземов криометаморфических**

| Горизонт                     | Глубина, см | Потеря от обработки HCl, % | Содержание фракций, %; размер частиц, мм |           |           |            |             |        |        |       |
|------------------------------|-------------|----------------------------|------------------------------------------|-----------|-----------|------------|-------------|--------|--------|-------|
|                              |             |                            | 1,0–0,25                                 | 0,25–0,05 | 0,05–0,01 | 0,01–0,005 | 0,005–0,001 | <0,001 | >0,001 | <0,01 |
| 1                            | 2           | 3                          | 4                                        | 5         | 6         | 7          | 8           | 9      | 10     | 11    |
| Целинная почва (р. 175) [16] |             |                            |                                          |           |           |            |             |        |        |       |
| Ao                           | 6–8         | 0,9                        | 3,5                                      | 24,9      | 39,3      | 7,3        | 10,3        | 14,7   | 67,7   | 32,3  |
| G                            | 8–19        | 0,4                        | 0,3                                      | 8,6       | 67,5      | 7,3        | 6,4         | 9,9    | 76,4   | 33,6  |
| Bg(G)                        | 19–24       | 0,3                        | 1,0                                      | 9,4       | 67,7      | 6,5        | 7,5         | 7,9    | 78,1   | 21,9  |
| CRM                          | 24–32       | 0,3                        | 0,8                                      | 4,5       | 63,1      | 8,9        | 1,6         | 21,1   | 68,4   | 31,6  |
|                              | 32–42       | 0,3                        | 0,2                                      | 5,6       | 64,7      | 3,2        | 5,1         | 21,2   | 70,5   | 29,5  |

Окончание табл. 1

| 1                               | 2       | 3   | 4   | 5    | 6    | 7   | 8    | 9    | 10   | 11   |
|---------------------------------|---------|-----|-----|------|------|-----|------|------|------|------|
| Bt                              | 42–52   | 0,4 | 0,2 | 1,3  | 58,3 | 7,7 | 6,2  | 26,3 | 59,8 | 40,2 |
|                                 | 52–62   | 0,7 | 0,3 | 0,6  | 57,5 | 2,6 | 11,6 | 27,4 | 58,4 | 41,6 |
| BC                              | 62–77   | 0,6 | 0,2 | 1,8  | 53,8 | 4,8 | 11,5 | 27,9 | 55,8 | 44,2 |
|                                 | 77–87   | 0,9 | 0,2 | 3,1  | 55,7 | 4,0 | 8,5  | 28,5 | 59,0 | 41,0 |
| C                               | 87–97   | 1,0 | 2,6 | 7,9  | 42,5 | 6,9 | 11,5 | 28,6 | 53,0 | 47,0 |
| Агроглеезем криометаморфический |         |     |     |      |      |     |      |      |      |      |
| Bg(G)                           | 10–25   | 0,3 | 0,8 | 3,0  | 62,5 | 6,1 | 4,9  | 22,8 | 66,2 | 33,8 |
|                                 | 25–35   | 0,1 | 0,6 | 11,2 | 57,5 | 4,1 | 6,9  | 19,6 | 69,3 | 30,7 |
| CRM1                            | 35–60   | 0,5 | 1,1 | 3,6  | 61,1 | 5,7 | 5,7  | 22,8 | 65,7 | 34,3 |
| CRM2                            | 60–105  | 0,8 | 0,3 | 1,2  | 56,2 | 4,5 | 8,6  | 29,2 | 57,7 | 42,3 |
| BCg                             | 105–130 | 1,1 | 0,2 | 11,8 | 49,2 | 5,3 | 9,4  | 24,1 | 61,2 | 38,8 |

Описание морфологии и характеристика физико-химических свойств этих почв приведены в ряде работ [15–17]. Глееземы криометаморфические (как целинные, так и освоенные) характеризуются кислой реакцией, особенно гор. G., который отличается наибольшим выносом поглощенных оснований. Судя по данным гранулометрического состава, почвы формируются в среднесуглинистых отложениях, сменяемых тяжелыми суглинками на глубине 50–60 см (см. табл. 1). Верхняя часть целинной почвы до глубины 25–30 см обеднена илстой фракцией, тогда как в освоенной наблюдается ее увеличение. Очевидно, при усилении контрастности окислительно-восстановительного режима при сельскохозяйственной обработке усиливаются процессы физического выветривания. Результаты валового анализа почв (см. табл. 2) иллюстрируют унаследованную дифференциацию профилей по подзолистому типу: глеевые горизонты обеднены оксидами  $R_2O_3$ , Ca, Mg по сравнению с нижележащими. В целом, освоенные почвы наследуют глеевый процесс почвообразования и элювиальный тип дифференциации профиля [16]. Анализ структурных компонентов целинной почвы выполнен ранее [17]. В предлагаемой работе рассматриваются особенности формирования дерновой поверхностно-слабоглеевой почвы сеяного луга (агроглеезем криометаморфический), разрез которой заложен в верхней части увала Нерусовой-Мусюр (басс. р. Воркута) вблизи ненарушенного (целинного) участка тундры с глееземами криометаморфическими.

Определение содержания валового химического состава, полуторных оксидов, C и N в структурных компонентах почвы выполнено в соответствии с аттестованными методами в лаборатории «Экоаналит» (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН). На основе данных валового содержания элементов в почвах рассчитываются значения коэффициента  $CIA = 100 \cdot Al_2O_3 / (Al_2O_3 + CaO + Na_2O)$ , характеризующего степень выветрелости

Таблица 2

Валовый химический состав почв, % к прокаленной навеске

| Горизонт                                     | Глубина, см | Потеря при прокаливании, % | SiO <sub>2</sub> | Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> | CaO  | MgO  | MnO  | Na <sub>2</sub> O | K <sub>2</sub> O | TiO <sub>2</sub> |
|----------------------------------------------|-------------|----------------------------|------------------|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|------|------|------|-------------------|------------------|------------------|
| Целинная почва (р. 772) [15]                 |             |                            |                  |                                |                                |                               |      |      |      |                   |                  |                  |
| A0                                           | 0–7         | 74,94                      | 61,70            | 5,24                           | 16,22                          | 1,30                          | 8,88 | 2,01 | 1,27 | 0,74              | 1,60             | 1,02             |
| A0A1                                         | 7–14        | 19,36                      | 78,30            | 3,24                           | 11,90                          | 0,25                          | 1,03 | 0,76 | 0,05 | 1,84              | 1,95             | 0,78             |
| G                                            | 19–29       | 4,47                       | 78,79            | 2,66                           | 11,76                          | 0,10                          | 0,85 | 0,68 | 0,03 | 1,89              | 1,89             | 0,85             |
| GB1                                          | 37–47       | 2,99                       | 76,89            | 4,28                           | 12,70                          | 0,11                          | 0,91 | 1,02 | 0,10 | 1,90              | 1,86             | 0,74             |
| B1                                           | 68–78       | 2,80                       | 74,43            | 4,45                           | 13,94                          | 0,09                          | 1,24 | 1,24 | 0,07 | 1,74              | 2,11             | 0,69             |
| B2                                           | 84–94       | 2,71                       | 74,30            | 4,66                           | 14,05                          | 0,09                          | 1,17 | 1,28 | 0,09 | 1,63              | 2,06             | 0,74             |
|                                              | 100–110     | 2,71                       | 74,43            | 4,46                           | 13,92                          | 0,10                          | 1,20 | 1,30 | 0,10 | 1,73              | 2,01             | 0,77             |
| BCg                                          | 125–135     | 2,87                       | 73,92            | 4,72                           | 14,01                          | 0,10                          | 1,20 | 1,29 | 0,13 | 1,81              | 2,06             | 0,77             |
| Агролесзем криометаморфический, р. 7813 [15] |             |                            |                  |                                |                                |                               |      |      |      |                   |                  |                  |
| Алер                                         | 0–10        | 11,97                      | 76,71            | 3,84                           | 12,15                          | 0,19                          | 0,98 | 0,85 | 0,05 | 1,82              | 1,91             | 0,79             |
|                                              | 10–16       | 9,56                       | 76,61            | 3,60                           | 12,38                          | 0,14                          | 0,86 | 0,86 | 0,05 | 1,89              | 2,04             | 0,81             |
| Bg(G)                                        | 16–26       | 2,54                       | 76,29            | 3,72                           | 12,33                          | 0,10                          | 0,80 | 0,96 | 0,05 | 2,05              | 2,22             | 0,77             |
|                                              | 30–40       | 2,47                       | 76,30            | 3,72                           | 12,31                          | 0,07                          | 0,83 | 0,96 | 0,07 | 2,14              | 2,13             | 0,88             |
| CRM1                                         | 46–56       | 2,39                       | 75,16            | 4,04                           | 13,00                          | 0,08                          | 0,85 | 1,07 | 0,08 | 2,08              | 2,17             | 0,88             |
| CRM2                                         | 63–73       | 2,85                       | 73,60            | 4,96                           | 13,83                          | 0,07                          | 0,96 | 1,29 | 0,08 | 1,62              | 2,06             | 0,82             |
| BCg                                          | 80–90       | 2,96                       | 74,21            | 4,84                           | 13,62                          | 0,07                          | 0,93 | 1,31 | 0,08 | 1,51              | 1,96             | 0,71             |

почв, и  $ICV = (Fe_2O_3 + CaO + MgO + Na_2O + TiO_2) : Al_2O_3$ , отражающего степень зрелости тонкой алюмосиликокластики [18–20]. С ростом выветрелости материала величина CIA повышается, тогда как с ростом степени зрелости величина ICV уменьшается.

## Результаты исследования и обсуждение

### *Описание мезоморфологии (Разрез 4-2009)*

Адер (0–13 см). Суглинистый, светло-бурый, мелкокомковатый, густо переплетен корнями.

Bg(G) (13–38 см). Суглинок светло-бурый, неоднородно окрашен: серосизые и охристо-бурые расплывчатые пятна. Много тонких корней. Шлирово-слоеватая, субгоризонтальная ориентировка грубодисперсного материала. Агрегаты линзовидные, тонкопластинчатые, светло-бурого цвета в изломе; с редкими тонкими (0,1 мм) внутрипедными трубчатыми порами. Очень мелкие ( $\approx 1$  мм) редкие Fe-конкреции, приуроченные к буро-охристым пятнам. В нижней части крупнее размер ( $\approx 3$  мм), округлые, плотные, черно-ржавые в изломе, Fe-трубки длиной  $\approx 5$  мм, диаметром  $\approx 2$  мм. Пятна белесых скелетан на поверхности педов. Местами скелетаны заполняют поры.

CRM1 (38–60 см). Суглинок серовато-бурый, угловато-крупитчатой зернистой структуры. Размер пед по длинной оси  $\approx 7$  мм, цвет излома бурый. Поверхность покрыта серовато-белесой кремнеземистой скелетаной толщиной 0,2–0,8 мм, увеличивающейся на боковых гранях. На нижних поверхностях пятна скелетан и отдельные черные конкреции  $\approx 0,1$  мм. Внутрипедные поры диаметром 0,5–1 мм заполнены белесыми скелетанами.

CRM2 (60–100 см). Суглинок бурый, структура остроугольно-округлая. Первичные педы (2×3 мм) слагают плитчатые (1×1,5 см) со слоями скелетан до 0,1 мм толщиной. Внутрипедная масса бурая, светло-коричневая; везикулярные поры  $\approx 1$  мм в диаметре. Скелетаны в виде сплошного покрова на верхних поверхностях агрегатов, а на боковых – флюидального характера. Единичные корни. На нижней поверхности агрегатов – Mn-пунктуации и черные мелкие ( $\approx 1$  мм в диаметре) конкреции. Изредка фрагменты пород.

BC (100–140 см). Суглинок светло-бурый, с белесыми пятнами скелетан по межпедным промежуткам. Структура угловато-ореховатая, размер отдельностей 2×5 мм; излом агрегата темно-бурый. На боковых и нижних поверхностях – тонкие темно-бурые глинистые кутаны, заполняющие также внутрипедные трубчатые поры. Скелетаны – на верхней поверхности агрегатов, пятнами – на нижних и боковых. Фрагменты пород (5×7 мм) и Mn-пунктуации.

Описание мезоморфологии позволило выявить структурную организацию почвы и распределение кутанного комплекса. Субпараллельная микрослоеватость, линзовидные и тонкопластинчатые агрегаты, являющиеся следствием современного криогенеза (давление ледяных шпиров) в верхних

горизонтах, сменяются на концентрическое строение ооидных агрегатов в срединных и угловато-овальное – в нижних.

В условиях криолитозоны с активным развитием современных криогенных процессов имеют место: а) морозная сортировка материала, заключающаяся в концентрации скелетан в виде горизонтальных слоев в межпедных промежутках, а также вымораживании скелетных зерен из внутрипедной массы на поверхность агрегата и трещины; б) гравитационная сепарация наиболее дисперсной части скелетан в результате миграции влаги к фронту промерзания.

Кутаны песчано-пылеватого состава (скелетаны) сосредоточены в основном в гор. Bg(G) и CRM. С глубиной в гор. ВС происходят их уменьшение и появление на поверхности агрегатов и в порах глинистых кутан. Толщина скелетан 0,2–0,8 мм, уменьшается в нижних горизонтах до 0,1 мм.

Глинистые кутаны натечного облика, находящиеся в миграционных каналах, являются, очевидно, следствием лессиважа в ранние этапы формирования почв. Продукты разрушения кутан криогенными процессами (обломки, папулы) в средней и нижней части профиля характеризуют следующий, тундровый этап педогенеза.

### *Микроморфология*

Адер 3–10 см. Светло-бурый, локально-коричнево-бурый, со светло-серыми участками, слоеватый, с субпараллельными порами упаковки, с признаками криотурбаций. Встречаются глинистые окатыши, округлые агрегаты, растительные остатки различной степени разложения. Много конкреций и Fe-пятен. Элементарное микростроение пылеватоплазменное, плазма чешуйчатая. Мелкие гроздьевидные обособления коричнево-бурого гумуса.

Bg(G) 10–20 см. Светло-бурый, слоеватый, с субпараллельными порами упаковки. Листоватые и тонкопластинчатые агрегаты, Fe-пятна и отмытые зоны. Элементарное микростроение плазменно-пылеватое, плазма чешуйчатая, много конкреций.

Bg(G) 20–30 см. Светло-бурый, с плотными и растворяющимися по краям конкрециями. Слоеватый. Агрегаты пластинчатые, местами изометричные, ооиды. Встречаются отмытые микрозоны. Элементарное микростроение плазменно-пылеватое, плазма Fe-глинистая, чешуйчатая (рис. 1, а).

CRM1 40–60 см. Светло-бурый, с множеством ожелезненных зон, конкреций. Характерны межагрегатные извилистые поры. Агрегаты угловато-округлые, ооиды, местами окаймленные тонкой глинистой пленкой. Элементарное микростроение пылеватоплазменное; плазма чешуйчатая, волокнистая, мозаичная. В основной массе бурые слабодвупреломляющие натеки, папулы (рис. 1, б, в).

CRM2 60–100 см. Светло-бурый, местами коричневатобурый, четко угловато-округло агрегирован. Много Fe-конкреций с растворяющимися краями. Буроватые участки с черными углистыми частицами, пропитанные

гумусовой плазмой. Плазма ооидная, мозаичная, волокнистая. Скелетные зерна криогенно-ориентированы, длинными осями вертикально. Темно-бурые скорлуповатые натеки и их обломки в основе (рис. 1, з).

Анализ микростроения обнаруживает криогенное фрагментирование растительных остатков, коагуляцию гумусовой плазмы в дерновом горизонте; чередование плазменных и отмытых участков вследствие морозной сортировки, а также слоистость верхней части в оглеенном горизонте. Горизонтам CRM свойственны ооидные агрегаты с концентрической ориентировкой, а также глинистые натеки, их обломки и фрагменты реликтового гумуса.

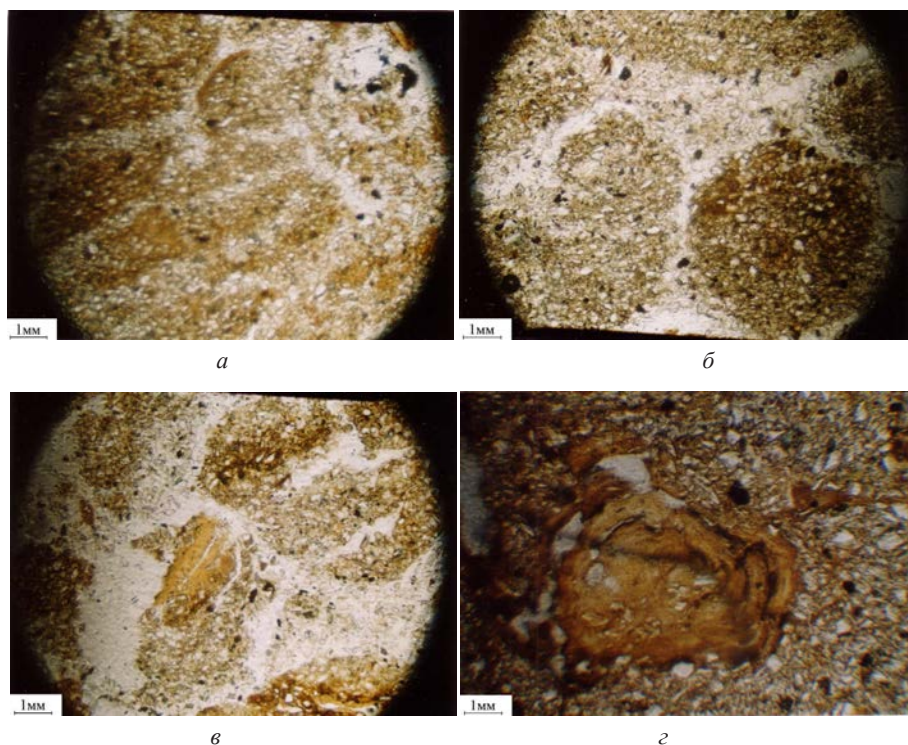


Рис. 1. Микростроение горизонтов глеезема криометаморфического: *а* – микростроение гор. Bg(G), пластинчатые агрегаты, субпараллельная микрослоистость; *б, в* – микростроение гор. CRM1, округлые агрегаты, фрагменты натеков; *з* – микростроение верхней части гор. CRM2, скорлуповатый натек в основе

### ***Криогенные процессы***

Криогенная переорганизация массы заметна в верхней части минеральной толщи в слабо развитом дерновом горизонте. Коагуляционное оструктурирование частиц происходит при участии гумуса, Fe, глин. Сближение и склеивание частиц цементирующими соединениями в ходе их ротации способствуют образованию округлых агрегатов, часто с пленками, формиру-

ющимися также в процессе криогенеза. Заметна деструкция органических остатков. Субгоризонтальное строение с пластинчатыми агрегатами в гор. Bg(G) образуется вследствие давления ледяных шлиров. Также хорошо выражены в этом горизонте признаки сортировки частиц, аккумуляции скелетных зерен в трещинах и на поверхности агрегатов, скопления, ориентации их в виде вертикальных и эллипсовидных форм. Изометричные агрегаты – ооиды с концентрическим внутренним строением в гор. CRM представляют собой наложение глины и оксидов Fe на частицы песка, конкреции. Механизм формирования – сегрегационно-коагуляционное оструктурирование частиц разного гранулометрического состава. Вследствие криогенной миграции осуществляется перенос вещества к верхней части профиля, из талой зоны в мерзлую в одностороннем порядке, поскольку многолетняя мерзлота в этих почвах – на глубине 2–3 м.

В глееземах криометаморфических преобладает ротационное агрегирование материала. Обломки глинистых кутан в гор. CRM могут свидетельствовать о трансформации криогенными процессами ранее сформированного иллювиально-глинистого или текстурного горизонта. Таким образом, следствием протекания криогенных процессов в почве являются: деструкция органических остатков, слоистая, сетчатая криогенная текстура и гранулярная структура, криогенная ориентация материала (кольца, скопления).

Субпараллельная микрослоеватость, линзовидные и тонкопластинчатые агрегаты, являющиеся следствием современного криогенеза (давление ледяных шлиров) в верхних горизонтах, сменяются на концентрическое строение ооидных агрегатов (результат палеокриогенеза) в нижних. Таким образом, в верхней части профиля почвы фиксируются относительно малоустойчивые криогенные признаки современного периода развития, стираемые при появлении тиксотропных свойств в определенные периоды, и унаследованные от более ранних периодов развития устойчивые черты криогенеза в нижней части профиля.

### *Химический состав структурных компонентов*

Анализ состава структурных компонентов почвы (табл. 3) показал, что относительное накопление  $\text{SiO}_2$  происходит во внутрипедной массе (ВПМ) гор. Bg(G), а снижение его содержания – в нижележащих горизонтах. Выявляется отчетливое элювиально-иллювиальное распределение  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  и CaO во внутрипедной массе почвы (накопление в гор. CRM, где обнаруживаются агрегаты с ожелезненным центром [16]). Сходный характер изменения, но слабее выраженный, проявляют  $\text{Al}_2\text{O}_3$  и MgO. Что касается валовых форм  $\text{R}_2\text{O}_3$  в скелетанах, картина распределения по профилю имеет обратный характер: накопление в гор. Bg(G) и уменьшение в гор. CRM. Очевидно, это связано с различным проявлением окислительно-восстановительных процессов в этих частях профиля или заметным участием Al-Fe-гумусового иллювиирования. Валовое содержание  $\text{SiO}_2$  и CaO в скелетанах повышено в

нижнем ярусе почвенного профиля (гор. CRM), тогда как изменение MgO выражено слабо. Таким образом, внутрипедная масса, блокируемая кутанами от выщелачивания и консервирующая свойства, четко отражает элювиально-иллювиальную дифференциацию профиля, сохранившуюся, очевидно, от среднеголоценового почвообразования.

Т а б л и ц а 3

**Валовый химический состав структурных компонентов почвы,  
% к прокаленной навеске (р. 4-2009)**

| Горизонт | Глубина, см | Структурный компонент | SiO <sub>2</sub> | Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | CaO  | MgO  | MnO  | K <sub>2</sub> O | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> | TiO <sub>2</sub> |
|----------|-------------|-----------------------|------------------|--------------------------------|--------------------------------|------|------|------|------------------|-------------------------------|------------------|
| Bg(G)    | 13–22       | Скелетаны             | 76,86            | 14,18                          | 3,46                           | 0,59 | 1,77 | 0,03 | 1,71             | 0,37                          | 0,97             |
|          |             | *ВПМ                  | 75,47            | 15,01                          | 3,88                           | 0,64 | 1,86 | 0,04 | 1,65             | 0,36                          | 1,02             |
|          | 22–38       | Скелетаны             | 76,27            | 13,78                          | 3,78                           | 0,71 | 2,45 | 0,04 | 1,96             | <0,1                          | 0,92             |
|          |             | ВПМ                   | 75,50            | 14,50                          | 3,54                           | 0,67 | 2,93 | 0,04 | 1,83             | –                             | 0,54             |
| CRM1     | 38–60       | Скелетаны             | 79,74            | 11,82                          | 2,80                           | 1,06 | 1,72 | 0,04 | 1,91             | –                             | 0,85             |
|          |             | ВПМ                   | 73,60            | 14,47                          | 5,17                           | 1,04 | 2,56 | 0,09 | 1,98             | –                             | 1,00             |
| CRM2     | 60–100      | Скелетаны             | 80,84            | 11,43                          | 2,40                           | 0,93 | 1,62 | 0,04 | 1,91             | –                             | 0,77             |
|          |             | ВПМ                   | 73,84            | 15,08                          | 4,39                           | 0,95 | 2,82 | 0,07 | 1,91             | –                             | 0,89             |
| BC       | 100–120     | Скелетаны             | 78,71            | 12,34                          | 3,09                           | 0,88 | 2,23 | 0,04 | 1,87             | –                             | 0,79             |
|          |             | ВПМ                   | 72,35            | 15,18                          | 4,98                           | 0,91 | 3,47 | 0,10 | 1,99             | –                             | 0,97             |

\* ВПМ – внутрипедная масса.

Анализ показал повышенное содержание в ВПМ форм Fe и Al, переходящих в вытяжки Тамма и Мера–Джексона, по сравнению со скелетанами (табл. 4). Оксалат- и дитионитрастворимые формы железа в составе скелетан в первую очередь аккумулируются в гор. Bg(G), в верхней части профиля, на поверхности агрегатов, а также в межпедных промежутках и внутрипедных порах, т.е. на путях миграции химических соединений. В составе ВПМ профильное распределение этих элементов аналогично. Содержание С в скелетанах приблизительно одинаковое с внутрипедной массой (в последней незначительно повышено). Профильное распределение С в почве, как в скелетанах, так и внутрипедной массе, характеризуется накоплением в гор. Bg(G) и резким уменьшением вниз по профилю, тогда как в целинной почве [16] аккумуляция также в верхней части, но его содержание более низкое, а падение с глубиной не столь резкое. Профильная дифференциация С скелетан как в целинной [16], так и освоенной почве сходна с дифференциацией оксалат- и дитионит-растворимых форм железа в этих компонентах, что может быть связано с образованием органо-минеральных комплексов, и отражает процесс Al-Fe-гумусового иллювиирования, или стадию единого макропроцесса – Al-Fe-гумусовой дифференциации почв [21]. В результате выветривания, разрушения неустойчивых Al-Fe силикатов под воздействием фульвокислот, миграции образовавшихся Al-Fe-гумусовых соединений

преимущественная аккумуляция их происходит в верхней части минеральной толщи. При промерзании почвы восходящая миграция к фронту промерзания растворенных веществ также способствует аккумуляции соединений в поверхностных горизонтах и криогенной коагуляции.

В процессе оглеения, сопровождающемся появлением морфохроматических признаков в гор. Bg(G) (серо-сизые и охристо-бурые пятна), происходит внутригоризонтное перераспределение Fe, которое выражается в сегрегации Fe в составе конкреций. Таким образом, анализ компонентов почвенной массы (ВПМ) отражает элювиально-иллювиальную дифференциацию профиля, происходившую на ранних этапах почвообразования, и процессы Al-Fe-гумусового иллювиования, а также оглеения, которые могут быть отнесены к тундровому этапу.

Т а б л и ц а 4

Содержание полуторных оксидов, С и N в структурных компонентах, %

| Гори-<br>зонт | Глуби-<br>на, см | Структур-<br>ный<br>компонент | Оксалатная вытяжка             |      |                                |      | Дитионитная<br>вытяжка Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> |      | C, % | C, % | N,%  |
|---------------|------------------|-------------------------------|--------------------------------|------|--------------------------------|------|-------------------------------------------------------|------|------|------|------|
|               |                  |                               | Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> |      | Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> |      |                                                       |      |      |      |      |
|               |                  |                               | *                              | **   | *                              | **   | *                                                     | **   |      |      |      |
| Bg(G)         | 13–38            | Скелетаны                     | –                              | 0,36 | –                              | 0,21 | –                                                     | 0,42 | –    | 2,10 | 0,14 |
|               |                  | ВПМ                           | 0,64                           | 0,58 | 0,02                           | 0,24 | 0,94                                                  | 0,54 | 0,64 | 2,20 | 0,16 |
| CRM1          | 38–60            | Скелетаны                     | 0,54                           | 0,32 | 0,02                           | 0,16 | 0,56                                                  | 0,37 | 1,10 | 0,49 | 0,06 |
|               |                  | ВПМ                           | 0,47                           | 0,37 | 0,13                           | 0,16 | 0,72                                                  | 0,48 | 0,42 | 0,51 | 0,07 |
| CRM2          | 60–80            | Скелетаны                     | 0,21                           | 0,17 | 0,01                           | 0,07 | 0,33                                                  | 0,34 | 0,35 | 0,22 | 0,02 |
|               |                  | ВПМ                           | 0,52                           | 0,24 | 0,41                           | 0,09 | 0,65                                                  | 0,44 | 0,36 | 0,25 | 0,03 |
|               | 80–100           | Скелетаны                     | 0,25                           | 0,16 | 0,05                           | 0,05 | 0,62                                                  | 0,26 | 0,42 | 0,18 | 0,02 |
|               |                  | ВПМ                           | –                              | 0,27 | –                              | 0,10 | –                                                     | 0,44 | 0,46 | 0,26 | 0,04 |
| BC            | 100–<br>140      | Скелетаны                     | –                              | 0,20 | –                              | 0,08 | –                                                     | 0,34 | –    | 0,17 | 0,02 |
|               |                  | ВПМ                           | –                              | 0,26 | –                              | 0,11 | –                                                     | 0,51 | –    | 0,22 | 0,03 |

\* Целинная почва [16]. \*\* Освоенная почва.

### Степень выветрелости профилей

Характер изменений валового химического состава генетических горизонтов этих почв [15, 16] соответствует резкой дифференциации морфологического профиля. В вертикальном распределении  $\text{SiO}_2$  общей массы почвы отмечается уменьшение содержания в нижней толще и накопление в верхнем ярусе, до 40 см. Содержание  $\text{R}_2\text{O}_3$ , CaO, MgO возрастает начиная с 40 см параллельно с накоплением ила, а в верхней части профиля наблюдается элювиальный минимум в гор. G.

Выполнены расчеты литохимического индекса CIA как показателя степени выветрелости и преобразования минеральной массы процессами почвообразования в верхнем и нижнем ярусах глееземов криометаморфических, формирующихся в аналогичных условиях (табл. 5). В менее выветрелой верхней части (до 40 см) значения CIA составляют 71–72, тогда как в нижней, где процессы почвообразования и выветривания протекали более активно,

величины CIA выше – 76–79. Аналогичным образом меняется в исследуемых почвах литохимический индекс ICV. Меньшие величины этого показателя (0,55–0,62) в ранее сформированной почве нижнего яруса, по сравнению с верхним (0,81–0,85), указывают на увеличение в них степени зрелости тонкой алюмосиликокластики, по сравнению с современной почвой. Интенсивность преобразования минеральной основы современными почвообразующими процессами под тундровыми растительными сообществами ограничивается глубиной 40 см. Глубже залегающие горизонты принадлежат ранее сформированной почве, сохранившей реликтовые свойства. Высказанные предположения подтверждают изменения значений CIA и ICV. Следовательно, исследуемые почвы представляют собой разновозрастные образования.

Т а б л и ц а 5

## Значения литохимических индексов в почвах

| Почва                                                                                                                 | Разрез       | Горизонт | Глубина, см | CIA* | ICV** |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|----------|-------------|------|-------|
| Тундровая поверхностно-глеевая (целина) Epistagni-Endogleic Luvisol (WRB)                                             | Site 1a [17] | B        | 14–46       | 71   | 0.78  |
|                                                                                                                       |              | Bt       | 46–89       | 72   | –     |
|                                                                                                                       |              | Btc      | 89–137      | 76   | 0.64  |
|                                                                                                                       |              | D1       | 137–158     | 79   | 0.55  |
|                                                                                                                       |              | D2       | 158–170     | 76   | 0.60  |
| Тундровая задернованная поверхностно-глеевая (сеяный луг); Epistagni-Gelic Cambisol (Epistagni-Gelic Luvisol?), (WRB) | Site 1c [17] | B1       | 20–38       | 71   | 0.75  |
|                                                                                                                       |              | B2       | 38–60       | 71   | 0.81  |
|                                                                                                                       |              | B3       | 60–100      | 75   | 0.62  |
|                                                                                                                       |              | BC1      | 100–140     | 75   | 0.70  |
| Тундровая поверхностно-глеевая (целина)                                                                               | p. 772 [15]  | G        | 19–29       | 71   | –     |
|                                                                                                                       |              | GB1      | 37–47       | 73   | 0.84  |
|                                                                                                                       |              | B1       | 68–78       | 73   | 0.82  |
|                                                                                                                       |              | B2       | 84–94       | 74   | 0.82  |
|                                                                                                                       |              |          | 100–110     | 74   | 0.82  |
| Тундровая задернованная поверхностно-глеевая (сеяный луг)                                                             | p. 7813 [15] | Адер     | 10–16       | 71   | –     |
|                                                                                                                       |              | G        | 16–26       | 71   | 0.85  |
|                                                                                                                       |              | GB1      | 30–40       | 72   | –     |
|                                                                                                                       |              | B1       | 46–56       | 72   | –     |
|                                                                                                                       |              | BCg      | 63–73       | 75   | 0.84  |
|                                                                                                                       |              |          | 80–90       | 76   | 0.83  |

\* CIA – литохимический индекс степени выветрелости литоматрицы. \*\* ICV – литохимический индекс степени зрелости тонкой алюмосиликокластики.

Реликтовость нижнего яруса профиля, подтверждаемая нахождением гумусовых педореликтов (рис. 2), которые обнаруживались и на более ранних

этапах исследований [22], свидетельствует о прерывистом характере эволюции, подверженности почв денудации и погребению. В результате ранее сформированная почва выступает в роли почвообразующей породы. Индикационно-геохимический анализ почв показывает, что в экстремально суровые кризисные периоды (SB) происходила смена этапов почвообразования.

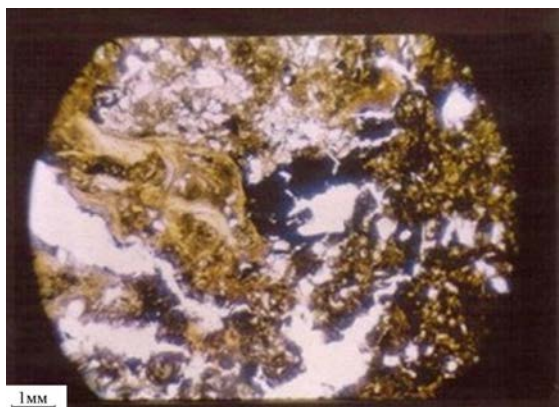


Рис. 2. Микростроение гор. CRM, фрагменты гумусовых педореликтов и глинистых натеков

### ***Текстурная дифференциация почв***

В автоморфных ландшафтах юга центральной части Большеземельской тундры обнаружены текстурно-криометаморфические почвы [6], ранее не выделяемые в классификации [2].

В глееземах криометаморфических юго-востока Большеземельской тундры текстурный горизонт выявляется не только при смене отложений легко-го-среднего состава на тяжелый, происходящей глубже 60 см, но и выше, под гор. CRM. Коэффициент дифференциации ила в разрезе 175 [16], заложенном на склоне увала Нерусовой-Мусюр, составляет 2,6 в среднем суглинке на глубине 42–52 см. Текстуры горизонты тундровых почв отличаются от таковых почв таежной зоны: агрегаты угловато-овальные, угловато-округлые, фрагменты глинистых кутан или глинистые окатыши в межагрегатных промежутках. Согласно В.Д. Тонконогову (2010) [23], механизм формирования текстурной дифференциации включает не только лессиваж, но и селективное оподзоливание, и связан с историей ландшафтов, прошлых этапов почвообразования.

Таким образом, использование комплексного подхода к изучению почв, включающего анализ структурной организации и дифференциации продуктов функционирования, выявление процессов крио- и педогенеза, литохимический метод определения степени выветрелости профиля, анализ гумусовых педореликтов, позволило установить, что исследуемые почвы представляют собой разновозрастные образования в однотипном, на первый

взгляд, профиле. Глинистые кутаны (обломки) в нижней части профиля свидетельствуют о реликтовой текстурной дифференциации почв, предположительно в позднеатлантический период голоцена, а криогенный структурный метаморфизм с образованием гор. CRM и разрушение кутанного комплекса являются следствием резкого похолодания в суббореальный период. Согласно полученным результатам, почвы с текстурным и криометаморфическим горизонтами в профиле могут быть отнесены к типу текстурно-криометаморфических глееватых отдела текстурно-дифференцированных почв, что не отражено в «Классификации почв России» [2].

### Выводы

На основании исследований показана полигенетичность глееземов криометаморфических.

Формирование верхней части профилей является следствием как современного криогенеза (специфическая криогенная организация, обусловленная склеиванием частиц в ходе ротации, а также давлением ледяных шпиров и сегрегационно-коагуляционным оструктурированием), так и почвенных процессов тундрового этапа почвообразования (оглеение, Al-Fe-гумусовое иллювиирование, биохимическая трансформация и внутрипрофильная миграция подвижных органических кислот).

Нижележащие горизонты принадлежат ранее сформированной почве, сохраняющей реликтовые свойства (обломки глинистых натек, педореликты) и отражающей более высокую степень зрелости и выветрелости согласно результатам индикационно-геохимического анализа.

Анализ внутриагрегатной массы, консервирующей свойства под защитой песчано-пылеватых кутан, отражает элювиально-иллювиальную дифференциацию, унаследованную от таежной стадии почвообразования.

В качестве диагностических критериев полигенетичности почв криолитозоны предлагаются следующие:

- а) структурная организация почв и дифференциация кутанного комплекса;
- б) признаки криогенеза;
- в) современные и унаследованные педогенные процессы;
- г) гумусовые педореликты, обломки глинистых натек;
- д) интенсивность преобразования литоматрицы.

Предлагается выделение нового типа текстурно-криометаморфических глееватых почв отдела текстурно-дифференцированных, не отраженных в «Классификации почв России» 2004 г. [2].

### Литература

1. *Память почв: Почва как память биосферно-геосферно-антропогенных взаимодействий* / под ред. В.О. Таргульян, С.В. Горячкина. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. 692 с.
2. *Классификация и диагностика почв России*. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.

3. Государственная почвенная карта России м-ба 1: 1000000. 1998. Объяснительная записка к листу Q-41 (Воркута). Сыктывкар, 2010. 83 с.
4. Таргульян В.О., Тонконогов В.Д., Александровский А.Л. Гипотеза голоценовой эволюции почв Восточно-Европейской равнины // Научные основы рационального использования и повышения плодородия почв. Ростов н/Д, 1978. С. 6–10.
5. Игнатенко И.В. Почвы восточно-европейской тундры и лесотундры. М. : Наука, 1979. 278 с.
6. Горячкин С.В. Почвенный покров Севера. М. : ГЕОС, 2010. 414 с.
7. Суходоровский В.Л., Вильчек Г.Е. Естественное развитие геосистем Тазовского полуострова // Известия РАН. Сер. геогр. 1993. № 1. С. 104–110.
8. Турсина Т.В. Микроморфологическая диагностика полигенетичности почв // Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева. М., 1990. С. 144–149.
9. Турсина Т.В., Морозова Т.Д. Основные этапы развития микроморфологии почв в России // Почвоведение. 2011. № 7. С. 878–893.
10. Дюкарев А.Т., Пологова Н.Н. Особенности почвообразования в таежной зоне Западной Сибири // Почвоведение. 2009. № 2. С. 189–197.
11. Дюкарев А.Т., Пологова Н.Н. Почвы Васюганской равнины со сложным органопротилем // Почвоведение. 2011. № 5. С. 525–538.
12. Дюкарев А.Т., Пологова Н.Н. Почвы Обь-Томского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 3(15). С. 16–37.
13. Елизарова Т.Н., Дитц Л.Ю., Сысо А.И. и др. Современные и реликтовые свойства почв лесостепных ландшафтов Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2005. № 5. С. 871–883.
14. Oberman N.G., Mazhitova G.G. Permafrost mapping of Northeast European Russia based on the period of climatic warming 1970–1995 // Norsk Geografisk Tidsskrift. Norwegian Journal of Geography. 2003. Vol. 57, № 2. P. 111–120.
15. Стенина Т.А., Кононенко А.В., Цыпанова А.Н. Влияние сельскохозяйственного освоения на свойства тундровых почв // Почвоведение. 1981. № 2. С. 92–104.
16. Слобода А.В. Профильная и внутригоризонтная дифференциация веществ в поверхностно-глеевой суглинистой почве кустарниковой тундры // Почвоведение. 1980. № 1. С. 33–43.
17. Trans-Ural Polar Tour. Guidebook. Syktyvkar, 2004. 54 p.
18. Ковда В.А. Основы учения о почвах. М. : Наука, 1973. Кн. I. 448 с.; Кн. II. 468 с.
19. Гаджиев И.М. Эволюция почв южной тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1982. 279 с.
20. Сысо А.И. Закономерности распределения химических элементов в почвообразующих породах и почвах Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2007. 277 с.
21. Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Основные горизонто- и профилеобразующие процессы в почвах России // Почвообразующие процессы. М. : Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2006. С. 13–39.
22. Иванова Е.Н., Польшцева О.А. Почвы европейских тундр // Труды Коми филиала АН СССР. Сер. геогр. 1952. Вып. 1. С. 73–122.
23. Тонконогов В.Д. Автоморфное почвообразование в тундровой и таежной зонах Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнины. М. : Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2010. 304 с.

Поступила в редакцию 13.06.2012 г.

Galina V. Rusanova, Olga V. Shakhtarova

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

The study was supported through «Soil genesis in Cryolithozone of the European North-East on Abrupt Climate & Human-induced impact» №12-T-4-1004 project of “Environmental status and dynamic forecast on fast global and regional natural and socio-economic change” RAS Program

## **STRUCTURAL ORGANIZATION AND MATTER DIFFERENTIATION OF BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA SOUTH-EAST AUTOMORPHIC SOILS**

*The detailed studies on automorphic loamy soils of the European North-East of Russia using up-to-date methods and approaches allowed tracing interdependence between soil structure components and between characters and sequence of their changes in time as well as differentiating between recent and inherited features and transforming them during cryopedogenesis. The soils were identified for two stages of pedogenesis. The stages were isolated on the basis of morphologic features (structural organization and differentiation of cutan complex), humus pedorelics, recent and inherited pedogenesis and cryogenesis processes and the intensity of lithomatrix transformation. Top soil has signs of recent cryogenic evolution phase. Middle and low soil went through the taiga soil formation stage diagnosable by fragments of clay cutans and buried humus horizon, high intensity of lithomatrix transformation. Cryogenic structural metamorphism of middle and low soil and deformation of cutan complex are aftereffects of a sudden temperature drop in the subboreal period of Holocene that caused a burial of middle-Holocene texturally-differentiated soil.*

*The analysis of sand-silty cutans on recent migration ways of solutions diagnoses Al-Fe-humus illuviation process and conserving properties matter within aggregate reflect an eluvial-illuvial differentiation which is inherited from the taiga soil formation stage. Study of evolution, genesis, structural organization, differentiation of functioning products, high intensity of lithomatrix transformation and humus pedorelics occurring in the south tundra subzone allowed to identify a combination of recent and inherited features connected with changes in bioclimatic factors in Holocene and human-induced impact. Diagnostic criteria of polygenetic soil genesis are offered.*

**Key words:** Gleezems; pedogenic processes; inherited signs.

*Received June 13, 2012*

## БОТАНИКА

УДК 582.542.58.845(57)  
doi: 10.17223/19988591/19/3

П.Д. Гудкова, М.В. Олонова

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

### МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ АБАКСИАЛЬНОЙ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *Stipa* L.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00637а).

Результаты исследования представлены на Международной молодежной конференции «Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы» в рамках Фестиваля науки в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 14.741.12.0366).

*Приведен результат исследования микроморфологических признаков листовой пластинки на сканирующем электронном микроскопе для 15 видов рода *Stipa* L., распространенных на территории Сибири. Описана структура поверхности листовых пластинок, выделены таксономически значимые признаки. Большинство анатомических признаков остается постоянным на секционном уровне. Некоторые из них (характер трихом) могут использоваться в качестве дополнительных при определении ковылей, особенно в фазе вегетации.*

**Ключевые слова:** *Stipa* L.; анатомия растений; электронная микроскопия; Сибирь.

### Введение

Представители рода *Stipa* L. играют большую роль в сложении растительного покрова, являясь эдификаторами и доминантами степных сообществ от Дуная до Восточного Хингана, от равнинных степей до высокогорных злаковых фитоценозов Центральной Азии. На территории Сибири род *Stipa* насчитывает по разным оценкам от 19 [1] до 22 [2] видов. М.Н. Ломоносова [3] приводит во «Флоре Сибири» 21 вид. Количественные различия на первый взгляд незначительные, но видовой состав различается весьма существенно. При этом до сих пор нет единого мнения об объеме и границах не только некоторых видов, но и границы рода в целом до сих пор вызывают дискуссии. Сложности систематики ковылей, как и других злаков, обусловлены чрезвычайно однообразным строением как вегетативных, так и репродуктивных органов. Вследствие этого число признаков, используемых в систематике ковылей, очень ограничено. С одной стороны, это затрудняет разграничение отдельных видов,

а с другой – установление родственных отношений, выявление филетических линий. В связи с этим поиск дополнительных систематических признаков приобретает большое значение и исследование микроморфологической структуры различных органов представляется весьма интересным и перспективным.

К настоящему времени накоплен большой опыт изучения анатомического строения злаков и использования признаков микроструктуры в систематике [4–10 и др.]. Исследование эпидермы листовой пластинки [11–15 и др.] и цветковых чешуй [16–22 и др.] подтвердило значение этих признаков не только для систематики, но и для палеоботанических исследований [23, 24].

Общеизвестно, что наиболее ценными для систематики являются признаки репродуктивных органов, поскольку они более детерминированы генетически и менее подвержены влиянию факторов окружающей среды. Тем не менее и признаки вегетативных органов, в частности листовой пластинки, достаточно широко используются в систематике, поскольку некоторые из них отличаются постоянством, а главное – позволяют определить растения в вегетативном состоянии [25–29].

Поскольку род *Stipa* s.l. распространен довольно широко, особенно в аридных областях, немало работ было посвящено исследованию анатомического строения как собственно *Stipa* s.str. [30–35], так и близких родов – *Achnatherum* Beauv., *Nasella* (Trin.) E.Desv. и *Jarava* Ruiz et Pav. [36–38], но сибирские ковыли в анатомическом отношении остаются изученными совершенно не достаточно [39, 40].

Известно, что большинство злаков имеют своеобразное, дифференцированное строение абаксиальной эпидермы: область над жилками существенно отличается по строению от области между жилками, и обычно их характеризуют отдельно [10]. У ковылей отмечается как дифференцированное строение эпидермы, так и недифференцированное. Последнее образуется тогда, когда склеренхимная обкладка размещается не только при пучках, а образует сплошной слой под эпидермой [9, 10]. В строении абаксиальной эпидермы листа злаков выделяется несколько типов клеток. Наиболее специализированные – замыкающие клетки устьиц, которые обычно сопровождаются побочными клетками, а также длинные и короткие покровные клетки и различного вида трихомы – шипики, щетинки и волоски [6, 8]. Длинные клетки – преобладающий элемент эпидермы. К ним принято относить вытянутые вдоль оси листа (или другого органа) клетки, длина которых более чем в два раза превышает их ширину [41]. Они могут располагаться как в области над жилками, так и между жилками. При этом длинные клетки над проводящими пучками и между ними могут существенно различаться по размерам, форме и степени извилистости антиклинальных стенок. Короткие клетки в целом изодиаметричны. Среди них принято различать пробковые, стенки которых пропитаны суберином, и окремнелые клетки, которые имеют важное систематическое значение. У злаков окремнелые и опробковевшие клетки нередко чередуются с длинными клетками [34, 42]. Основными признаками

эпидермы абаксиальной поверхности, имеющими систематическое значение у ковылей и близких родов, считаются форма, размеры, распределение коротких клеток и трихом, длина и форма антиклинальных стенок длинных клеток, наличие или отсутствие устьиц и форма побочных клеток [6].

Цель данной работы – изучить анатомическое строение листовой пластинки и возможности использования анатомических признаков для диагностики сибирских ковылей.

### Материалы и методики исследования

Работа выполнялась на материалах коллекций, хранящихся в Гербарии им. Крылова Томского государственного университета (ТК), в том числе определенных признанным специалистом по ковылям П.А. Смирновым, а также на материалах, собранных авторами на территории Южной Сибири. Объектами исследования послужили листовые пластинки 15 видов ковылей.

***S. capillata***: Сибирь. Битневский р-н, окр. с. Татчиха. Юго-восточный склон, 17.08.1930, Салыкова, Кайдарич\*; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Соленое, каменистая степь, 24.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Алтайский край, Родинский район, окр. с. Степное, 19.07.2009, Гудкова П.Д. ***S. grandis***: Енисейская губ., Минусинск, Абаканская Инородная управа, окр. оз. Фыркаль, щебнистый склон, 19.07.1910, Титов В.С.\*; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Хан-Куль, каменистый склон, 24.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Тус, 20.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И. ***S. consanguinea***: Республика Алтай. Чуйские белки, р. Себистей, приток Коккузека, сухие склоны, 07.08.1911, Сапожников В.В. ***S. korshinskyi***: Акмолинская губ., Кокчетавск, около с. Федоровки, степной луг, 10.07.1926, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П. ***S. krylovii***: Республика Хакасия, Ирбитский р-н, 6 км от Ирбитского в сторону Туманного, разнотравно-злаковый луг, 21.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, окр. с. Пуланколь, 22.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, восточная оконечность хр. Малый Саксыр, 23.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И. ***S. lessingiana***: Алтайский край, Угловский р-н, окр. д. Павловка, 31.05.1946, Вандакурова Е. ***S. orientalis***: Алтай, с. Онгудай, южный склон по реке Урсулу, 26.07.1901, Крылов П.Н. ***S. kirghisorum***: Алтай, между Большим Нарымским и Красноярским на Иртыше, 4.05.1901, Крылов П.Н.\* ***S. dasyphylla***: Западно-Сибирский край, Предгорье северного Алтая. Солонешенский р-н, с. Черемшанка, залежь, 1.07.1931, Баканач Е., Кайдарина З. ***S. pennata***: Бийский округ, Быстро-Истокский р-н, окр. с. Паутово, урочище Берсень, 30.06.1930, Ко-

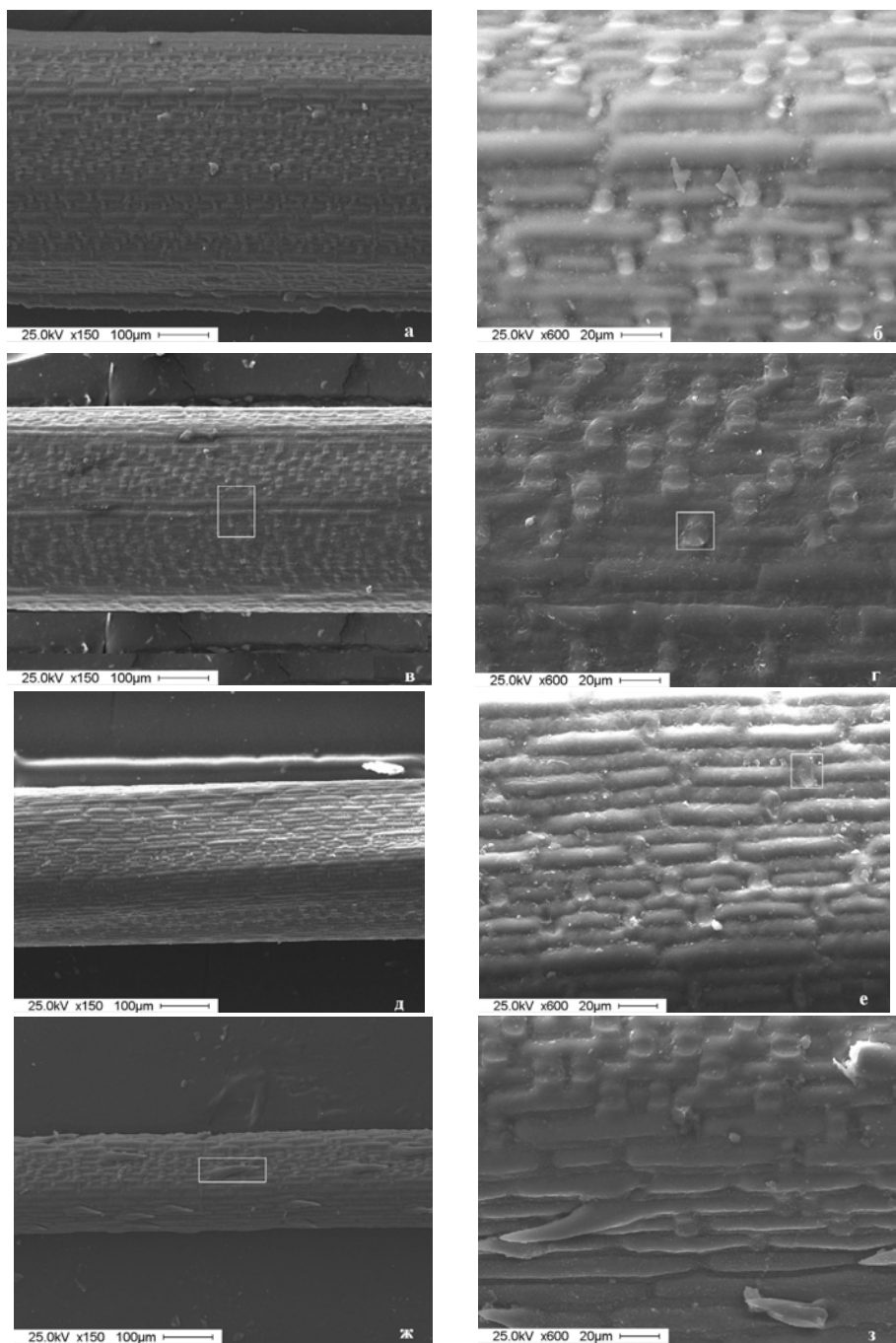


Рис. 1. Фрагмент абаксиальной листовой пластинки: а, б – *Stipa capillata*; в (выделены зоны над жилками и между жилками); в (выделена короткая клетка округлой формы) – *S. grandis*; д, е (выделена короткая клетка бобовидной формы) – *S. consanguinea* (выделена щетинка); ж – *S. korshinskyi*

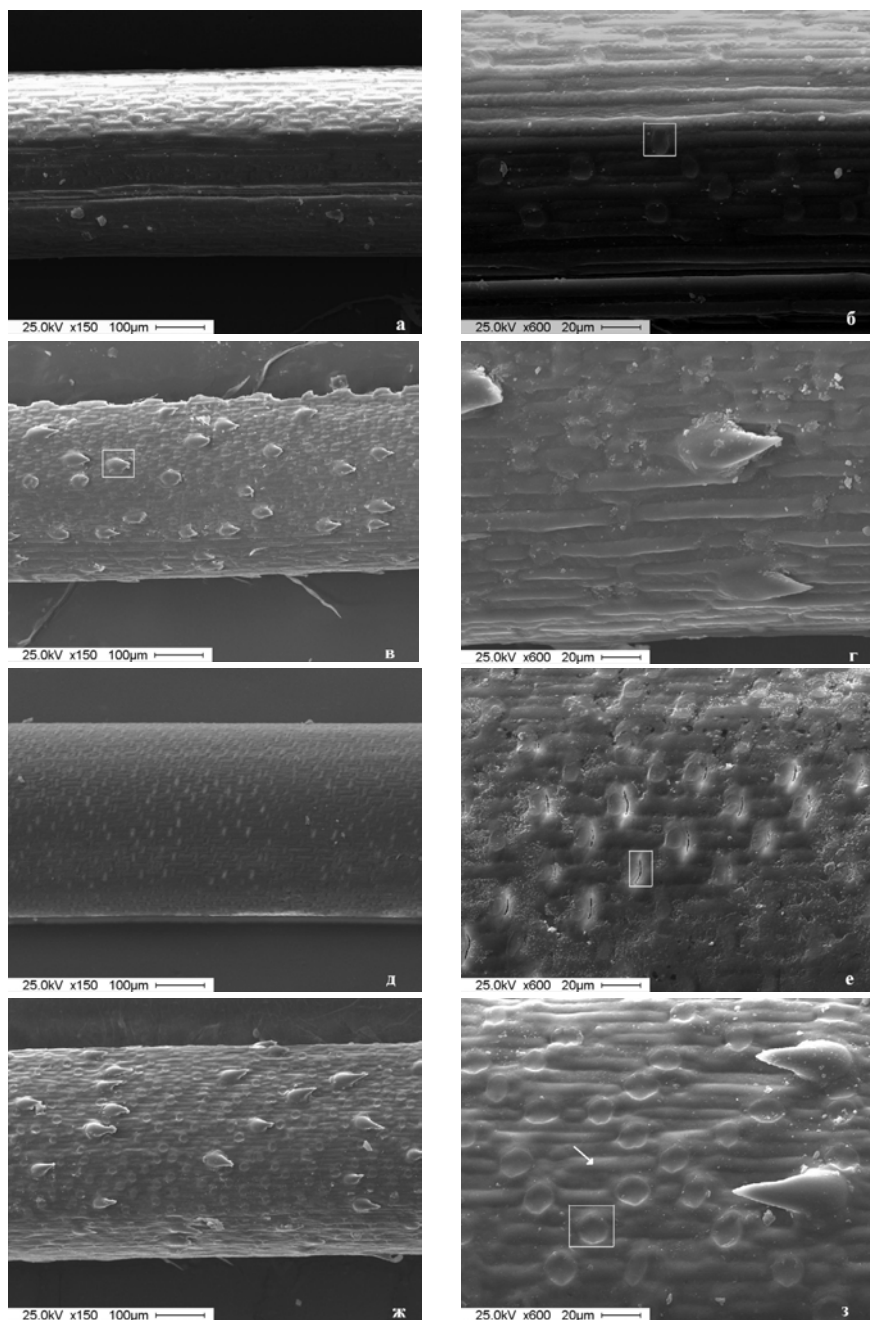


Рис. 2. Фрагмент абаксиальной листовой пластинки: а, б (выделена короткая клетка эллиптической формы) – *Stipa krylovii*, в (выделен шипик); г – *S. lessingiana*; д, е (выделен прорыв слоя кутикулы короткой клеткой) – *S. orientalis*; ж, з (стрелкой показана длинная клетка, рамкой выделена короткая клетка округлой формы) – *S. kirghisorum*

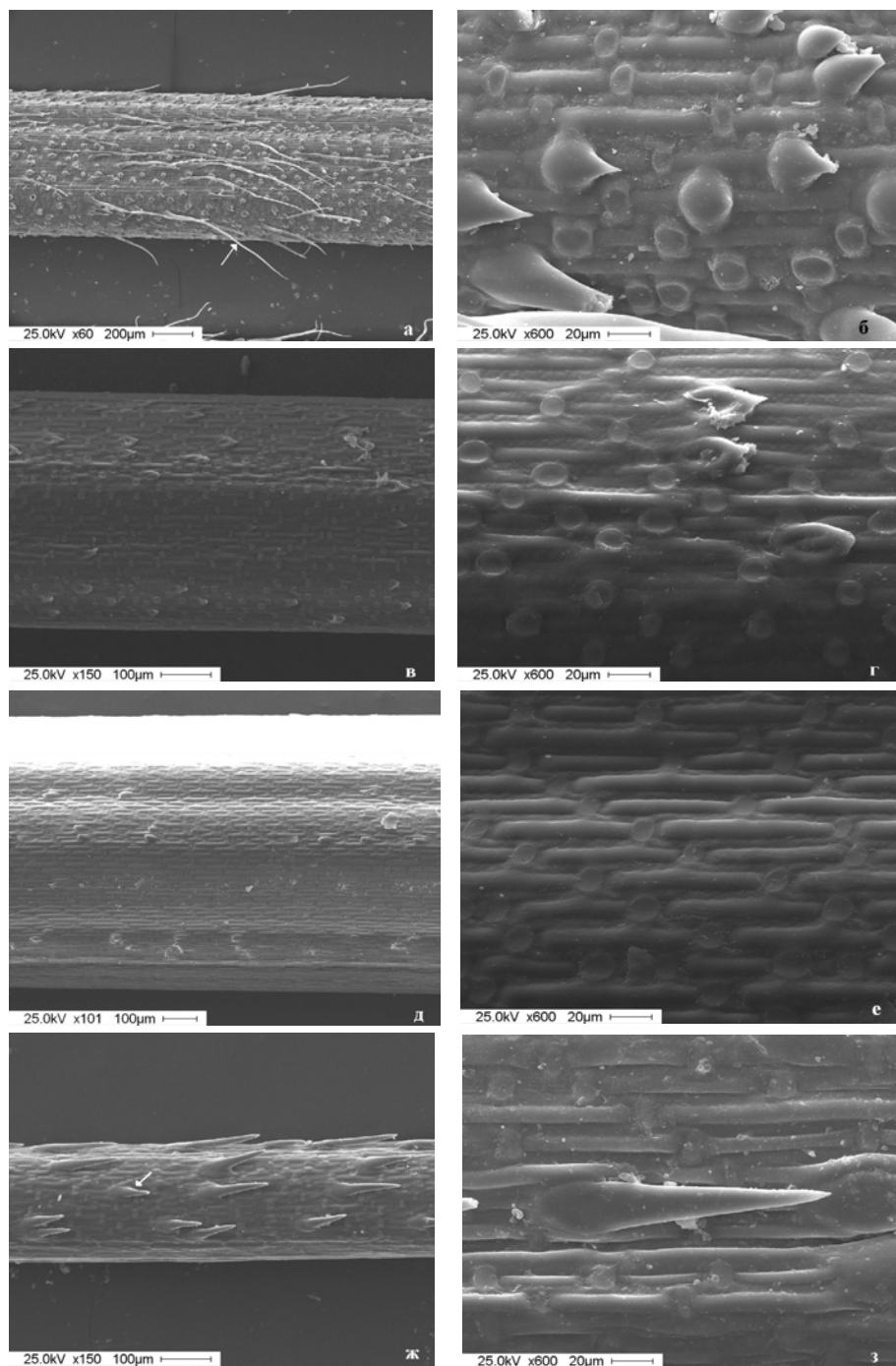


Рис. 3. Фрагмент абаксиальной листовой пластинки: а, б – *Stipa dasyphylla*; в, г – *S. pennata*; д, е – *S. borysthonica*; ж (стрелкой показана щетинка), з – *S. tirsia*

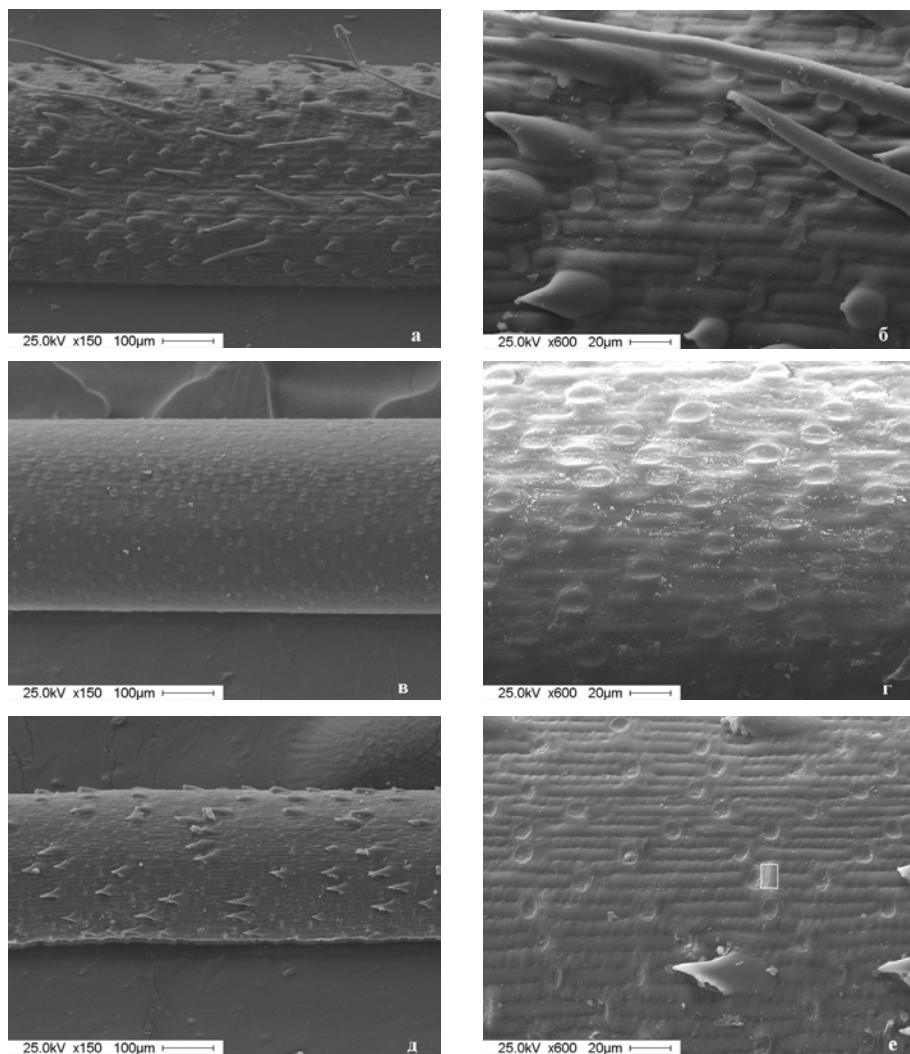


Рис. 4. Фрагмент абаксиальной листовой пластинки: а, б – *Stipa zalesskii*; в, г – *S. klemenzii*; д, е (выделен прорыв слоя кутикулы короткой клеткой) – *S. glareosa*

локольников Л.; Алтай, с. Катанда, бер. р. Катунь, 26.05.1897, Сапожников В.В.; Алтайский край, Третьяковский р-н, 4 км к востоку от с. Плоское, луговая закустаренная степь, 6.06.2008, Гудкова П.Д., Куприянов А.Н., Эбель А.Л., Доронькин В.М. *S. borysthena*: Алтайский край, окр. оз. Телецкого, долина р. Юрбута, правый приток Уймена, 23.05.1909, Сычинский Г. *S. tirsia*: Оренбургская губ., окр. Кочердыка, 5.08.1926, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П. *S. zalesskii*: Акмолинская губ., Кокчетавск, между Воскресенским и Грачевкой, разнотравно-степной луг, 7.07.1926, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П.; Омск, окр. между Белоусовским и Степановским, целинная степь,

3.07.1927, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П.; Алтайский край, Третьяковский р-н, Аринкин курган, каменистый склон, 8.06.2008, Гудкова П.Д., Куприянов А.Н., Эбель А.Л., Доронькин В.М. *S. klemenzii*: Бурятская АССР. Джойский р-н, Урочище Дырестуй, шлейф сопки, 2.08.1966, Решиков Н.А. *S. glareosa* Алтай, Чуйская степь, окр. Кош-Агача, пустынно-галечниковая степь, 6.07.1932, Буторина Т.\* (\* Экземпляры определены П.А. Смирновым).

Исследования проводились в Томском материаловедческом центре коллективного пользования при Томском государственном университете. Для исследования из средней части листовой пластинки второго сверху листа побега возобновления брали фрагмент длиной 1 см. Фрагменты листьев фиксировали на двустороннем канцелярском скотче. Препараты изучали на растровом электронном микроскопе «Philips SEM 515» (Голландия). Для уменьшения влияния заряда их обрабатывали серебром методом термического напыления в вакууме. Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 25 кВ. Определение размера и формы клеток проводили при увеличении в 600 раз, а исследование общего характера поверхности листовых пластинок у большинства образцов – при увеличении в 150 раз. *Stipa borysthenica* Klok. и *S. dasyphylla* (Lindem) Trautv., имеющие сравнительно более широкие листовые пластинки, исследовались при увеличении соответственно в 100 и 60 раз. Измерения длинных клеток проводились в семи полях зрения, не менее 20 клеток каждого вида, с помощью программы SIAMS. Статистические подсчеты проводились с использованием пакета StatSoft STATISTICA 7.0. При описании препаратов использовалась терминология, предложенная Metcalfe [6] и Ellis [10].

### Результаты исследования и обсуждение

Проведенные исследования показали, что у сибирских ковылей встречается как дифференцированное (рис. 1, а–з; 2, а, в), так и недифференцированное строение эпидермы, когда область над жилками анатомически сходна с областью между жилками (рис. 2, д–ж; 3, а–з; 4, а–з). Это хорошо согласуется с наблюдениями Clifford, Watson [9] и Ellis [10], что данный признак коррелирует со степенью развития склеренхимы. У *S. capillata* L., *S. grandis* P. Smirnov, *S. consanguinea* Trin., *S. korshinskyi* Roshev и *S. krylovii* Roshev, принадлежащих секции *Leiostipa*, и *S. lessingiana*, принадлежащей секции *Barbatae* Jung., имеющих дифференцированное строение эпидермы, было отмечено развитие склеренхимы только при проводящих пучках и по краям листовой пластинки [32, 39, 40]. У всех исследованных видов секций *Smirnovia* Tzvel., *Barbatae* (за исключением *S. lessingiana*) и *Stipa* эпидерма не была дифференцирована.

У отдельных видов – *S. lessingiana*, *S. tirsia* Steven, *S. zalesskii* Wilensky и *S. klemenzii* Roshev. – на поверхности клеток был обнаружен эпикутикулярный воск.

Ни у одного из исследованных образцов на абаксиальной стороне листовой пластинки не были обнаружены устьица.

Поскольку длинные клетки являются основным структурным элементом эпидермы, они были отмечены у всех исследованных видов и имели форму в разной степени вытянутых прямоугольников с закругленными углами. У видов с дифференцированным типом эпидермы длинные клетки, располагающиеся над жилками, были в целом короче, чем клетки между жилками. При этом длина клеток над жилками довольно сильно варьировала как внутри видов, так и между видами (рис. 5). В среднем наиболее короткие клетки были отмечены у *S. orientalis* Trin., *S. kirghisorum* P. Smirnov, *S. glareosa* P. Smirnov и *S. dasyphylla*.

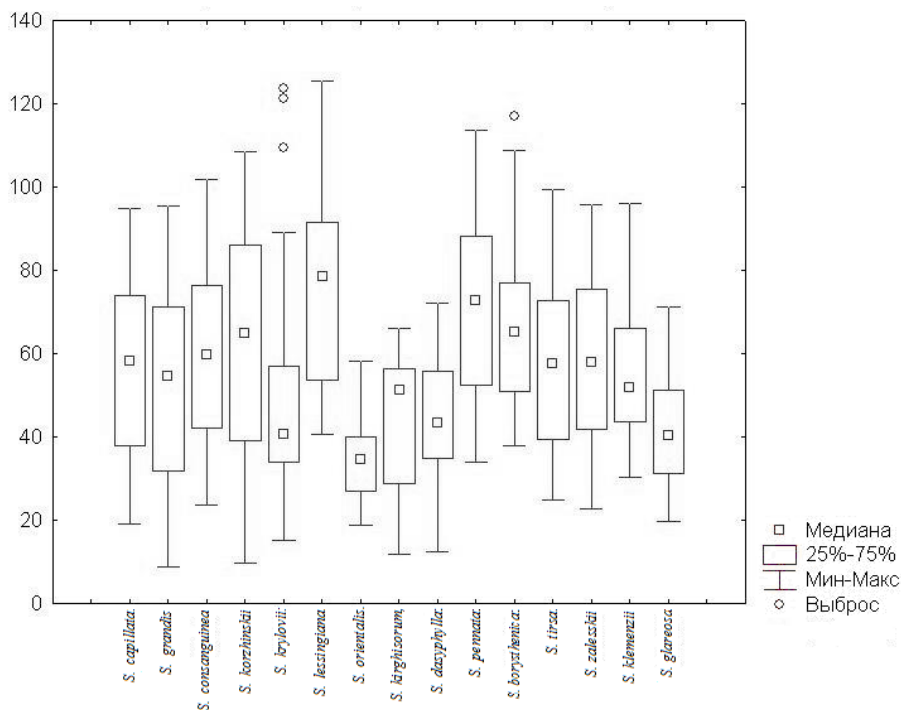


Рис. 5. Изменчивость длинных клеток 15 видов ковылей: ось I (ось абсцисс) – длина клетки; II (ось ординат) – вид

Степень извилистости антиклинальных стенок длинных клеток также варьирует у разных видов от слабоизвилистой (рис. 1, б, з; 2, з; 3, з; 4, з) до извилистой (рис. 1, г, е; 2, б, е, з; 3, б, г, е; 4, б, е). Данный признак оставался постоянным в пределах, по крайней мере, одного препарата, что согласуется с наблюдениями М. Barkworth [34].

У *S. orientalis*, *S. dasyphylla* и *S. borysthénica* антиклинальные стенки не приподняты относительно периклинальных (рис. 2, д; 3, а, д), поэтому ре-

льефность поверхности листовой пластинки была относительно слабо выражена. Остальные образцы имели рельефную поверхность.

Короткие округлые изодиаметрические клетки были обнаружены у всех исследованных образцов. У отдельных видов наряду с округлыми клетками присутствовали эллиптические (рис. 1, б, г, е, з; 2, б, г, е, з; 3, б, г), узкоэллиптические (рис. 2, е, з; 4, е) и даже бобовидные короткие клетки (рис. 3, б, е, з; 4, б). У *S. orientalis* и *S. glareosa* короткие окремнелые клетки прорывают сплошной кутикулярный слой (рис. 2, е; 4, е); у всех остальных исследованных видов этого не наблюдалось. Периклинальные стенки коротких клеток могут быть приподняты относительно окружающих их длинных клеток (рис. 1, г, з; 2, е; 3, б, г; 4, б, г) или находиться ниже их уровня (рис. 1, б, е; 2, б, г, з; 3, е, з; 4, е).

Отмеченные у исследованных видов трихомы можно отнести к 4 типам: короткие волоски (рис. 4, а), длинные волоски (рис. 3, а), щетинки (рис. 3, ж) и шипики (рис. 2, в). Под волосками понимаются различной длины гибкие одноклеточные структуры. Щетинки – более жесткие и короткие структуры, направленные вдоль оси органа (рис. 3, ж). Шипики – еще более короткие и жесткие, со вздутым, нередко удлинненным основанием. Наличие, распределение и частота трихом не одинаковы внутри секций, но достаточно стабильны внутри отдельных видов. Исследованные виды различаются по типам, длине и густоте трихом, при этом у ряда видов (*S. grandis*, *S. consanguinea*, *S. krylovii*, *S. orientalis* и *S. klemenzi*) они не выражены вообще (рис. 1, в, д; 2, а, д; 4, в). Трихомы *S. korshinskyi*, *S. tirsia* и *S. kirghisorum* представлены щетинками, полуприлегающими к поверхности листовой пластинки. Для *S. capillata*, *S. lessingiana*, *S. pennata* L., *S. borysthena*, *S. glareosa* (рис. 1, а; 2, в; 3, в, д; 4, д) характерны только шипики, при этом у *S. borysthena* они такие короткие, что, возможно, правильнее было бы отнести их к бугоркам. Необычные сплюснутые шипики были отмечены у одного из образцов *S. pennata*, и эти образцы требуют дальнейшего, более детального изучения. Неоднородность этого вида была нами отмечена и при статистическом исследовании макроморфологических признаков [43]. Наиболее разнообразными оказались трихомы у *S. dasyphylla* и *S. zalesskii* (рис. 3, а; 4, а). У них были отмечены и шипики, и щетинки, и волоски, но у первого из них волоски густые и длинные, хорошо заметные невооруженным глазом, в то время как у второго они значительно короче и заметны только при увеличении.

### Заключение

Проведенные исследования микроморфологических признаков листовой пластинки сибирских ковылей показали, что степень однородности в расположении структур эпидермы (отличия структуры эпидермы над жилками и между ними) как систематический признак имеет секционное значение. Дифференцированное строение эпидермы наблюдается только у видов секции *Leiostipa* и *S. lessingiana*, принадлежащей секции *Barbatae*.

Выявленные различия в анатомическом строении между *S. lessingiana* и остальными видами секции *Barbatae* могут служить дополнительным аргументом в пользу предложенного Н.Н. Цвелевым [44] выделения этого вида в отдельную секцию *Subbarbatae* Tzvel. на основании признаков макроморфологического строения.

Характер трихом на листовой пластинке может служить дополнительным диагностическим признаком для определения в вегетативном состоянии.

Исследования показали неоднородность анатомической структуры *S. pen-nata* и необходимость ее дальнейшего изучения на популяционном уровне.

Авторы выражают искреннюю благодарность заведующей гербарием им. П.Н. Крылова проф. И.И. Гуреевой за возможность работы с коллекциями, Prof. M.E. Barkworth – за ценные советы, А.В. Козловой – за подготовку препаратов и визуализацию изображения на электронном микроскопе, А.А. Кузнецову – за организацию лабораторных исследований.

### Литература

1. Цвелев Н.Н. *Stipa* L. // Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. С. 567–595.
2. Рожевиц Р.Ю. *Stipa* L. // Флора СССР : в 30 т. М.; Л. : Академия наук СССР, 1934. Т. 2. С. 79–112.
3. Ломоносова М.Н. *Stipa* L. // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2. С. 222–230.
4. Prat H. L'Épiderme des Graminées. Etude anatomique et systematique // Annual science Natural Botanical. 1932. Ser. 10, № 14. P. 117–324.
5. Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette. (Chicago). 1958. Vol. 119, № 3. P. 170–178.
6. Metcalfe C.R. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Oxford : Clarendon Press, 1960. 731 p.
7. Мирославов Е.А. Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков // Ботанический журнал. 1962. Т. 47, № 9. С. 1339–1342.
8. Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л. : Наука, 1974. 184 с.
9. Clifford H.T., Watson L. Identifying grasses. Data, methods and illustrating. Brisbane : Queensland University Press, 1977. 146 p.
10. Ellis R.P. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view // Bothalia. 1979. Vol. 12. P. 641–671.
11. Константинова А.Г. Анатомічні особливості деяких видів р. тонконіг (*Poa* L.) української флори // Украинский ботанический журнал. 1960. Т. 17, № 1. С. 51–58.
12. Николаевский В.Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 10. С. 1442–1450.
13. Vignal Ch. Contribution a l'étude histologique de: *Parapholis incurva* (L.) C.E. Hubb., *Parapholis filliformis* (Roth.) C.E. Hubb., *Hainardia cylindrica* (Willd.) W. Greuter et *Psi-lurus incurvus* (Gouvan) Schinz et Thell. // Revue de Biologie mediterraneenne. 1979. T. 6, № 1. P. 3–18.
14. Vignal C. Étude phytodermologique de la sous-famille des *Chloridoideae* (Gramineae) // Adansonia. 1984. Vol. 3. P. 279–295.
15. Aiken S.G., Lefkovitch L.P. The taxonomic value of using epidermal characteristics in the Canadian rough fescue complex (*Festuca altaica*, *F. campestris*, *F. hallii*, *F. scabrella*) // Canadian Journal of Botany. 1984. Vol. 62, № 9. P. 1864–1879.
16. Петрова Л.П. Развитие и анатомические особенности цветковых чешуй у *Triticum* // Ботанический журнал. 1958. Т. 43, № 8. С. 1442–1450.

17. Петрова Л.Р. Структура поверхности цветковых чешуй и лодикул бамбука в сканирующем электронном микроскопе // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 4. С. 1054–1058.
18. Петрова Л.Р., Николаевская Т.С., Федотова Т.А. Структура поверхности зерновки злаков под сканирующим электронным микроскопом // Ботанический журнал. 1983. Т. 68, № 8. С. 1054–1058.
19. Rajbhandari K.R. Epidermal microstructures of the lemma and palea of *Poa* (Gramineae) // Journal Phytogeography and Taxonomy. 1990. Vol. 38. P. 69–77.
20. Peterson P.M. Lemma micromorphology in the annual *Muhlenbergia* (Poaceae) // South-western Naturalist. 1989. Vol. 34. P. 61–71.
21. Finot V.L., Baeza C.M., Matthei O. Micromorphología de la epidermis de la lemma de *Trisetum* y géneros afines (Poaceae, Pooideae) // Darwiniana. 2006. Vol. 44(1). P. 32–57.
22. Liu Q., Zhang D.X., Peterson P.M. Lemma micromorphological characters in the Chloridoideae (Poaceae) optimized on a molecular phylogeny // South African Journal of Botany. 2010. Vol. 76. P. 196–209.
23. Thomasson J.R. Epidermal patterns of the lemma in some fossil and living grasses and their phylogenetic significance // Science. 1977. Vol. 199. P. 975–977.
24. Thomasson J.R. Lemma epidermal features in the North American species of *Melica* and selected species of *Briza*, *Catabrosa*, *Neostaphia*, *Pleuropogon* and *Schizachne* (Gramineae) // Systematic Botany. 1986. Vol. 11. P. 253–262.
25. Штреккер В. Луговые злаки. М. ; Л. : Гос. сельхоз. изд-во, 1931. 311 с.
26. Пояркова Е.Н. Анатомическое строение листьев мятликов флоры УССР // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 6. С. 841–844.
27. Rudnicka-Sterna W. Studia systematiczne nad morfologia i anatomia ziarnicow krajowych gatunkow rodzajn wiechlin – *Poa* L. // Monographia botanica. 1972. Vol. 37. P. 51–136.
28. Галкин М.А. К использованию анатомических исследований в диагностике и таксономии растений на примере мятликов // Актуальные вопросы фармацеи. 1974. Вып. 2. С. 329–331.
29. Пробатова Н.С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (Poaceae) // Новости систематики высших растений. 1974. Т. 11. С. 44–54.
30. Баранов В.И. К изучению ковылей окрестностей г. Омска // Научный сборник Сибирского института сельского хозяйства. 1921. Вып. 1. С. 1–8.
31. Mazoyer G. Morphologie et anatomie foliaires des *Stipa* de L'Afrique du Nord // Bulletin Société Histoire Nature Afrique. 1936. № 27. P. 284–318.
32. Слюсаренко Л.П. *Stipa* L. – Ковыль // Злаки Украины. Киев, 1977. С. 405–424.
33. Barkworth M.E. A taxonomic study of the large-glumed species of *Stipa* (Gramineae) occurring in Canada // Canadian Journal of Botany. 1978. № 56. P. 606–625.
34. Barkworth M.E. Foliar Epidermes and Taxonomy of North American *Stipeae* (Gramineae) // Systematic Botany. 1981. Vol. 6, № 2. P. 136–152.
35. Леванцова Я.В. Микроморфологические особенности некоторых представителей трибы *Stipeae* Dumort. флоры Северного Кавказа // Strategiczne pytania swiatowej nauki – 2009: Materiały V Międzynarodowej naukowi-praktycznej konferencji. Medicina. Weterynaria. Nauk biologicznych. Premysl, 2009. Vol. 12. S. 45–52.
36. Parodi L.R. La taxonomia de las Gramineae Argentinas al a luz de las investigaciones mas recientes // Recreación Adventicio Botánica. 1961. Vol. 1. P. 125–129.
37. Barkworth M.E., Everett J. Evolution in the *Stipeae*: identification and relationship of its monophyletic taxa // Grass Systematic and Evolution. Washington D.C. London, 1986. P. 251–264.
38. Barkworth M.E., Torres M.A. Distribution and diagnostic characters of *Nassella* (Poaceae: Stipeae) // Taxon. 2001. Vol. 50. P. 439–468.

39. Шаврова П.Д., Олонова М.В. Анатомическое изучение листовой пластинки горно-алтайских видов рода *Stipa* L. // Материалы Международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике». Владивосток : БСИ ДВО РАН, 2007. С. 470–473.
40. Шаврова П.Д., Олонова М.В. Изучение анатомического строения листьев ковылей Горного Алтая для целей систематики // Материалы Международной конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2007. С. 354–356.
41. Ortúñez E., Fuente de la V. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula // Plant Systematics and Evolution. 2010. Vol. 284. P. 201–218.
42. Эзау К. Анатомия семенных растений М. : Мир, 1980. 558 с.
43. Олонова М.В., Шаврова П.Д. Популяционная изменчивость ковылей (Poaceae) рода *Stipa pennata* L. горных районов юга Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2(6). С. 17–28.
44. Цвелев Н.Н. *Stipa* L. // Конспект флоры Кавказа. СПб., 2006. Т. 2. С. 348–356.

Поступила в редакцию 13.06.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 33–45*

doi: 10.17223/19988591/19/3

Polina D. Gudkova, Marina V. Olonova

*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

#### MICROMORPHOLOGY OF ABAXIAL EPIDERMIS OF SIBERIAN *Stipa* L. LEAF BLADES

The micromorphological structure of abaxial epidermis of tillering leaf blades of *Stipa* has been investigated using scanning electron microscopy. 15 species spread in South Siberia were studied. The objective of study was the search of anatomical structure of basal leaves abaxial site, and to assess its taxonomic value. The principal characters of epidermis include the differentiation of epidermis characters above veins and between them, the frequency, shape and distribution of short, long cells and trichomes, and their morphology. The search has revealed that within Siberian *Stipa* both differentiated and undifferentiated construction of epidermis take a place. An epicuticular wax was found on the surface of epidermis of *S. lessingiana*, *S. tirsia*, *S. zaleskii* and *S. klemenzii*. Stomata was absent on the abaxial site of the all searched species. All samples are characterized by rectangular elongated long cells, but their length vary both between species and between the samples within the same species. Their anticlinal walls vary from straight to markedly sinuous as well. Three types of short cells can be recognized among Siberian *Stipa* species: rondel, elliptic and reniform, and 4 types of trichomes: long hairs, short hairs, setules and pricles. In spite of being quite variable, micromorphological characters are quite constant on the section level. Some of them (type of trichomes) can be used as additional ones for identification of Siberian species of *Stipa*, especially, in the phase of vegetation.

**Key words:** *Stipa* L.; anatomy of plant; electronic microscopy; Siberia.

Received June 13, 2012

УДК 581.526.426.2 (470.1)  
doi: 10.17223/19988591/19/4

И.Б. Кучеров<sup>1</sup>, А.А. Зверев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург)

<sup>2</sup>Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

## ЛИШАЙНИКОВЫЕ СОСНЯКИ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Методом доминантно-флористической классификации выделено 9 синтаксонов лишайниковых сосновых лесов, произрастающих в средней и северной тайге Европейской России – 2 ассоциации с 5 субассоциациями и 8 вариантами. Проанализированы географическое распространение выделенных синтаксонов, их флористическая специфика, зонально-климатическая и топоэдафическая приуроченность.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris*; сосняки лишайниковые; северная тайга; средняя тайга; Европейская Россия; классификация растительности.

Сосновые (из *Pinus sylvestris*) леса с покровом кустистых лишайников из рода *Cladina* – характерная группа ассоциаций лесов Северной Евразии. Она свойственна наиболее сухим местообитаниям, где сосна с ее глубокой корневой системой является наиболее конкурентоспособной из всех видов деревьев. Сообщества особенно обычны в регионах с умеренно континентальным климатом, где сухая почва может сочетаться с высокой влажностью приземного воздуха, и в напочвенном покрове сухих песчаных либо скальных экотопов наиболее конкурентоспособными оказываются пойкилогидридные растения.

Площадь, занятая лишайниковыми сосняками, варьирует в зависимости от площади таких экотопов. По данным лесоустройства, она составляет в Мурманской области 15%, в северной тайге Архангельской области и в Республике Коми 15–17% от общей площади сосновых лесов, тогда как в Карелии – лишь 4% в северной и 2% в средней тайге [1, 2]. Близкие цифры приводятся и для южной тайги Ленинградской области: 2% от лесопокрытой площади и 4% от площади сосняков [3]. С учетом скальных сосняков А.Н. Громцев [4] приводит для Карелии другие цифры: 1–6% лесопокрытой площади для средне- и от 5–8 до 25–50% для северотаетжных ландшафтов различных типов. В северной и средней тайге Западной Сибири на лишайниковые боры приходится 30% от площади сосновых лесов [5].

Для лишайниковых сосняков, наряду с брусничными, характерно подпоговое возобновление сосны, в различной мере успешное в зависимости от зональных и секторальных особенностей климата. Леса данного типа можно считать условно коренными, а при использовании синдинамической терминологии – топоэдафическими климаксами, хотя отчасти также и циклическими

пирогенными субклимаксами. Все сообщества лишайниковых сосняков формируются под действием регулярных низовых пожаров, на сухих экотопах, нередко естественных. При пожаре лишайники выгорают полностью, тогда как у некоторых видов кустарничков и трав подземные органы возобновления переживают пожар [6–8]. Соотношения обилий конкретных видов лишайников и кустарничков зависят от стадии восстановительной сукцессии и интенсивности последнего пожара. Однако скорость сукцессии, а отчасти и сам набор видов, контролируется зональными условиями, а характер терминальной стадии – инсоляцией напочвенного покрова, влияющей на его влажность. В мерзлотных районах ход смены усложняется из-за взаимодействия пирогенных и криогенных факторов, и она перестает быть циклической [9].

Один из типов восстановительной смены в лишайниковом покрове протекает при разреженном древостое с сомкнутостью полога до 0,4–0,5, что особенно характерно для северной тайги. При этом пионерные виды бокальчатых и шиловидных кладоний (*Cladonia deformis*, *C. crispata*, *C. coccifera* s.l., *C. gracilis*, *C. cervicornis* subsp. *verticillata* и др.) сменяются кустистыми *Cladina arbuscula* s.l. и *C. rangiferina*. В микропонижениях последним сопутствует зеленый мох *Pleurozium schreberi*. На завершающей стадии смены доминирование переходит к *C. stellaris*, однако все виды начальных и промежуточных этапов смены сохраняются в составе лишайникового ковра в малом обилии [7, 10–15]. Через подобные стадии серия нередко проходит и в средней тайге, в Европейской России – в основном в восточной части подзоны (см. ниже). Сходный характер смены наблюдается в редкостойных лишайниковых ельниках из *Picea mariana* в северной тайге Канады [16, 17], а также при эпиксильных сукцессиях обрастания сосновых пней в зонально более южных районах Атлантической Европы, где сукцессия сильно ускоряется [18, 19]. Видимо, аналогичные процессы протекают и при формировании «висячих» ковров из кустистых лишайников на безлесных скалах в таежной зоне.

Характер терминальной стадии смены при разреженном древостое обусловлен экофизиологией участвующих в ней лишайников. У *Cladina stellaris* фотосинтез начинается при 10%, а оптимум нетто-продукции достигается при 30–50% влажности слоевища [16]. В то же время у *C. rangiferina* s.l. при влажности слоевища менее 50% ассимиляции не происходит, а оптимум нетто-продукции характерен для 150–200% влажности [20]. При этом слоевища *C. stellaris* наиболее эффективно, по сравнению с другими видами *Cladonia* s.l., препятствуют испарению почвенной влаги. В мощно развитом ковре этого вида на глубине 5 см от поверхности постоянно сохраняются оптимальные 50% обводненности [21]. Однако этот вид не выдерживает резких колебаний влажности, характерных для обнаженной почвы, и регулярного полного иссушения, к которому адаптированы многие виды столбчатых и трубчатых кладоний, арктических лишайников, а также *Cladina rangiferina*. Последний вид тяготеет к более сухим, нежели *C. stellaris*, микроэкотопам. К ним же приурочено

поселение кустарничков (в Канаде – *Ledum groenlandicum*), которые в дальнейшем препятствуют росту *C. stellaris*, но благоприятствуют *C. rangiferina* [17].

При сомкнутости древостоя 0,5–0,6 поддерживается более высокая влажность поверхностных слоев почвы, что усиливает конкурентоспособность *Pleurozium schreberi*; одновременно *Cladina stellaris* начинает испытывать световой дефицит. В результате на заключительной стадии смены господствуют *C. rangiferina* и *C. arbuscula* с выраженной примесью *Pleurozium schreberi*, что с различной степенью частоты (особенно часто в Карелии) отмечается в средней тайге и повсеместно – в южной [22].

При сомкнутости 0,7 и выше наблюдаются уже сосняки-брусничники – лишайниково-зеленомошные в северной и средней тайге [23–27] и зеленомошные в южной [28]. Однако после верхового пожара южнотаежный брусничник, видимо, также может сформироваться лишь через промежуточную стадию лишайникового сосняка.

Цель данной статьи – выявить разнообразие сообществ лишайниковых сосняков средней и северной тайги Европейской России, оценить распространение выявленных синтаксонов, их зонально-климатическую и топоэдафическую приуроченность. В основу работы положено 211 описаний лишайниковых сосновых лесов и редколесий, собранных авторами в 1996–2008 гг. либо опубликованных в литературе. Классификация растительности выполнена с использованием программы IBIS 6.2 [29] и доминантно-флористического метода, предполагающего уточнение объема синтаксонов, выделенных по доминантам, с помощью детерминантных групп экологически близких видов [30]. Ранее сходным образом нами обработана формация лиственничников Европейского Северо-Востока, включая предтундровые редколесья [31]. Синтаксоны сведены в фитоценотическую таблицу (см. таблицу). Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову [32], листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и О.М. Афониной [33], печеночных мхов – по Н.А. Константиновой и др. [34], лишайников – по О. Vitikainen et al. [35]. Экологическая характеристика диагностических групп видов основана на индикационных шкалах Л.Г. Раменского [36] и В.Д. Лопатина [37] для Европейской России, И.А. Цаценкина [38] – для Сибири. Данные о типах ареалов сосудистых растений приводятся с учетом их распространения по всему Северному полушарию [39]. Границы подзон тайги в Европейской России приняты по В.Д. Александровой и Т.К. Юрковской [40].

Константными детерминантами всей группы ассоциаций лишайниковых сосняков выступают *Arctostaphylos uva-ursi*, а также раннесукцессионные виды кладоний – *Cladonia gracilis* s.l., *C. coccifera* s.l., *C. crispata* и др., произрастающие эпигейно. Это отличает лишайниковые сосняки от брусничных лишайниково-зеленомошных, где *C. gracilis*, *C. deformis*, *C. coccifera*, *C. crispata* и *C. cenotea* растут лишь на приствольных повышениях сосны. Другой отличительный признак – редкость *Hylocomium splendens*, постоянного компонента моховой синузии в сосняках-брусничниках [27]. Еще

более специфичны зеленомошные боры-брусничники южной тайги с характерным набором сопутствующих видов трав и кустарничков (*Pilosella officinarum*, *Antennaria dioica*, *Pyrola chlorantha*, *Achyrophorus maculatus* и др.) при многократно сниженной роли лишайников [28]. Видами, относительно постоянными как в лишайниковых, так и в брусничных сосняках, но отсутствующими в зеленомошных сосняках-черничниках, являются *Cladonia uncialis*, *Cetraria islandica*, *Polytrichum juniperinum*, заполняющие участки локальных нарушений в напочвенном покрове.

Следует учесть, что при классификации лишайниковых сосняков может быть принят ряд альтернативных решений. Так, скальные сосняки могут быть рассмотрены как субассоциации соответствующих зональных ассоциаций (см. ниже) либо как эдафические варианты единой ассоциации [41], либо выделены в особую ассоциацию [42, 43], либо даже полностью включены в ассоциацию северотаежных сосняков. Сами зональные ассоциации – среднетаежная лишайниковая и северотаежная воронично-лишайниковая (см. ниже) – могут быть выделены в ранге субассоциаций [27] либо климатических вариантов [41] одной ассоциации, либо даже не выделяться вовсе [13, 44]; в случае их выделения критерии последнего могут быть различны [22].

**Cladino-Pinetum (P.) – сосняк лишайниковый** (№ 1–3; см. таблицу). Преимущественно средне-, отчасти также южнотаежная ассоциация, хотя может быть встречена и в южной полосе подзоны северной тайги. Дифференциация от северотаежных воронично-лишайниковых сосняков негативная – по отсутствию гипоарктических кустарничков, а также *Dicranum fuscescens* s.l. Представлена 2 субассоциациями, сообщества которых приурочены соответственно к пескам либо выходам коренных скальных пород.

**Subass. typicum** (№ 1–2; см. таблицу). На территории Русской равнины встречается на песках (очень редко также на супесях) флювиогляциальных равнин, боровых речных террас, по склонам песчаных холмов и древнеаллювиальных грив. В Карелии отмечается реже, приурочена к вершинам песчаных озовых гряд и камовых холмов. На юго-западе Карелии отмечена на маломощных подзолах поверх ультраосновных пород [45]. Отсутствует в районе распространения карбонатной морены в Вологодской области и на юго-западе Архангельской области [46, 47], однако в окрестностях Кулогорского плато на севере Архангельской области может развиваться и на промывных карбонатных песках, а в карстовых ландшафтах верховьев Кулая обычна на песках, подстилаемых гипсами. Почвы малогумусные [48] со слаборазвитой однослойной подстилкой толщиной до 2 см.

Сомкнутость 1-го яруса соснового древостоя (различной высоты в зависимости от региона) – 0,4–0,5, 2-го яруса (высотой 9–10 м) – 0,1 (от 0,05 до 0,4 в зависимости от изреженности 1-го яруса выборочными рубками). Примесь других древесных видов (*Picea abies* s.l., *Betula pubescens*) в составе древостоя единична. Сосна успешно возобновляется под собственным пологом; подрост может быть как распределенным диффузно, так и растущим куртинами.



Продолжение таблицы

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |    |     |    |     |    |     |    |     |    |     |    |     |     |     |    |     |    |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|-----|-----|----|-----|----|-----|
| <i>B. czerepanovii</i><br><i>Arctous alpina</i><br><i>Stereocaulon paschale</i> + <i>alpinum</i><br><i>Dicranum drummondii</i><br><i>Nephroma arcticum</i><br><i>Flavocetraria nivalis</i><br><i>Linnaea borealis</i><br><i>Trientalis europaea</i><br><i>Cladonia cenotea</i><br><i>Peltigera canina</i> s.l.<br><i>Cladonia amaurocraea</i><br><i>C. sulphurina</i><br><i>Sphaerophorus globosus</i><br><i>Arctostaphylos uva-ursi</i><br><i>Cladonia gracilis</i> s.l.<br><i>C. coccifera</i> s.l.<br><i>C. crispata</i><br><i>C. uncialis</i><br><i>Polytrichum juniperinum</i><br><i>Cetraria islandica</i><br><i>Pinus sylvestris</i><br><i>Betula pubescens</i> s.l.<br><i>Picea abies</i> s.l.<br><i>Larix sibirica</i><br><i>Pinus sylvestris</i><br><i>Picea abies</i> s.l.<br><i>Pinus sylvestris</i><br><i>Picea abies</i> s.l.<br><i>Betula pubescens</i> s.l. | b  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | 14  | 13 | 100 | 4   | —   |    |     |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | c  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | 2   | 30 | —   | 1   | 18  | 1  | 22  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | —   | —  | 5   | 45 | 10  | 6  | —   | —  | 4   | 45 | 7   | 67  | 32  | 78 |     |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | 3   | —  | —   | —  | 8   | —  | —   | —  | —   | 25 | —   | —   | 29  | 33 |     |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | 1   | 18 | 1   | 33  | 1   | 46 | 11  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | 1   | 23 | —   | —   | 14  | 2  | 33  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | c  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | 5   | —  | —   | —   | 21  | 44 |     |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | c  | —   | —  | —   | 18 | —   | —  | —   | —  | 5   | —  | —   | —   | 7   | 22 |     |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | 14  | 5  | 18  | 15 | —   | 6  | —   | —  | 18  | —  | —   | 1   | 50  | 5  | 78  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —   | 21  | 1  | 22  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | —   | —  | —   | 18 | —   | —  | —   | —  | 18  | —  | —   | —   | 11  | 1  | 89  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | —   | —  | —   | 27 | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —   | 21  | 1  | 78  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —   | —   | 33 |     |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | c  | 47  | 1  | 50  | 18 | 23  | 17 | 17  | 2  | 52  | 3  | 33  | 1   | 18  | 8  | 78  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | 1   | 75 | 3   | 36 | 45  | 1  | 73  | 2  | 72  | 1  | 43  | 5   | 67  | 2  | 33  |    |     |
|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | d  | 78  | 2  | 55  | 1  | 82  | 45 | 2   | 67 | 1   | 20 | 9   | 100 | 46  | 1  | 78  |    |     |
| d                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 1  | 75  | 18 | 45  | 1  | 45  | 39 | 25  | —  | —   | —  | —   | 1   | 32  | —  |     |    |     |
| d                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 5  | 86  | 4  | 45  | 9  | 73  | 3  | 44  | 36 | —   | —  | —   | 1   | 57  | 1  | 78  |    |     |
| d                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 28 | 1   | 27 | 1   | 73 | 1   | 43 | 1   | 56 | 1   | 36 | —   | 1   | 71  | 3  | 67  |    |     |
| d                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 56 | 1   | 36 | 2   | 18 | 1   | 55 | 1   | 33 | 9   | —  | —   | 18  | 1   | 33 |     |    |     |
| a1                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 43 | 100 | 44 | 100 | 21 | 100 | 32 | 100 | 48 | 100 | 27 | 100 | 17  | 100 | 25 | 100 | 8  | 100 |
| a1+2                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | —  | —   | 18 | —   | —  | 8   | 39 | 2   | 41 | —   | —  | —   | 1   | 36  | —  | —   | 22 |     |
| a1                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | —  | —   | 1  | 14  | 9  | 3   | 17 | 1   | 30 | 2   | 67 | —   | —   | —   | —  | —   | —  |     |
| a1                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | —  | —   | —  | —   | —  | 3   | 17 | —   | —  | 1   | 33 | —   | —   | —   | —  | —   | —  |     |
| a2                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 12 | 72  | 6  | 23  | 9  | 10  | 33 | 3   | 22 | 1   | 27 | —   | —   | 7   | 68 | 7   | 89 |     |
| a2                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | —  | —   | 2  | 14  | 2  | 45  | —  | 4   | 22 | 1   | 30 | —   | —   | 7   | 22 | 22  |    |     |
| b                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 9  | 94  | 6  | 73  | 2  | 73  | 19 | 95  | 7  | 100 | 6  | 75  | 11  | 100 | 5  | 93  | 5  | 89  |
| b                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 3  | 1   | 32 | 1   | 67 | 4   | 91 | 1   | 40 | 1   | 67 | 1   | 52  | 1   | 54 | 11  | 11 | 11  |
| b                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | —  | —   | 1  | 32  | —  | 15  | 17 | —   | —  | —   | 27 | —   | —   | 1   | 46 | —   | —  | 11  |

Продолжение таблицы

|                                  |   |    |     |    |     |    |     |    |    |     |    |
|----------------------------------|---|----|-----|----|-----|----|-----|----|----|-----|----|
| <i>B. pendula</i>                | b | 8  | 18  | 45 | 15  | 1  | 33  | 5  | —  | 25  | 33 |
| <i>Salix caprea</i> s.l.         | b | 3  | 5   | 36 | 3   | —  | 22  | 7  | —  | 39  | 56 |
| <i>Populus tremula</i>           | b | —  | 1   | 23 | 8   | 1  | 39  | 2  | —  | 18  | 33 |
| <i>Sorbus aucuparia</i> s.l.     | b | —  | —   | 1  | 82  | —  | 22  | —  | —  | 25  | 56 |
| <i>Larix sibirica</i>            | b | —  | 18  | —  | 3   | —  | 17  | —  | 33 | —   | —  |
| <i>Rosa acicularis</i>           | b | 3  | 9   | 27 | —   | —  | 6   | —  | —  | —   | —  |
| <i>Betula nana</i>               | b | —  | —   | —  | 3   | —  | —   | 2  | 3  | 33  | —  |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i>     | c | 6  | 82  | 14 | 9   | 11 | 100 | 9  | 8  | 100 | 6  |
| <i>V. myrtillus</i>              | c | 36 | 1   | 3  | 91  | 7  | 78  | 5  | 4  | 100 | 2  |
| <i>Pinus sylvestris</i>          | c | 2  | 1   | 23 | 55  | 1  | 44  | 25 | —  | 68  | 78 |
| <i>Picea abies</i> s.l.          | c | 11 | 5   | 45 | 23  | —  | 28  | 11 | —  | 39  | 44 |
| <i>Melampyrum pratense</i>       | c | —  | 9   | 2  | 100 | 5  | 11  | 5  | —  | 18  | —  |
| <i>Carex ericetorum</i>          | c | 39 | 9   | 9  | 3   | —  | 28  | —  | —  | 39  | —  |
| <i>Betula pubescens</i> s.l.     | c | —  | —   | —  | 10  | —  | —   | 9  | —  | —   | 11 |
| <i>Solidago virgaurea</i> s.l.   | c | 8  | 9   | —  | 13  | —  | 17  | 16 | —  | 7   | 33 |
| <i>Antennaria dioica</i>         | c | 8  | 23  | 9  | 8   | —  | 17  | 5  | 1  | 33  | —  |
| <i>Betula pendula</i>            | c | —  | —   | 36 | 3   | —  | 6   | —  | —  | 14  | 11 |
| <i>Festuca rubra</i>             | c | —  | 5   | —  | 3   | —  | —   | —  | 4  | 67  | —  |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | c | —  | —   | 1  | 36  | —  | —   | —  | —  | —   | —  |
| <i>Hierochloë alpina</i>         | c | —  | —   | —  | —   | —  | —   | —  | 1  | 33  | —  |
| <i>Cladina arbuscula</i> s.l.    | d | 30 | 100 | 20 | 31  | 21 | 94  | 20 | 18 | 100 | 11 |
| <i>C. rangiferina</i> s.l.       | d | 22 | 100 | 20 | 11  | 19 | 100 | 21 | 4  | 93  | 6  |
| <i>C. stellaris</i>              | d | 22 | 89  | 22 | 3   | 27 | 94  | 27 | 10 | 82  | 2  |
| <i>Pleurozium schreberi</i>      | d | 3  | 72  | 4  | 29  | 12 | 83  | 6  | 1  | 27  | 4  |
| <i>Dicranum polysetum</i>        | d | 1  | 47  | 18 | 1   | 65 | 39  | 11 | —  | 1   | 22 |
| <i>Cetraria ericetorum</i>       | d | 39 | 5   | —  | —   | —  | 11  | 7  | —  | 7   | —  |
| <i>Peltigera aphthosa</i> s.l.   | d | —  | 9   | 18 | 3   | —  | 11  | 16 | —  | 21  | 22 |
| <i>Cladonia macroceras</i>       | d | 3  | —   | 55 | —   | —  | —   | 11 | —  | 18  | 1  |
| <i>Cladonia chlorophaea</i> s.l. | d | 19 | —   | 18 | 13  | —  | —   | 11 | —  | 4   | 11 |

Окончание таблицы

|                                                                  |      |     |        |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
|------------------------------------------------------------------|------|-----|--------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|-----|-----|-----|-----|
| <i>Hylocomium splendens</i>                                      | d    | —   | —      | 18   | 8   | —   | 9   | —   | 25  | 11  |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
| <i>Arctoparmelia centrifuga</i> s.l.                             | r    | —   | —      | 45   | —   | —   | —   | —   | 2   | 78  |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
| Эпилитные накипные лишайники                                     | r    | —   | —      | 27   | —   | —   | —   | —   | 29  | 13  |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
| <i>Andreaea rupestris</i>                                        | r    | —   | —      | 45   | —   | —   | —   | —   | 25  | 1   |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
| <i>Umbilicaria</i> spp.                                          | r    | —   | —      | 36   | —   | —   | —   | —   | 25  | 56  |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
| <i>Parmelia saxatilis</i>                                        | r    | —   | —      | 27   | —   | —   | —   | —   | 7   | 44  |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
| <i>Melanelia hepaticum</i>                                       | r    | —   | —      | —    | —   | —   | —   | —   | 4   | 33  |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
| Сомкнутость крон / проективное покрытие (%) и высота (м) ярусов: |      |     |        |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |    |     |     |     |     |
| — 1-го яруса древостоя                                           | a1   | 0,4 | 19     | 0,5  | 12  | 0,2 | 17  | 0,3 | 16  | 0,5 | 13  | 0,3 | 13  | 0,2 | 9  | 0,3 | 10  | 0,1 | 9   |
| — 2-го яруса древостоя                                           | a2   | 0,1 | 9      | 0,1  | 10  | 0,1 | 7   | 0,1 | 11  | 0,1 | 11  | 0,1 | 6   | —   | —  | 0,2 | 5   | 0,1 | ?   |
| — подроста и подлеска                                            | b    | 10  | 1,9    | 10   | 1,3 | 10  | 1,4 | 20  | 2,3 | 10  | 1,6 | 10  | 2,5 | 30  | ?  | 10  | 1,5 | 5   | 0,6 |
| — травяно-кустарничкового                                        | c    | 15  | 15     | 15   | 30  | 30  | 35  | 35  | 90  | 25  | 25  | 45  | 55  | 55  | 55 | 50  | 40  | 40  |     |
| — мохово-лишайникового                                           | d, r | 90  | 85     | 85   | 95  | 95  | 90  | 90  | 90  | 90  | 85  | 85  | 75  | 75  | 75 | 85  | 75  | 75  |     |
| Бонитет древостоя                                                |      | III | III-IV | IV-V | IV  | IV  | IV  | IV  | IV  | IV  | IV  | V   | V   | Va  | Va | V   | V   | Va  |     |
| Мощность подстилки, см                                           |      | 2   | 3      | 3    | 3   | 3   | 2   | 2   | 3   | 3   | 7   | 7   | ?   | ?   | ?  | 7   | 7   | 2   |     |
| Число описаний (Σ = 211)                                         |      | 36  | 22     | 11   | 11  | 11  | 40  | 40  | 18  | 18  | 44  | 44  | 3   | 3   | 3  | 28  | 9   | 9   |     |

*Примечание.* Синтаксоны: 1–3 – Cladino – Pinetum: 1–2 – subass. typicum; 1 – var. Calluna vulgaris, 2 – var. typicum; 3 – subass. polytrichetosum; 4–9 – Empetro – Cladino – Pinetum: 4–5 – subass. typicum; 4 – var. Calluna vulgaris, 5 – var. typicum; 6–7 – subass. betuletosum czerepanovii; 6 – var. Calluna vulgaris, 7 – var. typicum; 8–9 – subass. arctoparmelietosum: 8 – var. typicum, 9 – var. Arctostaphylos uva-ursi. Ярусы: a1 и a2 – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – травяно-кустарничковый, d – эпигейный мохово-лишайниковый, r – эпилитные лишайники и мохообразные. Для видов приводятся: в левой части колонки – среднее проективное покрытие, в правой – постоянство, при характеристике древостоя – средние сомкнутость крон и высота. Виды в пределах детерминантных групп по ярусам расположены в порядке убывания встречаемости во всем массиве описаний таблицы. Детерминантные группы видов выделены полужирной рамкой и серым фоном. Исключены виды со встречаемостью менее 20% хотя бы в одном из синтаксонов, эпифитные лишайники и мохообразные.

Его проективное покрытие (ПП) составляет от 1–2 до 30 (70)%, в среднем (СПП) 10%. Лишь иногда подрост отсутствует вследствие недавнего низового пожара, приведшего к его гибели. Подрост ели и березы нехарактерен; подлеска нет. Покрытие травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует, в среднем составляя около 15%. Постоянными компонентами яруса являются всходы сосны (СПП 1–2%), *Vaccinium vitis-idaea* (СПП 5%) и (несколько реже) *V. myrtillus* (СПП 1%); в западном варианте обычен *Calluna vulgaris*. Гипоарктические кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*) отсутствуют либо нетипичны.

В сомкнутом (ПП 85–95%) мохово-лишайниковом ковре согосподствуют *Cladina arbuscula* s.l. (5–60, в среднем 20–30%), *C. rangiferina* и *C. stellaris* (ПП соответственно 1–50 и 0–75%, СПП по 20%). При значительной давности последнего пожара покрытие *C. stellaris* возрастает. Более чем в половине вычегодских и верхнепечорских описаний оно достигает 40–50%, а в северной тайге верховьев Кулойа и Средней Печоры – 60–80%. В северной тайге Костомукшского заповедника (Средняя Карелия) наблюдались протяженные участки боров (судя по набору видов кустарничков именно данного типа) с почти 100% покрытием *C. stellaris*. В лишайниковых сосняках средней тайги Карелии, однако, мы не видели сообществ с покрытием данного вида свыше 5%.

В качестве сопутствующих видов выступают мох *Pleurozium schreberi* (ПП от 1–3 до 10–15%, СПП 5%) и малообильные раннесукцессионные виды *Cladonia*. Дифференциальные виды – псаммофиты, свойственные также северотаежным воронично-лишайниковым борам на песках, но редкие на скалах: *Diphasiastrum complanatum*, *Cladonia deformis*, *Polytrichum piliferum*. Выделяются 2 варианта – западный и восточный.

**Var. *Calluna vulgaris*** (№ 1; см. таблицу). Прибалтийско-южнофенно-скандско-двинско-мезенский, в южной тайге – почти паневропейский вариант. Высота 1-го яруса древостоя 19 (14–21) м. Бонитет III. Средняя высота подроста около 2 м. Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет от 3–4 до 50–60% в зависимости от обилия *Calluna vulgaris*, основного доминанта данного яруса (от 2–3 до 55%). Намного менее обильны *Vaccinium vitis-idaea* (до 15, в среднем 5%) и *V. myrtillus*. На боровых террасах р. Вычегды большого обилия (до 25%) достигает *Festuca ovina* (СПП лишь 1%). В числе сопутствующих видов мохово-лишайникового яруса выделяется *Cladonia uncialis* (постоянство около 90%; ПП 5%). Дифференциальные виды – *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina*, *Cladonia cornuta*. Эти виды также свойственны западным вариантам всех субассоциаций северотаежного синтаксона Empetro-Cladino-P., а кроме того – скальным соснякам (см. ниже).

Наибольшее число описаний этого варианта сделано нами на боровых террасах в нижнем течении р. Вычегды и в верховьях р. Кулой. Из обеих местностей такие сообщества описаны и ранее, соответственно С.С. Архиповым [49] и Д.Н. Сабуровым [50], как P. cladinosum. Отдельные описания

выполнены в низовьях р. Онеги. Сосновый молодняк с покровом лишайников, сформировавшийся после верхового пожара, отмечен и в заповеднике «Кивач» в Заонежской Карелии (*Cladino-P. typicum* [27]). В литературе леса данного типа ранее неоднократно приводились из Южной Карелии (*P. cladinosum* [24, 26, 51]). В Средней Карелии они были описаны В.И. Рутковским [52] в Кемском крае (*P. callunosum*), затем О.В. Морозовой и В.Н. Коротковым [53] в Костомукшском заповеднике (*Cladonio-P. boreale* (Caj. 1921) K.-Lund 1967). Отмечались они и в южной тайге Ленинградской области (*P. cladinosum purum* [54], «сосняки ягельные» [55], *P. cladinosum* и *P. callunoso-cladinosum* [56]). Столь же обычны леса данного типа в Финляндии (*Cladina*-Тип [57–61]), где разработано их детальное подразделение по типам местообитаний [62], а также в Скандинавии (*Pinus sylvestris*-*Cladonia* spp.-тип [63]).

Если в северной и средней тайге леса данного типа распространены на восток до Мезени и низовий Вычегды, то в южной тайге их ареал расширяется на восток до Сысолы и Северного Прикамья, а наиболее восточные местонахождения отмечены в Притоболье [22, 64]. В южном направлении синтаксон распространен до лесостепи [1, 2, 65, 66], в западном – до песчаных равнин Польши и востока Германии [67–69].

В.И. Василевич [22] синонимизирует рассматриваемый тип с ассоциацией *Cladonio rangiferinae*-*P. Juraszek* 1927, первоначально описанной к востоку от Варшавы, и противопоставляет ее северотаежной ассоциации *Cladonio stellaris*-*P.* Будучи согласны с таким разграничением синтаксонов по зональному принципу, мы не можем принять предложенные названия ассоциаций. Во многих районах средней тайги северо-востока Европейской России сукцессия в напочвенном покрове сосняков завершается господством *Cladina stellaris* точно так же, как и в северной тайге, во многом в зависимости от сомкнутости древесного полога, хотя среднее покрытие *C. stellaris*, действительно, увеличивается к северу и северо-востоку. Более очевидный критерий разграничения синтаксонов – наличие и высокое обилие гипоарктических видов в кустарничковом ярусе, что повсеместно наблюдается в северной тайге, но почти никогда – в средней.

Мы не выделяем в качестве особого синтаксона сосняк вересковый (*P. callunosum*). Недолговременная (до 40 лет) стадия с увеличением обилия *Calluna vulgaris* может наблюдаться в сосняках самых разных типов, от лишайниковых до черничных, на ранних этапах их послепожарного восстановления [1, 10, 11, 23, 24, 26, 54, 65]. Причиной тому является наибольшая, по сравнению с другими видами, активность семенного возобновления вереска на свежих гарях [7]. Однако для этой стадии невозможно выделить присущий именно ей набор детерминантов с выраженной экологической спецификой [27]. *Calluna*-тип А. Cajander [57] не соотносится с сосняками-верещатниками российской традиции и в условиях конкретных подзон может соответствовать либо северотаежным соснякам воронично-брусничным [63], либо среднетаежным брусничникам [58].

Лишайниковые сосняки южной тайги Европейской России могут обогащаться южноборовыми (*Koeleria grandis*, *Silene chlorantha*, *Gypsophila fastigiata*, *Dianthus arenarius*, *Viola rupestris* s.l., *Jasione montana*) и лесостепными (*Koeleria glauca*, *Pulsatilla patens*, *Veronica spicata*, *Thymus serpyllum*) мезоксерофитами. Обе группы видов увеличивают свое обилие после нарушений, а в малонарушенном бору сохраняются вдоль дорог как «заполнители мелких регулярных пустот» [70] в лишайниковом ковре. Такие сообщества описаны как сосняки сухотравные (*Dianthus arenarius*-Р. [71]). Они хорошо известны из южной тайги Северо-Запада России (Р. sicco-herboso-cladinosum [24]; Р. sicco-herbosum [55]), в том числе из среднего течения р. Луги в Ленинградской области (Р. herboso-cladinosum [54], «Р. callunosum» [72]), Невельского и Гдовского районов Псковской области (Р. xeroherboso-cladinosum [56]). Единично такие сообщества (обогащенные *Koeleria grandis*, *Astragalus arenarius*, *A. danicus*, *Thymus serpyllum*) отмечались нами и в северной тайге Архангельской области, в верховьях Кулоя. Из-за малого объема материала мы не выделяем их в отдельный синтаксон.

В.И. Василевич [22] считает, что в Европе сухотравные сосняки присущи лишь южной тайге, тогда как в подзоне хвойно-широколиственных лесов и в лесостепи представлены собственно лишайниковые, относимые им к ассоциации *Cladonio rangiferinae*-Р. (см. выше). Собственных данных по этому вопросу у нас нет.

**Var. typicum** (№ 2; см. таблицу). Тимано-печорско-уральско-среднесибирский дизъюнктивно распространенный восточный вариант. Высота древостоя колеблется от 8–9 до 15–16, в среднем снижаясь до 12 м. Бонитет III–IV. Снижение высоты древостоя обусловлено разными причинами: в бассейне р. Печоры – замедлением хода роста сосны в более холодном местном климате, в бассейне Вычегды и в Пермском крае – скорее попаданием в выборку более молодых лесов и влиянием рубок. Покрытие подроста сосны снижается до 5%, средняя высота – до 1,3 м. Покрытие травяно-кустарничкового яруса не более 30%. В отсутствие *Calluna vulgaris* самым обильным видом становится *Vaccinium vitis-idaea* (до 25%); на 2-м месте – *V. myrtillus* (до 10%). Более активные позиции занимают также *Calamagrostis epigeios* и *Chamaenerion angustifolium* (дифференциальные виды всех восточных вариантов лишайниковых сосняков на песках) и *Arctostaphylos uva-ursi*. Последние 3 вида распространяются по гари лишь семенным путем [7]. Произрастание *Calamagrostis epigeios* в лишайниковых сосняках – характерная черта Предуралья, еще более выраженная в ленточных борах Зауралья и юга Западной Сибири [73, 74] и обусловленная сочетанием анемохории и пожароустойчивости узлов кушения у данного вида [8]. *Arctostaphylos uva-ursi* усиливает свои позиции с ростом континентальности климата, что заметно на южных склонах Денежкина Камня и Конжаковского Камня и побуждает К.К. Полуяхтова [75] выделить соответствующие леса в особый «лишайниково-толокнянковый тип бора». В мохово-лишайниковом ярусе вдвое (до

45%) падает постоянство *Cladonia uncialis*. Иногда резко (до 40–50%) растёт покрытие *Pleurozium schreberi*, хотя по остальным признакам сообщества тяготеют к лишайниковому, а не к брусничному типу. Среди сопутствующих видов яруса умеренно (по 1–2%) обильны *Cladonia gracilis* и *C. coccifera*. Незначительно возрастают мощность (до 3 см) и связность лесной подстилки; почва переходная между малогумусной и сухой грубогумусной [48].

Леса данного синтаксона описаны нами на боровой террасе верхней Печоры в равнинной части Печоро-Илычского заповедника (где они ранее изучены А.А. Корчагиным [25]: *P. cladinoso-vaccinosum*, *P. cladinosum purum*) и на левом берегу р. Велью в бассейне Средней Печоры. Из литературы описания их известны из среднетаежных верховий р. Мезени (*P. vaccinoso-cladinosum* [6]), с Тиманского кряжа по коренным берегам р. Ухты (*P. clado-vaccinosum boreale* [76], *P. cladinoso-vaccinosum* [77]), из верховий Вычегды, в том числе по берегам р. Нем и руч. Гуркес-йоль (*P. cladinosum* [78]), на Верхней Печоре и из района печорской «трубы» (*P. clado-vaccinosum boreale* [76]), из низовий р. Илыч, в том числе на древней песчаной террасе близ р. Морт-Юр [79], а также из нижнего течения р. Тимшер в северной части Пермской области (*P. cladinosum* [80]). Данный тип также приводится как широко распространенный по всей Республике Коми (*P. vaccinoso-cladinosum* [81, 82]), однако, видимо, не заходит в южную тайгу Предуралья [22].

Восточная граница сплошного распространения синтаксона, вероятно, проходит в среднетаежном Зауралье. К.К. Полуяхтов [75] приводит лишайниковые сосняки для боровых террас рек Зауралья (небольшими участками среди сосняков-брусничников), для дренированных вершин увалов и для грив на боровых террасах рек Тавды, Пельма, Сосьвы, Туры и Пышмы. В то же время К.Н. Игошина [83] для восточного макросклона Северного Урала приводит лишь лишайниковые боры с гипоарктическими кустарничками, относимые нами к северотаежной ассоциации *Empetro-Cladino-P.* (см. ниже). Довольно сложную картину контакта обоих синтаксонов – северо- и среднетаежного – прослеживает Б.П. Колесников [84] на восточном макросклоне Северного Урала и в Зауралье в пределах Свердловской области. На покатых щебнистых склонах горных террас в северной тайге им отмечены «сосняки бруснично-лишайниковые», флористически близкие к среднетаежным печорским, однако скорее к брусничному, чем к лишайниковому типу, с пятнистым ковром из кладин и *Pleurozium schreberi*. В то же время в северотаежном Зауралье наблюдается лишь северотаежный синтаксон с *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum*. Однако не только северотаежные «кустарничково-лишайниковые», но и среднетаежные лишайниковые сосняки встречаются в северной тайге Приобья (эффект проникновения более южного синтаксона на север в пойме крупной реки). В среднетаежном Приобье и средней тайге предгорий Зауралья отмечены только «типичные» среднетаежные лишайниковые сосняки, очень близкие к печорским, но на Западно-Сибирскую равнину они уже не проникают. На юге Среднего Урала

в качестве самого сухого типа К.Н. Игошина [83] приводит уже не лишайниковый, а бруснично-зеленомошный сосняк, по мере смещения к югу претерпевающий все большее остепнение. В южнотаежном Зауралье развиты остепненные лишайниковые боры [84], по флористическому составу относящиеся уже к иным синтаксонам, нежели таежные; остепнение вызвано уже не эдафическими нарушениями, а нарастанием континентальности.

В то же время, по данным Г.В. Крылова [5], до 30% площади сосняков севера Западной Сибири приходится именно на лишайниковый тип. Наиболее обычны эти леса в «сосново-березово-темнохвойной» подзоне равнинных лесов, соответствующей средней тайге, но встречаются и севернее, на гривах водоразделов либо по берегам рек. Несмотря на общность доминантов, мы полагаем, что здесь имеет место не европейский синтаксон, а замещающий его западно-сибирский аналог. В травяно-кустарничковом ярусе этих лесов присутствуют такие виды, как *Chimaphila umbellata*, в Европейской России растущая в южнотаежных борах-брусничниках [28] *Orthilia secunda*, растение зеленомошной группы типов леса, и южноберовой вид *Helichrysum arenarium*, типичный для сухотравных сосняков [71]. Южнее наблюдаются остепненные лишайниковые боры с *Filipendula vulgaris*, *Pulsatilla patens* и *Lupinaster pentaphyllus* [5]. П.Л. Горчаковский [85] также пишет, что с севера на юг «сосняк лишайниковый нарымский» с болотными кустарничками сменяется остепненными типами – «суббореальным» с *Lupinaster pentaphyllus* и *Pulsatilla patens* и далее «чумышенским» со *Scabiosa ochroleuca*, *Gypsophila altissima*, *G. paniculata*, *Koeleria gracilis* и т.д. Между тем пояс бореальных лишайниковых боров «выпадает».

Еще большее остепнение свойственно ленточным борам вдоль Оби, Иртыша и верхних притоков Енисея, где в лишайниковом типе отмечены не только *Lupinaster pentaphyllus*, *Iris ruthenica*, *Carex pediformis*, но также *Oxytropis campanulata*, *Aster alpinus*, *Bupleurum scorzonifolium* наряду с *Caragana arborescens* и *Crataegus sanguinea*. В Минусинской котловине эти леса в системе И. Браун-Бланке описаны как *Oxytropidio campanulatae*-P. var. *Cladonia arbuscula* Polyakova et Ermakov 2008 [86].

После разрыва ареала в Западной Сибири лишайниковые сосновые боры, аналогичные печорским, с *Calamagrostis epigeios*, *Chamaenerion angustifolium* и *Arctostaphylos uva-ursi* вновь появляются на зандрах в низовьях р. Дубчес (левого притока Енисея) в средней тайге Красноярского края. *Koeleria gracilis* и другие лесостепные виды здесь в изобилии произрастают на лесных полянах, но не проникают под полог леса [87]. Однако в приангарской части Енисейского края вновь наблюдаются боры-беломошники, близкие к западно-сибирским, с *Calamagrostis arundinacea*, *Chimaphila umbellata* и *Pulsatilla patens* s.l. [88]. Юго-восточнее, в подтаежном Приангарье, более обычны высокостеппные остепненные лишайниково-брусничные боры с *Carex korshinskyi*, *Iris ruthenica*, *Dianthus versicolor*, *Polygonatum odoratum* [89].

**Subass. polytrichetosum communis** – сосняк лишайниковый скальный (№ 3; см. таблицу). Встречается на выходах кристаллических скальных пород (сельгах) по всей территории средней и южной тайги Восточной Фенноскандии. Ранее описан под этим же названием с территории заповедника «Кивач» [27], где сообщества приурочены к выходам габбродиабазов на вершинах сельг и скалистых северных и западных склонах. Древетой обычно разрежен; сомкнутость крон 1-го яруса 0,2 (0,05–0,4) при средней высоте 16 (14–24) м. Бонитет IV–V. Часто видны следы повреждения деревьев верховым пожаром. Однако, благодаря расчлененному сельговому рельефу, частота пожаров ниже, чем в лишайниковых борах на песках (в среднем 1 пожар в 200 лет), тогда как на песках – не менее 1–2 пожаров в 100 лет [4]. Фрагментарный 2-й ярус древетоя, сомкнутостью 0,1 (0,2) при высоте 7 (5–9) м, представлен куртинами *Picea abies* s.l. либо *Betula pendula* без *Pinus sylvestris*. Подрост сосны разрежен (СПП 2%) и угнетен, однако появляется малочисленный (СПП 1%), но жизнеспособный подрост ели высотой до 1,5 м. В отличие от лесов на песках, развит редкий подлесок из *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia* (СПП по 1%), иногда также *Rosa acicularis*. Общее покрытие подроста и подлеска около 10%.

Покров травяно-кустарничкового покрова в среднем составляет 30% (иногда до 60%). Наиболее обильны *Vaccinium vitis-idaea* (15%) и *Calluna vulgaris* (7%), сопровождаемые *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*, *Avenella flexuosa* и *Festuca ovina* (по 1–3%). *Arctostaphylos uva-ursi* встречается лишь эпизодически.

В мохово-лишайниковом покрове на почве преобладают *Cladina arbuscula* (ПП 20–50%) и *Pleurozium schreberi* (ПП 10–50%) при большой доле участия *C. rangiferina* (5–30 (60)%) и *Cladonia uncialis* (5–20 (30)%). Повышенное обилие последнего вида характерно для скальных сосняков Восточной Фенноскандии в целом; западнее, в субатлантическом климате, роль доминанта 2-го порядка переходит к *Racomitrium lanuginosum* [63, 90]. Присутствие *Stereocaulon paschale*, наряду с наличием подроста ели, сближает сообщества данного типа с воронично-лишайниковыми сосняками северной тайги. Обычен и печеночник *Ptilidium ciliare*, селящийся как на голом камне, так и на малогумусной почве скальных карнизов [91]. *Cladina stellaris* немного (ПП до 5–10%).

Слой подстилки по-прежнему слабо развит; мощность его не более 1–2 (4) см. Несмотря на это, в понижениях нанорельефа из-за застоя влаги поверх скального водоупора происходит локальное заболачивание и появляются *Polytrichum commune* либо (реже) *Sphagnum russowii* или *S. capillifolium* [26], иногда *Carex globularis*. Поселение сфагновых мхов еще более характерно для протяженных замкнутых понижений на вершинах сельг, а в Приладожье – для карнизов на северных склонах необлесенных скал [91]. На обнаженном камне обычны эпилитные лишайники (*Arctoparmelia centrifuga*, *Stereocaulon saxatile*, *Umbilicaria deusta*) и мхи (*Andreaea rupestris*, *Racomit-*

*trium microcarpon*), столь же типичные для безлесных скал и отдельно лежащих валунов.

Детерминанты – мхи-оксилофиты заболачивающихся скальных «карманов» (*Polytrichum commune*, *Sphagnum capillifolium*, *S. russowii*) в сочетании с петрофитами (*Polypodium vulgare*, *Cladonia macrophylla*) и светолюбивыми лесными (*Luzula pilosa*) и луговыми (*Hieracium umbellatum*) мезо- и оксилomezофитами (*Juniperus communis*). В группе дифференциальных видов, отличающих лишайниковые скальные сосняки всех подзон тайги от аналогичных сосняков на песках, также лесные мезофиты (*Betula pendula*, *Dicranum scorarium*) и психромезофиты (*Avenella flexuosa*) наряду с эпилитными мохообразными (*Racomitrium microcarpon*, *Ptilidium ciliare*).

Скальные сосняки среднетаежного типа имеют ограниченное распространение будучи приурочены лишь к южной части района Балтийского кристаллического щита. Они обычны в Южной Карелии (*P. cladinosum saxatile* [24, 26, 41], *P. myrtilloso-cladinosum* и *P. callunosum* [92], *Cladinetum pinosum* [51]), а также в Финляндии (*Cladina*-тип [57–61]) и Швеции (*Pinus sylvestris*-*Cladonia* spp.-тип [63]). Аналогичные либо близкие сообщества известны из Северного Приладожья (на гранитах-рапакиви, где обычна также ацидофильная *Cladonia squamosa* [91]) и с севера Карельского перешейка в Ленинградской области (*P. cladinosum* [93], *P. cladinosum saxatilis* [56, 94], «сосняки лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые скальные» [95]).

В большинстве случаев лишайниковые скальные сосняки описывались сторонниками доминантной классификации как отдельная ассоциация либо особый тип леса. Этой традиции последовал и первый автор данной статьи в работах, посвященных соснякам Беломорья [42, 43], основываясь на том, что виды из состава синузии накипных эпилитов могут использоваться в качестве диагностических и для сообщества в целом. Однако сейчас мы склонны вернуться к точке зрения, высказанной в работе по соснякам заповедника «Кивач» [27], где данные сообщества рассмотрены в ранге субассоциации в рамках единой ассоциации лишайниковых сосняков средней тайги, поскольку набор доминантов лишайникового яруса на песках и скалах идентичен. Варьирование их обилия в пределах таежной зоны в значительной мере определяется спецификой хода пирогенной сукцессии (см. выше), а уж затем особенностями литологии и климата. Вдобавок этим видам свойственна фитоценотическая замещаемость [11, 96]. В то же время наличие яруса гипоарктических кустарничков – гораздо более важная зонально детерминированная черта северотаежных синтаксонов (в отличие от набора эпилитных видов, почти одинакового во всех подзонах тайги). Она присуща и лишайниковым скальным соснякам северной тайги, которые на этом основании включаются в ассоциацию *Empetro-Cladino-P.* (см. ниже), в отличие от среднетаежных сосняков без таких кустарничков. Сходную точку зрения высказывает и В.И. Василевич [22], описавший средне- и северотаежные скальные сосняки как субассоциации соответствующих зональных ассоциаций.

**Empetro-Cladino-P.** – сосняк воронично-лишайниковый (№ 4–9; см. таблицу). Северотаежная ассоциация с развитым покровом эрикоидных кустарничков – гипоарктических (*Empetrum hermaphroditum*) и гипоаркто-бореальных (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*) оксилофитов, а также бореальных мезопсихрофитов (*V. vitis-idaea*, в западных вариантах и в скальных сосняках – *Calluna vulgaris*). *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* выступают детерминантами синтаксона наряду с зеленым мхом *Dicranum fuscescens* s.l. (incl. *D. congestum*), произрастающим на почве в качестве примеси в своем ярусе. В составе последнего, как и в среднетаежных лишайниковых борах, покрытие каждого из доминирующих видов *Cladina* может меняться в широких пределах (от 1–5 до 60–80 (95)%) в зависимости от сомкнутости полога и давности последнего пожара.

Обилие и жизнеспособность подроста сосны нередко (но не всегда!) снижены по сравнению со средней тайгой; одновременно появляется малочисленное возобновление ели. Иногда в древостое *Pinus sylvestris* может замещаться на *Picea obovata* либо (реже) на ее гибрид *P. × fennica*. При флористической тождественности нижних ярусов замещение сосны елью не дает основания говорить о формировании особого синтаксона. Описанная в Костомукшском заповеднике смена лишайниковых сосняков зеленомошными ельниками через 200–300 лет после пожара отмечена на экотопах, нетипичных для первых, – бортах долин лесных ручьев. Такой ход смены свидетельствует о более высокой влажности почв, обуславливающей меньшую частоту пожаров: на данных экотопах не чаще 1 раза в 200 лет [97], а в лишайниковых борах северотаежной Карелии в целом – не реже 1 раза в 100 лет [4]. Чаше даже при изобилии подроста в 1-й ярус древостоя выходят лишь отдельные деревья ели («суборь как таковая» по Г.Ф. Морозову [98]), что особенно характерно для Средней Карелии [26, 99].

Выделяются 3 субассоциации: 2 на песках (соответственно на юге и на севере подзоны) и 1 на скалах.

**Subass. typicum** (№ 4–5; см. таблицу). Сосняки на песках в южной части северотаежной подзоны, иначе называемой полосой осветленных лесов [100]. Бонитет IV. Подлесок не выражен. Покрытие *Pleurozium schreberi* (СПП 10%) может достигать 20–30%. Дифференциация от сосняков крайнесеверной тайги негативная. Как и в среднетаежных лишайниковых сосняках, выделяются 2 варианта – западный и восточный.

**Var. *Calluna vulgaris*** (№ 4; см. таблицу). Западный северофенноскандско-двинско-мезенский, сугубо северотаежный вариант. По сравнению со средней тайгой, сомкнутость и высота 1-го яруса древостоя снижаются – соответственно до 0,3 и 16 (11–19) м. Однако амплитуда варьирования сомкнутости такая же, как и в средней тайге (0,05–0,6). 2-й ярус древостоя сомкнутостью 0,1 (иногда до 0,3) при высоте 10–11 м, часто не выражен. Подрост сосны очень обилен (СПП 20%) и успешен (средняя высота 2–2,5 м), ели – не столь обилен (СПП 5%), но также жизнеспособен. В травяно-кустарнич-

ковом покрове наиболее обильны *Calluna vulgaris* (15%) и *Vaccinium vitis-idaea* (10%). Сопровождающими видами выступают *V. myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum* (по 5%); *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* редки. Общее покрытие кустарничков 10–75%, в среднем 35% – вдвое больше, чем в средней тайге. Из сопутствующих видов мохово-лишайникового яруса наиболее значимы *Cladonia uncialis* и *Dicranum polysetum* (по 2–3%). Мощность подстилки в среднем 2–3 см, на севере Карелии иногда возрастает до 7 см. Дифференциальные виды – как у западного варианта Cladino-P. typicum.

Сообщества описаны нами близ п. Чкаловский и д. Кереть на Карельском берегу Белого моря, в низовьях р. Онеги, на дюнах вдоль Онежского берега Белого моря у п. Котручей и (1 описание) в верховьях Кулоя. В литературе опубликованы описания из района Парандово-Ругозерского тракта (P. cladinoso-callunosum, P. cladinoso-myrtillosum, также «P. cladinosum» с брусникой и вереском без вороники, но с единичным *Stereocaulon paschale* [101]) и Костомукшского заповедника (Cladonio-P. boreale [53]) в Карелии, из бассейна р. Умбы на юго-западе Мурманской области (P. cladinosum [102]), с берегов рек Мегры и Сояны на Беломорско-Кулойском плато в Архангельской области (P. cladinosum, P. cladino-callunosum, P. empetro-calluno-cladinosum [103]).

Леса данного типа хорошо известны для всей территории Средней и Северной Карелии (P. cladinosum [24, 51, 104, 105], P. empetroso-cladinosum [26], P. callunoso-cladinosum [52, 101], P. vaccinioso-cladinosum [105]). В Северной Финляндии аналогичные сообщества описаны как *Empetrum-Calluna*-Тур [59] и *Calluna-Cladina-nodum* [62], в Скандинавии – как *Pinus sylvestris-Calluna vulgaris-Empetrum* spp.-тип [63]. Сходные леса описаны и на севере Архангельской области в Холмогорском районе (P. empetroso-cladinosum) и на Онежском п-ове (также P. callunoso-cladinosum [106]). П.Н. Львов и Л.Ф. Ипатов [107] выделяют воронично-лишайниковые сосняки Онежского и Летнего берегов Белого моря в особый дюнный тип с характерным, порожденным близостью моря внешним обликом низкорослого кряжистого древостоя и с повышенным обилием *Festuca ovina*. Однако весомых флористических оснований для такого подразделения мы не нашли. Л.А. Соколова [106] ранее описывала дюнный тип как P. callunoso-empetrosum. В.Г. Чертовской и И.В. Волосевич [108] для северной тайги Архангельской области приводят как лишайниковые (без кустарничков), так и воронично-лишайниковые сосняки, что для южной части подзоны соответствует и нашим данным.

**Var. typicum** (№ 5; см. таблицу). Восточный печорско-уральско-сибирский вариант, в бассейнах Печоры и (намного реже) верхней Вычегды произрастающий и в северную часть подзоны средней тайги. Сомкнутость 1-го яруса древостоя значительна для лишайникового типа леса (в среднем 0,5), при этом сравнительно мало варьирует (0,3–0,6). Высота яруса снижается до 13 (8–19) м. И по сомкнутости, и по высоте леса близки к аналогичным среднетаежным, что неудивительно, поскольку данные два типа встречаются мозаично. По сравнению с северной тайгой Карелии, снижаются покрытие и

высота подроста как сосны (5–10%), так и ели (1%); единично появляется подрост лиственных видов деревьев (*Betula pendula*, *Populus tremula*). В ярусе кустарничков (СПП 30% – в 1,5 раза больше, нежели в средней тайге) основная доля приходится на *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* (СПП по 10%). Гипоарктические кустарнички не обильны, но постоянство *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* значительно возрастает, у *L. palustre* почти выравняваясь с таковым *Empetrum hermaphroditum*. Среди сопутствующих видов лишайников несколько большую роль играют *Cladonia gracilis* и *C. coccifera* s.l. (incl. *C. borealis*; СПП по 2%); постоянство *C. uncialis* снижается вдвое при тех же значениях покрытия. Мощность подстилки не превышает 4 см. Дифференциальные виды – как у восточного варианта *Cladonia*-P. typicum.

Леса данного типа отмечены нами в окрестностях п. Нижний Одес и по берегу р. Велью в бассейне Средней Печоры (северная тайга), а также в равнинной части Печоро-Илычского заповедника на Верхней Печоре (средняя тайга близ границы с северной). В литературе известны описания из района печорской «трубы» (P. clado-vacciniosum boreale, P. clado-myrtillosum boreale [76], P. cladinoso-vacciniosum, P. cladinoso-myrtillosum [25]) и (очень редко) из верховий Вычегды (P. cladinosum, описание № 14 с *Ledum palustre* [78]). Во всех названных местностях, кроме района Нижнего Одеса, северотаежный синтаксон встречается наряду со среднетаежным.

А.Н. Лашенкова [81] и В.А. Мартыненко [82] приводят для Республики Коми как P. cladinosum и P. vaccinioso-cladinosum (для всех подзон), так и P. empetroso-cladinosum (для северной и крайнесеверной тайги) и P. myrtilloso-cladinosum (для северной тайги Средней Печоры). При этом для травяно-кустарничкового яруса всех ассоциаций ими указываются гипоарктические виды: *Empetrum hermaphroditum* либо *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*. Видимо, при выделении синтаксонов были недостаточно учтены флористические различия между ними, поскольку более ранние описания Ф.В. Самбука [76] и А.А. Корчагина [25] выявляют наличие как минимум в средней тайге Верхней Печоры лишайниковых боров без гипоарктических кустарничков.

На Урале и в Сибири, однако, ареалы средне- и северотаежного синтаксонов расходятся. Для северной тайги восточного макросклона Урала и Зауралья указаны «сосновые боры багульниково-голубичные» IV–V классов бонитета с рыхлым (общим покрытием 50–70%) ковром *Cladonia* spp. и *Nephroma arcticum* на супесчаных плато высоких долинных террас и низких междуречий [83]. Б.П. Колесников [84] приводит сосняки лишайниково-брусничные с *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum* для северотаежного Зауралья и (как «сосняк кустарничково-лишайниковый», наряду с «типичными» лишайниковыми сосняками без *Empetrum*; см. выше) для Приобья Свердловской области. Доминантная модификация этого же синтаксона с господством *Ledum palustre* характерна для всей северной тайги Западной Сибири, кроме предтундровой полосы («сосняк багульниково-лишайниковый» [5]). В частности, она описана из Верхне-Тазовского запо-

ведника (*P. cladinosum* subass. *ledosum* [109]). При этом, видимо, к ней же относится и «subass. *typicum*» В.Ю. Нешатаева с умеренным постоянством *Empetrum hermaphroditum* либо *Vaccinium uliginosum*. Гипоарктические виды полностью отсутствуют лишь в одном описании этой субассоциации [109. № 1. С. 68–69], что может быть и случайным.

Г.В. Крылов [5] для северной тайги Западной Сибири упоминает также сосняк толокнянково-лишайниковый, характерный для континентальных районов Центральной и Восточной Сибири, где толокнянка становится доминантом травяно-кустарничкового яруса в лишайниковых сосняках на мерзлотных почвах [2, 110, 111]. Однако в западносибирских сообществах нет трав-криоксерофитов, закономерно свойственных якутским соснякам (см. ниже), и обилие толокнянки скорее можно объяснить недавно прошедшим пожаром. *Empetrum hermaphroditum* из-за поверхностной корневой системы и сильной горючести ветвей полностью гибнет при очередном пожаре, при этом заселяет гари намного медленнее, чем *Arctostaphylos uva-ursi* [7].

Ареал воронично-лишайниковых сосняков прослеживается и далее на восток в северной тайге Центральной Сибири [112, 113]. На высоких северных покатосях Енисейского кряжа на высоте 500–600 м над ур. м. на щебнистых суглинках поверх сланцев и доломитов развиты лишайниковые сосняки IV бонитета с *Larix sibirica*, голубикой, черникой, брусникой, вороникой, багульником, *Diphasiastrum complanatum*, *Solidago virgaurea*. Азиатских видов нет, за исключением *Pedicularis euphrasioides*. При этом в средней тайге западных покатостей кряжа по каменистым гребням и крутым склонам долины р. Большой Пит преобладают сосняки зеленомошные, а лишайниковых не отмечено, хотя на северных склонах обычны «висячие» ягельные ковры [114].

Вероятным восточным пределом распространения *Empetro-Cladino-P.* (как и многих других условно западных евросибирских типов растительных сообществ) является Байкальская рифтовая зона. К востоку от Байкала, судя по литературе, развиты уже другие типы лишайниковых сосняков – с *Rhododendron dahuricum*, *Duschekia fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Arctostaphylos uva-ursi* и (в Читинской области и Якутии) *Limnas stelleri*. Описание В.Н. Сукачевым [115. № 55. С. 235–236] сосняка со сплошным лишайниковым покровом из бассейна р. Тунгир, ошибочно избранное В.Ю. Нешатаевым [109] в качестве «типового» для ассоциации *P. cladinosum*, самим В.Н. Сукачевым по флористическому составу отнесено к совершенно иному типу – *P. rhododendrosom*. Известно, что на мерзлотных почвах сосна проигрывает конкуренцию *Larix gmelinii* и становится стенотопным видом, требовательным к богатству почвы, в том числе тяготеющим к известнякам [115]. Кроме того, при резко континентальном климате диапазон экологических условий, для которых характерен сомкнутый покров кустистых кладин, по сравнению с Европейской Россией и Западной Сибирью, существенно расширяется. В частности, обычны кустарничково-лишайниковые листовенничники из *Larix gmelinii* на заболоченных экотопах. Виды

*Cladina* и *Cetraria* продолжают играть роль индикаторов бедных почв, но более не служат индикаторами почв сухих, что связано с замедлением обогащения последних доступными гумусовыми соединениями [110, 111].

**Subass. betuletosum czerepanovii** (№ 6–7; см. таблицу). Лишайниковые сосновые редколесья на песках в северной полосе северотаежной подзоны, называемой полосой редкостойных лесов [100] либо крайнесеверной тайгой [116] и соответствующей южной части Гипоарктического ботанико-географического пояса Б.А. Юрцева [117]. Сосновый древостой в той или иной мере разрежен, высота его снижена; на примеси других видов в 1-м ярусе приходится до 10% от его состава. Характерен куртинный полог из *Betula czerepanovii*, формирующей приземистый 2-й ярус древостоя либо подлесок. Подрост сосны малочислен, может быть угнетен либо отсутствовать, ели – единичен. Покрытие яруса кустарничков возрастает в среднем до 45–55% за счет роста обилия *Empetrum hermaphroditum*, тогда как покрытие *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* близко к таковому в сообществах Empetro-Cladino-P. typicum (СПП соответственно 10 и 5%). *V. uliginosum* выступает в качестве постоянного сопутствующего вида (ПП 1–3%). Нередко обильна также *Arctostaphylos uva-ursi* (2–3%), что говорит о недавнем пожаре. Сосновые редколесья с господством толокнянки (при крайне незначительном участии *Empetrum hermaphroditum*) были описаны как особый вариант P. cladinosum в долине р. Поной [24]. *Ledum palustre* встречается реже и в меньшем обилии. Пропорции видов в мохово-лишайниковом покрове различны в разных вариантах. Однако около 5% покрытия всегда приходится на *Stereocaulon paschale* либо *S. alpinum*, что обусловлено более суровым климатом, ветровой эрозией, а также выпасом северных оленей, вытаптывающих лишайниковый ковер и избирательно выедающих ягели. В еловых (из *Picea mariana*) лишайниковых редколесьях Канады *S. paschale* становится доминантом вместо *Cladina stellaris* в континентальном климате северо-западных территорий, возможно, в силу адаптации к низкотемпературному фотосинтезу [9].

Дифференциальные виды – гипоарктические *Betula czerepanovii* (во 2-м ярусе древостоя и в подлеске) и *Arctous alpina*, арктоальпийские лишайники *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*, *Nephroma arcticum*, *Flavocetraria nivalis* (к этой же группе тяготеет более редкая *F. cucullata*, в Хибинах и на Терском берегу Белого моря, возможно, также *Alectoria ochroleuca* и *A. nigricans*), северотаежный мох *Dicranum drummondii*. Субассоциация, как и рассмотренные выше, подразделяется на западный и восточный варианты.

**Var. Calluna vulgaris** (№ 6; см. таблицу). Кольско-прибеломорский вариант. По сравнению с Empetro-Cladino-P. typicum, сомкнутость и высота 1-го яруса древостоя из *Pinus sylvestris* var. *lapponica* снижены незначительно (0,3, 13 м). Бонитет V. К сосне примешиваются *Picea abies* s.l. и *Betula pubescens* s.l. (incl. *B. subarctica*). Фрагментарный 2-й ярус древостоя, сомкнутостью 0,1 при высоте 6 м, наряду с сосной и елью сформирован низко- и многоствольной *B. czerepanovii* (СПП 5%), растущей на прогалинах между

группами деревьев 1-го яруса. Обилие подпологового возобновления сосны существенно снижено (СПП 5% при средней высоте 2,5 м), что объясняется редкостью семенных лет у var. *lapponica*, отмиранием подпологового подроста на менее освещенных местах [118–120], а также формированием мощного и связанного лишайникового ковра, тогда как семена сосны успешнее всего прорастают в трещинах между латками лишайников [99]. Иногда подрост нет совсем. Подрост ели малочислен. В подлеске – *Juniperus communis* s.l. (СПП 1%) и единичные кусты *Betula czerepanovii*. Общее покрытие подроста и подлеска – 10%, яруса кустарничков – 45%. При этом покрытие *Calluna vulgaris* снижается до 5%, а постоянство – до 50%; ярус формируют в основном *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium vitis-idaea*. Покрытие *Cladina arbuscula* s.l. (в основном *C. mitis*) может достигать 75%, *C. rangiferina* s.l. (incl. *C. stygia*) – 30–50%, *C. stellaris* – 40–70%. Покрытие *Pleurozium schreberi* обычно снижено (СПП 5%) и не превышает 20%; часто этот вид отсутствует (хотя очень редко, напротив, преобладает). *Cladonia uncialis* редка. Подстилка трехслойная связанная грубогумусная, ее средняя мощность возрастает до 7, максимальная – до 15–20 см. Дифференциальные виды – как у западного варианта Empetro-Cladino-P. typicum.

Леса данного типа описаны нами в бассейне р. Коньи (приток р. Туломы в предгорьях Сальных тундр) на северо-западе Лапландского заповедника. Ранее опубликованы описания и из других его частей: P. cladinsum и P. cladinoso-vaccinosum на возвышенных песчаных водоразделах рек Чуны, Нявки и Мавры [121, 122], P. fruticulosum – вересково-вороничное сосновое редколесье с *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens* и *Flavocetraria nivalis* на верхнем пределе сосны на западном склоне Чуна-тундры [123], P. cladinsum boreale с р. Ливы [96], Flavocetrario-P. subass. typ. var. typ. и var. *Picea obovata* Morozova 2008 [124]. Сходные сообщества описаны и в других районах Мурманской области. В их числе Хибины (P. cladinsum [125, 126], P. cladinoso-empetrosum, P. myrtilloso-cladinsum [126]), Ловозерские горы (P. cladinsum [127]), бассейн р. Умбы (P. cladinsum [102]), Терский берег Белого моря и долина Поноя (P. cladinsum, P. callunoso-cladinsum, P. empetroso-cladinsum, Cladonietum pinosum [128, 129]). На севере Архангельской области известны описания из окрестностей деревень Долгощелье на Зимнем берегу Белого моря и Карьеполье в северной части Беломорско-Кулойского плато (P. cladinsum [103]), а также с Онежского п-ова («P. cladinsum» без кустарничков, но со *Stereocaulon paschale* в мощном лишайниковом ковре [106]). На севере Финляндии сосняки с *Arctous alpina* и обильной *Vaccinium uliginosum* описаны как Uliginosum-Vaccinium-Empetrum-Тип [59] и Vaccinium uliginosum-Cladina-nodum [62].

**Var. typicum** (№ 7; см. таблицу). Нижнепечорско-уральско-западносибирский вариант. Древостой сильно разрежен (0,2) и угнетен (средняя высота 9 м); бонитет Va. В примеси к сосне отмечены *Picea abies* s.l. и *Larix sibirica*. 2-й ярус не выражен. В подлеске на прогалинах – куртины низко-

рослой *Betula czerepanovii* (СПП 15%). Покрытие подроста сосны 10%, единичен подрост ели. Общее покрытие подроста и подлеска достигает 30%, кустарничкового яруса – 55%. В составе последнего выраженно доминирует *Empetrum hermaphroditum* (30%); характерно участие *Arctostaphylos uva-ursi*. В разреженном (75%) мохово-лишайниковом ярусе большую роль играют пионерные виды – *Polytrichum piliferum*, *Cladonia coccifera* s.l. и *C. gracilis* (соответственно по 20, 10 и 5%), растущие на обнаженном песке. Покрытие *Cladina arbuscula* не превышает 10–25%, *C. stellaris* – 10%. *C. rangiferina* часто может вовсе отсутствовать, еще более редок и малообилен *Pleurozium schreberi*. *Cladonia uncialis* полностью «выпадает». Дифференциальные виды – видимо, как у восточного варианта *Empetro-Cladino-P. typicum*, хотя в имеющейся выборке описаний *Calamagrostis epigeios* не отмечен.

Собственными описаниями данного синтаксона мы не располагаем. Доступные нам 3 описания сделаны Ф.В. Самбуком [76] в различных пунктах на левобережье р. Усы (*P. clado-empetrosum polare*). Насколько они типичны, судить сложно. В бассейне Нижней Печоры и ее правобережных притоков лишайниковые сосняки начинают замещаться аналогичными лиственничниками (*Stereocaulo-Cladino-Laricetum* [31]) и сами по себе редки. Для северной тайги восточного макросклона Северного Урала и Зауралья К.Н. Игошина [83] приводит рассматриваемый синтаксон как «сосновые редколесья кладониевые с толокнянкой» на сухих песчаных гривах в долинах рек. В этих сообществах развит лишайниковый ковер с покрытием до 90% с преобладанием *Cladina stellaris*, нередко с участием *Stereocaulon paschale*, реже – *Flavocetraria nivalis* и *F. cucullata*. Для верхнего предела распространения сосны (200–250 м над ур. м.) ею же описаны голубично-багульниковые лишайниковые сосновые редколесья с примесью лиственницы, а также *Betula nana*, в крайнесеверной тайге выходящей на сухие экотопы. Для севера Западной Сибири данный тип известен как «сосновые лишайниковые редколесья» на равнинах и надпойменных речных террасах, Va бонитета, с гипоарктическими кустарничками *Festuca ovina*, *Cladina stellaris*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*. Здесь фактором периодического обновления сообщества, помимо пожаров, выступает дефляция [130], по всей видимости, выраженная и в редколесьях по р. Усе.

В сосняках толокнянково-лишайниковых, замещающих *Empetro-Cladino-P. betuletosum* в Якутии, наряду с *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea* и малообильной *Empetrum hermaphroditum* либо *E. subholarcticum* произрастают степные и криофитно-степные виды (*Selaginella sibirica*, *Carex pediformis*, *Silene repens*, *Dianthus versicolor*, *Pulsatilla flavescens*, *Saxifraga bronchialis*, *Phlox sibirica*), а также *Limnas stelleri* и *Arctous erythrocarpa*. В резко континентальном климате вороника проигрывает конкуренцию толокнянке при заселении сухих песчаных почв: в сосняках-брусничниках Восточной Сибири она постоянна и часто обильна, тогда как в лишайниковых – почти отсутствует. В мохово-лишайниковом покрове наряду с *Cladina*

*arbuscula* s.l. и *C. rangiferina* растут *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata* и *Ptilidium ciliare* [2, 111].

**Subass. arctoparmelietosum – сосняк воронично-лишайниковый скальный** (№ 8–9; см. таблицу). Синтаксон приурочен к выходам кристаллических скальных пород по вершинам сельг, а также к скалистым склонам и «бараньим лбам» в Северной Фенноскандии. Ранее он был описан в ранге независимой ассоциации скальных сосняков *Arctoparmelio-Cladino-P.* с подразделением на субассоциации соответственно для типичной северной и крайнесеверной (а также приморской) тайги (см. ниже), в данной обработке объединенные. Пожары повторяются в среднем 1 раз в 150–250 лет [4, 131]. Ход роста сосны ухудшается по сравнению с лишайниковыми борами на песках на тех же широтах. Древостой сосны разрежен, со средней высотой 9–10 м, более низкий, нежели в кольском варианте крайнесеверотаетной субассоциации. Однако, в отличие от последней, примесь других видов в древостое не выражена за вычетом отдельных деревьев *Betula pendula*. Фрагментарный 2-й ярус также сосновый. Примесь ели, *B. pendula* и *B. pubescens* s.l. в нем единична либо отсутствует. Подрост сосны немногочислен (СПП 5%). Кустарничковый ярус средней либо высокой степени сомкнутости (20–80, в среднем 50%); в нем, как и в крайнесеверотаетных сосняках на песках, спорадически наблюдается примесь *Arctous alpina*. В лишайниковом ярусе постоянны *Cladonia cenotea* (СПП от 1 до 5% в разных вариантах), *C. uncialis* и *Polytrichum juniperinum*; соотношение основных доминантов яруса различается в разных вариантах. Диагностическими видами выступают таетно-лесные мезофиты (*Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*; к этой же группе тяготеет *Solidago virgaurea*), что обусловлено возрастом увлажнения и мощности подстилки. Кроме того, в группу входят лишайники – *Peltigera canina* s.l. и *Cladonia cenotea*. Субассоциации свойственны также дифференциальные виды крайнесеверотаетной *Empetro-Cladino-P. betuletosum* и (в силу географического распространения) западных вариантов псаммофитных субассоциаций *Cladino-P.* и *Empetro-Cladino-P.* Благодаря сходству топоэдафических условий присутствуют и детерминанты среднетаетных скальных сосняков (*Betula pendula*, *Avenella flexuosa*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum scoparium*, *Racomitrium microcarpon*). Однако *Polytrichum commune* и *Carex globularis* встречаются реже, чем в аналогичных сообществах средней тайги, а сфагновые мхи фактически не отмечены. Локальное заболачивание в скальных «карманах» и на карнизах выражено в разной степени в зависимости от устойчивости горных пород к выветриванию. Для гранито-гнейсов Карельского берега Белого моря более характерна выровненная поверхность «бараньих лбов», хотя и на них, особенно на «мористых» островах, возможно образование «скальных ванн» с фрагментами болотной растительности по краю.

Отличительной чертой субассоциации, свойственной также скальным соснякам средней тайги (см. выше), является развитие синузии эпилитных

лишайников (*Arctoparmelia centrifuga* s.l., *Umbilicaria* spp., *Parmelia saxatilis*, *Melanelia hepatizon* и др.) и мхов (*Racomitrium microcarpon*, *Andreaea rupestris*). В северной тайге названные виды свойственны также воронично-брусничным скальным соснякам, но в них они намного менее обильны. Эпилитные виды лишайников и мхов напрямую отражают экологическую специфику скальных сосняков и могут быть использованы как диагностические. В нашем случае имяобразующим таксоном избрана *Arctoparmelia centrifuga* – широко распространенный (голарктический аркто-бореально-монтанный), крупный и легко узнаваемый вид, нередко доминирующий в составе своей синузии и диагностический для лишайниковых скальных сосняков Прибеломорья [42, 43]. Однако, в отличие от менее обильного мха *Racomitrium microcarpon*, этот вид не попал в число детерминантов при обработке более широкой выборки описаний.

В рамках субассоциации выделены 2 варианта со сходным ареалом.

**Var. typicum** (№ 8; см. таблицу). Сомкнутость 1-го яруса древостоя в среднем 0,3 (0,05–0,4, очень редко до 0,7) при высоте 7–14 м; при этом сообщества южной части северотаежной подзоны не отличаются более высокой сомкнутостью. 2-й ярус сомкнутостью 0,1 с единичной примесью ели, *Betula pendula* и *B. pubescens* s.l. В составе подроста также выражена незначительная примесь ели и пушистой березы к сосне. Подлесок из единичных экземпляров *Salix caprea* и *Sorbus gorodkovii*. В ярусе кустарничков согосподствуют *Empetrum hermaphroditum*, *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* (по 10%); *V. uliginosum*, *V. myrtillus* и *Ledum palustre* обычно служат сопутствующими видами (по 5%). Однако покрытие багульника нередко возрастает до 20–30%, при этом он выходит в верхний подъярус высотой до 50–80 см. В мохово-лишайниковом ярусе (85%) покрытие каждого из 3 видов *Cladina* меняется в диапазоне от 1–2 до 40–50% (в среднем по 15%). Как и в скальных сосняках средней тайги, возрастает покрытие *Pleurozium schreberi*: в среднем 30, иногда до 50–80%. Лишайникам нередко сопутствует *Ptilidium ciliare*; в сообществах Кольского п-ова и островов Белого моря могут появляться и другие печеночные мхи – *Barbilophozia hatcheri* и *Orthocaulis attenuatus*. На эпилитные лишайники и мхи в сумме приходится 2–3%. Почва от сухой грубогумусной до влажной грубогумусной [48]. Мощность подстилки варьирует от 1–3 до 18, в среднем 7 см. Дифференциация от var. *Arctostaphylos uva-ursi* негативная.

Описания этого синтаксона выполнены на островах Керетского архипелага и на сельгах Карельского берега Белого моря в районе губы Чупа (*Arctoparmelio-Cladino-P. subass. empetretosum* и *subass. arctoetosum* var. typ. [42, 43]), а также на северо-западе Лапландского заповедника. В литературе описания приведены также для Хибин («*P. vacciniinum*» [125]) и верховий Поноя («*Betuletum pinoso-empetrosum*» [129]). В Северной Карелии синтаксон описан как *P. empetroso-cladinosum saxatile* [24, 26], реже в составе *P. cladinosum* [51], а из района Лоухи-Кестеньгского тракта – как *P. vaccinioso-cla-*

dinosum (по каменистой сельге) и *P. cladinoso-polytrichosum* [105]. В лесах Кемского края В.И. Рутковский [52] различает *P. cladino-lepidosum* на крутых южных склонах, *P. myrtillo-lepidosum* на северных склонах с развитыми почвами и *P. vaccinio-lepidosum* на вершинах гряд и «бараньих лбах». Для окрестностей оз. Контоки Т.К. Юрковская [132] также упоминает «сосняки лишайниковые багульниково-вересковые на вершинах сельг». На Кольском п-ове сообщества отмечены также в Хибинах (*P. petraeum* [126]), в Лапландском заповеднике (*P. cladinosum saxatilis* [96, 122]) и по всей долине Поноя, кроме устья [*P. empetroso-cladinosum* [129]]; видимо, их отмечали и в других частях полуострова [120]. На севере Финляндии (Peräpohjola) скальные сосняки известны как *Myrtillus-Calluna-Cladina*-Тип [59]; *Calluna-Cladina*- и *Empetrum-Cladina-nodae* [62], в северной Швеции – как *Pinus sylvestris-Calluna vulgaris-Empetrum* spp.-тип [63]. Редколесья финской и шведской Лапландии выделены в *Pinus sylvestris-Barbilophozia lycopodioides*-variant [63], а также (вместе с сосняками на песках) в *Uliginosum-Vaccinium-Empetrum*-Тип [59] и *Vaccinium uliginosum-Cladina-nodum* [62].

На Белом море лишайниковые скальные сосняки известны для островов Кемь-Лудского архипелага [133], Ковдского п-ова и о-ва Великий (*P. cladinosum saxatile* [134]). Вследствие более холодного микроклимата приморских экотопов, по сравнению с удаленными от моря, эти сообщества выраженно обогащаются гипоарктическими (*Arctous alpina*, *Ptilidium ciliare*) и арктоальпийскими (*Flavocetraria nivalis*) видами, а также пустошно-боровыми мезопсихрофитами (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*). Этим они приближаются к кольским и одновременно отличаются от материковых сообществ Карельского берега, что при обработке беломорских описаний побудило выделить их в особую субассоциацию *Arctoparmelio-Cladino-P. arctoetosum* в противовес материковой *Arctoparmelio-Cladino-P. empetretosum* [42, 43]. Однако при более широком географическом охвате островные сообщества объединились с материковыми, так как в иных регионах упомянутые виды свойственны и скальным соснякам, расположенным в глубине материка. В литературе лишайниковые скальные сосняки островов Белого моря приводятся также как «сообщества лесотундрового типа» [131], что не вполне корректно, поскольку высота деревьев в них достигает 10 м и более против 2–4 м в кольской лесотундре.

Судя по нескольким описаниям из Костомукшского заповедника [53], местами синтаксон проникает на юг до Средней Карелии. Аналогичные наблюдения сделаны и в Приладожье. Здесь на островах в северной части Ладожского озера скальные воронично-лишайниковые сосняки с *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum* нередко развиты узкой полосой вдоль побережья, тогда как в глубине островов наблюдаются уже сообщества среднетаежного типа без гипоарктических кустарничков.

**Var. *Arctostaphylos uva-ursi* – сосновая лишайниковая редина с толокнянкой** (№ 9; см. таблицу). Древостой крайне разрежен; сомкнутость

его не более 0,1 в каждом из ярусов. Однако по сравнению с типичным вариантом высота деревьев не снижена; в ряде случаев видны следы верхового пожара, что говорит о пирогенной обусловленности редины. Подрост сосны молодой (высота 0,6 м). Примесь других видов в составе подроста и 2-го яруса древостоя не выражена. В ярусе кустарничков *Arctostaphylos uva-ursi* становится даже более обильной, чем *Empetrum hermaphroditum* и *Calluna vulgaris* (СПП по 10%). Покрытие *Vaccinium vitis-idaea* при этом падает до 5%, а *V. myrtillus*, *V. uliginosum* и *Ledum palustre* – до 1–2%. Обычна *Festuca ovina*. Мохово-лишайниковый покров разрежен. Из общих 75% 25–30 приходится на виды эпилитной синузии (в том числе 10 – на *Arctoparmelia centrifuga*), еще 10–15 – на пионерные виды кладоний. Покрытие *Cladina arbuscula* s.l. и *C. rangiferina* меняется от 5 до 25%, *C. stellaris* – не превышает 10%. Высокой степени постоянства достигают *Cladonia cenotea* и *Streocaulon paschale*. *Pleurozium schreberi* редок и почти всегда малообилен. Подстилка с разрывами, двухслойная сухая грубогумусная [48], средней мощностью 2 (1–6) см, местами деградирует.

Дифференциальные виды – лишайники *Cladonia sulphurina*, *C. amaurocraea* и *Sphaerophorus globosus*; последние 2 вида – с тундровым «центром тяжести» ареала.

Большая часть описаний сделана на «бараньих лбах» материкового побережья Белого моря у п. Чкаловский. Поверхность горной породы здесь выровнена ледником и морем; скальные «карманы» почти не образуются. Сходное сообщество описано Т.П. Некрасовой [121] в Лапландском заповеднике на вершине скальной гряды у северо-западной оконечности Чунозера (*Cladinetum pinosum*). Под этим же названием редины приводятся и из Северной Карелии [51], откуда они известны как «скальные пустоши» [131].

Считается, что северотаежные скальные сосняки, как и их среднетаежные аналоги, приурочены к району Балтийского щита с восточными форпостами на западе Архангельской области (кряж Ветреный Пояс, Кий-остров в устье р. Онеги). Возможно, что аналоги существуют и в северотаежных среднегорьях Северного Урала. Здесь на слаборазвитых каменистых почвах водоразделов на высоте 500–700 м над ур. м. встречается «сосняк нагорный» Va–Vб бонитета с подростом сосны, покровом из *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* и лишайников. Здесь же отмечен «сосняк каменистый» V–Va бонитета, развитый лентами на каменистых россыпях горных склонов, с господством *V. uliginosum* и лишайников [84]. Однако видовой состав последних в обоих случаях не выявлен, и вопрос о соответствии синтаксонов фенноскандским остается открытым.

В горной части Среднего Урала P. cladinosum со сплошным покровом лишайников обогащен южноборовыми и лесостепными видами (*Polygonatum odoratum*, *Viola rupestris*, *Chamaecytisus ruthenicus* [75]) и, видимо, должен принадлежать к иному синтаксону. Тем более это относится к каменистым соснякам гор Южной Сибири, где покров *Cladina* spp. развит лишь отдель-

ными пятнами, – *P. cladinusum petraeum* и *P. festucoso-cladinusum* с *Iris ruthenica*, *Festuca lenensis*, *Pulsatilla patens* s.l., *Antennaria dioica* и *Spiraea media* [2, 135], – а также к забайкальскому *P. rupestre* с *Rhododendron dahuricum*, *Duschekia fruticosa*, *Artemisia tanacetifolia*, *Aster alpinus*, *Astragalus membranaceus*, *Patrinia rupestris* [136]. В аналогичном типе с р. Учур в горах Восточной Сибири на кустистые лишайники приходится лишь небольшая доля напочвенного покрова, а разреженный травяной покров сложен ксеро- и мезоксерофитами: *Elytrigia jacutorum*, *Scorzonera radiata*, *Artemisia tanacetifolia*, *Poa transbaicalica*, *Carex pediformis*, *Silene repens* [137].

Таким образом, на территории средней и северной тайги Европейской России нами выделено 2 ассоциации лишайниковых сосняков с 5 субассоциациями и 8 вариантами, всего 9 синтаксонов. Распространение ассоциаций в значительной мере зонально обусловлено, хотя в южной части подзоны северной тайги ареалы обеих ассоциаций перекрываются. Субассоциации детерминированы как климатически (*Empetro-Cladino-P. typicum* в южной части северотаежной подзоны и крайнесеверотаежная *Empetro-Cladino-P. betuletosum*), так и топоэдафически (фенноскандские скальные субассоциации *Cladino-P. polytrichetosum* и *Empetro-Cladino-P. arctoparmelietosum* в отличие от более широко распространенных лишайниковых боров на песках). Варианты псаммофитных субассоциаций закономерно делятся на западные и восточные по наличию либо отсутствию групп одних и тех же видов. При этом распространение главного представителя группы «западных» видов *Calluna vulgaris* на восток, видимо, ограничено нарастанием континентальности климата в бассейне Печоры, тогда как виды «восточной» группы встречаются почти повсеместно и замещают вереск в его отсутствие. Варианты северотаежных скальных сосняков характеризуются сходным ареалом и, вероятно, обусловлены пирогенно.

В системе И. Браун-Бланке все фенноскандские лишайниковые сосняки на силикатных породах (кроме крайнесеверных и приатлантических типов) до недавнего времени рассматривались как единая ассоциация *Cladonio-P. boreale* (Caj. 1921) К.-Lund 1967 без дальнейшего ее подразделения [13, 44]. Лишь финские скальные сосняки с господством толокнянки были выделены в особую ассоциацию *Arctostaphylo-P. Wojterska* 1989 [138]. Арктоусово-воронично-лишайниковые редколесья крайнесеверной тайги частично вошли в ассоциацию *Barbilophozio-P. Br.-Bl. et Siss.* 1939 em. К.-Lund 1967 [13, 44]. Описанная из Костомукшского заповедника субассоциация *Cladonio-P. vaccinietosum myrtilli* Morozova et Korotkov 1999 [53] с повышенным обилием черники и мхов (до 45%) по флористическому составу (высокое постоянство *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* и даже *Polytrichum commune* при сниженной доле участия *P. piliferum* и отсутствии раннесукцессионных видов *Cladonia* на почве) соответствует не воронично-лишайниковым соснякам, а иной выделяемой нами северотаежной ассоциации – сосняку воронично-брусничному (*Empetro-Vaccinio-P.* [42, 43]).

В недавно опубликованном новом варианте классификации бореальных хвойных лесов северотаежные (фактически крайнесеверотаежные, в основном лапландские) лишайниковые сосняки и ельники отнесены к особой ассоциации Flavocetrario-P. Morozova 2008. Ее диагностическими видами выступают *Cladina mitis*, *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria ericetorum*, *Stereocaulon grande*, *Dicranum drummondii*, *D. fuscescens* s.l., *Nephroma arcticum*, *Cladonia macrophylla*, *C. cenotea*, *C. chlorophaea*, а также *Vaccinium uliginosum*. Данный синтаксон в большей степени соответствует Empetro-Cladino-P. betuletosum, хотя многие из диагностических видов Flavocetrario-P. в принятой нами системе классификации характеризуют иные синтаксоны либо вообще не служат детерминантами. Северотаежные скальные сосняки выделены в особую субассоциацию Flavocetrario-P. racomitrietosum (Rutkovski 1933) Neshataev et Neshataeva 2002 с диагностическими видами *Cladonia cariosa*, *Racomitrium microcarpon*, *Cetraria odontella*, *Arctoparmelia centrifuga* [124]. С этим синтаксономическим решением нельзя не согласиться.

Авторы признательны Д.Е. Гимельбранту (СПбГУ) за определение сборов лишайников, доктору биологических наук, проф. В.И. Василевичу (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) и доктору биологических наук В.В. Горшкову (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) за ценные консультации при написании статьи.

### Литература

1. Рысин Л.П. Сосновые леса европейской части СССР. М. : Наука, 1975. 212 с.
2. Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 289 с.
3. Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб. : СПбНИИЛХ, 2005. 382 с.
4. Громцев А.Н. Ландшафтная экология таежных лесов: Теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2000. 144 с.
5. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.
6. Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1954. Вып. 9. С. 76–149.
7. Пушкина Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Труды Лапландского государственного заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5–125.
8. Чижев Б.Е., Санникова Н.С. Пожароустойчивость растений травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Зауралья // Лесоведение. 1978. № 5. С. 67–76.
9. Kershaw K.A. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada // Canadian Journal of Botany. 1977. Vol. 55. P. 393–410.
10. Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 6. С. 818–828.
11. Самойлов Ю.И., Ипатов В.С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биол. 1995. Вып. 4, № 24. С. 58–66.

12. Gorshkov V.V., Bakkal I.J. Species richness and structure variations of Scots pine forest communities during the period of 5 to 210 years after fire // *Silva Fennica*. 1996. Vol. 30, № 2–3. P. 329–349.
13. Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart : Ulmer, 1996. 839 S.
14. Горшков В.В., Баккал И.Ю. Нижние ярусы хвойных лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб. : БВМ, 2009. С. 197–228.
15. Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Основные этапы восстановительной динамики северотаежных лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб. : БВМ, 2009. С. 228–236.
16. Kershaw K.A., Rouse W.R. Studies on lichen-dominated systems. I. The water relations of *Cladonia alpestris* in spruce-lichen woodland in northern Ontario // *Canadian Journal of Botany*. 1971a. Vol. 49. P. 1389–1399.
17. Kershaw K.A., Rouse W.R. Studies on lichen-dominated systems. II. The growth pattern of *Cladonia alpestris* and *Cladonia rangiferina* // *Canadian Journal of Botany*. 1971b. Vol. 49. P. 1401–1410.
18. Daniëls F.J.A. Succession in lichen vegetation on Scots pine stumps // *Phytocoenologia*. 1993. Vol. 23. P. 619–623.
19. Krüger O., Daniëls F.J.A. A short account on lichen succession on cut surfaces of Scots pines // *Herzogia*. 1998. Vol. 13. P. 231–233.
20. Macfarlane J.D., Kershaw K.A., Webber M.R. Physiological-environmental interactions in lichens. XVII. Phenotypic differences in the seasonal pattern of net photosynthesis in *Cladonia rangiferina* // *New Phytologist*. 1983. Vol. 94. P. 217–233.
21. Kershaw K.A., Field G.F. Studies on lichen-dominated systems. XV. The temperature and humidity profiles in a *Cladonia alpestris* mat // *Canadian Journal of Botany*. 1975. Vol. 53. P. 2614–2620.
22. Василевич В.И., Бибикова Т.В. Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосняки Восточной Европы // Ботанический журнал. 2010а. Т. 95, № 5. С. 601–617.
23. Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М. : Сельхозгиз, 1931. 328 с.
24. Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Труды Геоморфологического института. Л., 1932. Вып. 4. 376 с.
25. Корчагин А.А. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника // Труды Печорско-Ыльчского заповедника. 1940. Вып. 2. С. 5–415.
26. Яковлев Ф.С., Воронова В.С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск : Гос. изд-во КАССР, 1959. 190 с.
27. Кучеров И.Б., Кутенков С.А., Максимов А.И. и др. Незаболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» (Карелия) // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 10. С. 1515–1535.
28. Василевич В.И., Бибикова Т.В. Сосняки брусничные и черничные Европейской России // Ботанический журнал. 2010б. Т. 95, № 10. С. 1380–1395.
29. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск : Изд-во ТМК-Пресс, 2007. 304 с.
30. Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.
31. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лиственничные леса северо-востока Европейской России. I. Предтундровые и подгольцовые редколесья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 3 (11). С. 81–109.
32. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья–95, 1995. 991 с.
33. Ignatov M.S., Afonina O.M. Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 1–85.

34. Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N. Checklist of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 87–127.
35. Viikainen O., Ahti T., Kuusinen M. et al. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // *Norrlinia*. 1997. № 6. P. 1–123.
36. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижигов О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
37. Лопатин В.Д., Волков А.Д., Воронова Т.Г. Метод экоценотических координат при изучении лесов таежной зоны // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск : Кар. филиал АН СССР, 1985. С. 159–180.
38. Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1978. 302 с.
39. Huhtén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer : 3 t. Königstein : Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.
40. Александрова В.Д., Юрковская Т.К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л. : Наука, 1989. 64 с.
41. Виликайнен М.И. Типы сосновых лесов Карелии // Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск : Кар. филиал АН СССР, 1974. С. 22–31.
42. Кучеров И.Б., Головина Е.О., Чепинога В.В., Гимельбрант Д.Е. и др. Сосновые леса и редколесья Карельского берега Белого моря (Республика Карелия) // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биogeogr. 2009. № 4. С. 30–52.
43. Кучеров И.Б., Головина Е.О., Гимельбрант Д.Е., Чепинога В.В. Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосновые леса и редколесья Керетского Беломорья // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биол. 2010. № 1. С. 44–54.
44. Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // *Phytocoenologia*. 1981. Vol. 9, № 1–2. P. 53–250.
45. Скарлыгина-Уфимцева М.Д., Плахотина Е.Е. Биогеохимические особенности массива ультраосновных пород Петусъярви (Юго-Западная Карелия) // Современные проблемы биогеографии. Л. : Изд-во ЛГУ, 1980. С. 78–100.
46. Шиманюк А.П. Опыт изучения северных лесов. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1931. 106 с.
47. Гаврилов К.А., Карпов В.Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Труды Института леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 5–119.
48. Чертов О.Г. Определение типов гумуса лесных почв. Л. : ЛенНИИЛХ, 1974. 16 с.
49. Архипов С.С. Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза. М. : Гослестех издат, 1932. 77 с.
50. Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л. : Наука, 1972. 173 с.
51. Усков С.П. Типы лесов Карелии. Петрозаводск : Кн. изд-во, 1930. 87 с.
52. Рутковский В.И. Типы лесов Кемского края АКССР // Труды Института изучения леса АН СССР. 1933. Т. 1. С. 1–97.
53. Морозова О.В., Коротков В.Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 5. С. 56–78.
54. Смирнова З.Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Труды Петергофского естественно-научного института. 1928. № 5. С. 119–258.
55. Ниценко А.А. Сосновые леса Ленинградской области // Вестник Ленинградского университета. 1960. Сер. 3. Биол. Вып. 4, № 21. С. 22–33.
56. Самбук С.Г. Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов северо-запада Европейской части СССР // Ботанический журнал. 1986а. Т. 71, № 11. С. 1468–1479.
57. Cajander A.K. Über Waldtypen in allgemeinen // *Acta Forestalia Fennica*. 1921. Vol. 20, № 1. 41 s.

58. *Jalas J.* Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen // *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae*. Vanamo. 1950. Vol. 24, № 1. 360 s.
59. *Kalela A.* Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen // *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae*. Vanamo. 1961. Vol. 16 (suppl.). S. 65–83.
60. *Kujala V.* Über die Waldtypen der südlichen Hälfte Finnlands // *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae*. Vanamo. 1961. Vol. 16 (suppl.). S. 14–22.
61. *Kujala V.* Forest site types of Finland // *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*. 1979. Vol. 92, № 8. P. 1–45.
62. *Oksanen J., Ahti T.* Lichen-rich pine forest vegetation in Finland // *Annales Botanici Fennici*. 1982. Vol. 19, № 4. P. 275–301.
63. *Påhlsson L.* Vegetationstyper i Norden. Köpenhamn: Nordiska Ministerrådet, 1994. 627 s.
64. *Соловьев Ф.А.* Материалы к типологии островных боров Притоболья и южной части Челябинской области // *Труды Института биологии УФ АН СССР*. 1960. Вып. 19. С. 77–96.
65. *Василевич В.И.* К типологии лишайниковых и брусничных боров // *Вестник Ленинградского университета*. 1961. Сер. 3. Биол. Вып. 2, № 9. С. 5–15.
66. *Карпенко А.С.* Сосновые леса. Североевропейские сосновые леса // *Растительность европейской части СССР*. Л. : Наука, 1980. С. 117–133.
67. *Matuszkiewicz W.* Zur Systematik der natürlichen Kiefernwälder des mittel- und ost-europäischen Flachlandes // *Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft Gem. N.F.* 1962. Bd 9. S. 145–186.
68. *Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J.-M.* Przegląd fitysoecologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 2. Bory sosnowe // *Phytocoenosis*. 1973. Vol. 2, № 4. P. 273–356.
69. *Passarge H.* Zur soziologischen Gliederung von Kiefernwäldern in nordöstlichen Mitteleuropa // *Archiv für Forstwesen (Berlin)*. 1963. Bd. 12, № 11. S. 1159–1176.
70. *Ниценко А.А.* О фитоценотипах // *Ботанический журнал*. 1965. Т. 50, № 6. С. 797–810.
71. *Василевич В.И.* Сухотравные сосняки Восточной Европы // *Ботанический журнал*. 2009. Т. 94, № 11. С. 1601–1613.
72. *Самбук Ф.В.* Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна р. Облы, притока р. Луги // *Труды Ботанического музея АН СССР*. 1930. Т. 22. С. 277–310.
73. *Санников С.Н.* Циклически эрозивно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // *Экология*. 1983. № 1. С. 10–20.
74. *Санников С.Н.* Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М. : Наука, 1992. 264 с.
75. *Полухтов К.К.* Растительность Свердловской области // *Ученые записки Смоленского педагогического института*. 1958. Вып. 6. С. 3–317.
76. *Самбук Ф.В.* Печорские леса // *Труды Ботанического музея АН СССР*. 1932. Т. 24. С. 63–245.
77. *Андреев В.Н.* Лесная растительность южного Тимана // *Труды Полярной комиссии*. 1935. Т. 24. С. 7–64.
78. *Колесников Б.П.* Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л. : Наука, 1985. 216 с.
79. *Говорухин В.С.* Растительность бассейна р. Илыча (Сев. Урал) // *Труды Общества по изучению Урала, Сибири и Дальнего Востока*. М., 1929. Т. 1. С. 1–106.
80. *Игошина К.Н.* Растительность северной части Верхне-Камского округа Уральской области // *Труды Биологического института Пермского университета*. 1930. Т. 3, вып. 2. С. 73–176.
81. *Лащенкова А.Н.* Сосновые леса // *Производительные силы Коми АССР*. Сыктывкар, 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 126–156.

82. Мартыненко В.А. Светлохвойные леса // Леса Республики Коми. М. : Дизайн. Информация. Картография, 1999. С. 105–131.
83. Игошина К.Н. Растительность Урала // Труды БИН АН СССР. 1964. Сер. 3. Геобот. Вып. 16. С. 83–230.
84. Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смологонов Е.П. Лесорастительные условия и типы леса Свердловской области. Свердловск : Ин-т экол. растений и животных УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
85. Горчаковский П.Л. Сосновые леса Приобья как зональное ботанико-географическое явление // Ботанический журнал. 1949. Т. 34, № 5. С. 524–538.
86. Полякова М.А., Ермаков Н.Б. Классификация сосновых лесов боровых лент Минусинской межгорной котловины (Южная Сибирь) // Растительность России. 2008. № 13. С. 82–105.
87. Елизарьева М.Ф. К изучению растительности низовий р. Дубчеса (левого притока р. Енисей) // Растительный покров Красноярского края. Новосибирск : РИО СО АН СССР, 1964. Вып. 1. С. 48–59.
88. Лащинский Н.Н. Сосновые леса бассейна р. Шишиной // Растительность правобережья Енисей (южная часть Красноярского края). Новосибирск : Наука, 1971. С. 313–326.
89. Каменецкая И.В., Михайленко М.М., Савин Е.Н. Сосновые леса юго-западного Приангарья // Типы лесов Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 52–107.
90. Sjörs H. Forest regions // Acta Phytogeografica Suecica. 1965. Vol. 50: Plant cover of Sweden. P. 48–63.
91. Ниценко А.А. О процессах развития растительности на обнаженных скалах // Ученые записки Ленинградского университета. Сер. биол. наук. 1951, № 143. Вып. 30. С. 86–111.
92. Солоневич К.И., Солоневич Н.Г. Геоботанический очерк района между станциями Кивач и Кяппесельга Кировской железной дороги (Карелия) // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1936. Вып. 3. С. 395–459.
93. Дмитриева Е.В. Лишайниковые сосняки северо-запада Карельского перешейка // Вестник Ленинградского университета. 1979. Сер. 3. Биол. Вып. 3, № 18. С. 59–71.
94. Самбук С.Г. Классификация сосновых лесов Северного Приладожья // Ботанический журнал. 1986. Т. 71, № 4. С. 441–449.
95. Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Динамическая классификация сосново-еловых лесов на скалах // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 2. С. 13–24.
96. Самбук С.Г., Журбенко М.П. Классификация сосновых лесов бассейна р. Ливы (юго-запад Кольского полуострова) // Труды I Молодежной конференции ботаников г. Ленинграда. Л., 1986. Ч. 2. С. 155–157. Деп. в ВИНТИ 25,09,86, № 6847а-В-86.
97. Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А. и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 4. С. 3–15.
98. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. 7-е изд. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1949. 455 с.
99. Кучеров И.Б., Загидуллина А.Т. Самовосстановление растительных сообществ: примеры, механизмы, подходы к описанию // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62, № 5. С. 410–424.
100. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. : Наука, 1983. 203 с.
101. Никольский П.Н., Изотов И.И. Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1936. Вып. 3. С. 345–394.
102. Салазкин А.С. Очерк растительности бассейна р. Умбы // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1936. Вып. 3. С. 69–139.
103. Леонтьев А.М. Растительность Беломорско-Кулойской части Северного края // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1937. Вып. 2. С. 81–222.

104. Солоневич К.И. Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1934. Вып. 1. С. 53–87.
105. Соколова Л.А. Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия) // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1936. Вып. 3. С. 241–306.
106. Соколова Л.А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1937. Вып. 2. С. 9–80.
107. Львов П.Н., Ипатов Л.Ф. Лесная типология на географической основе. Архангельск : Сев.-Зап. кн. изд-во, 1976. 195 с.
108. Чертовской В.Г., Волосевич И.В. Основные типы сосновых и еловых северотаежных лесов // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М. : Лесная промышленность, 1967. С. 23–35.
109. Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф. и др. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб. : Гос. природн. заповедник «Верхне-Тазовский», 2002. 154 с.
110. Щербаков И.П. Введение в типологию среднетаежных лесов Якутии // Исследования растительности и почв в лесах северо-востока СССР. Иркутск : Кн. изд-во, 1971. С. 3–33.
111. Щербаков И.П. Лесной покров северо-востока СССР. Новосибирск : Наука, 1975. 344 с.
112. Семенова-Тян-Шанская А.М. Сосновые леса // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М 1: 4 000 000. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. С. 217–248.
113. Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // Vegetatio. 1990. Vol. 86, № 1. P. 39–70.
114. Игошина К.Н. К изучению растительности Енисейского края // Труды БИН АН СССР. 1951. Сер. 3. Геобот. Вып. 7. С. 331–336.
115. Сукачев В.Н. Растительность верхней части бассейна реки Тунгира Олекминского округа Якутской области // Труды Амурской экспедиции. 1912. Вып. 16. 280 с.
116. Шенников А.П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1941. Вып. 4. С. 35–46.
117. Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М. ; Л. : Наука, 1966. 94 с.
118. Репневский В.В. Естественное возобновление в сосняках Мурманской области // Лесное хозяйство. 1963. № 9. С. 11–16.
119. Цветков В.Ф. Роль предварительного возобновления сосны при формировании древостоев в лишайниковых и брусничных борах Кольского полуострова : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л. : ЛТА им С.М. Кирова, 1971. 24 с.
120. Цветков В.Ф., Семенов Б.А. Сосняки Крайнего Севера. М. : Агропромиздат, 1985. 115 с.
121. Некрасова Т.П. Очерк растительности Лапландского заповедника // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1935. Т. 64, вып. 2. С. 239–272.
122. Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 1. С. 99–121.
123. Некрасова Т.П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Труды Лапландского государственного заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 7–176.
124. Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А. Классификация боральных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. 2008. № 13. С. 61–82.
125. Коровкин А.А. Геоботанический очерк Хибинского массива // Известия Государственного русского географического общества. 1934. Т. 66, вып. 6. С. 787–825.

126. Аврорин Н.А., Качурин М.Х., Коровкин А.А. Материалы по растительности Хибинских гор // Труды СОПС АН СССР. Сер. Кольск. 1936. Вып. 11. С. 3–95.
127. Любимова А.А. Растительность и почвы побережья оз. Ловозеро (Кольский полуостров) // Труды БИН АН СССР. 1937. Сер. 3: Геобот. Вып. 2. С. 345–489.
128. Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. Teil I. Lapponia Varsugae // Memories de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie. Kaunas : Valstubes Spaustuve, 1923. 246 S.
129. Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. Teil II. Lapponia Ponojensis und Lapponia Imandrae // Memories de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie. Kaunas : Valstubes Spaustuve, 1927. S. 135–356.
130. Васильев С.В. Сосновые редколесья севера Западной Сибири // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 4. С. 87–99.
131. Громцев А.Н., Литинский П.Ю., Петров Н.В. и др. Лесной покров // Скальные ландшафты Карельского побережья Белого моря: природные особенности, хозяйственное освоение, меры по сохранению. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2008. С. 51–61.
132. Юрковская Т.К. Структура растительного покрова северо-запада Карелии на примере окрестностей озера Контокки // Пути изучения и освоения болот северо-запада европейской части СССР. Л. : Наука, 1974. С. 32–36.
133. Вехов В.Н. Растительность Кемь-Лудского архипелага // Труды Кандалакшского заповедника. 1969. Вып. 7. С. 60–125.
134. Вехов В.Н., Георгиевский А.Б. Сосновые леса Ковдского полуострова и острова Великого // Флора и растительность заповедников РСФСР. М. : ЦНИИЛ Главохоты РСФСР, 1981. С. 63–80.
135. Назимова Д.И. Алтай-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1980. С. 26–149.
136. Панарин И.И. Леса Читинского Забайкалья. Новосибирск : Наука, 1977. 232 с.
137. Тюлина Л.А. Лесная растительность средней и нижней части бассейна р. Учтура. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 147 с.
138. Kielland-Lund J. Syntaxonomy of Norwegian forest vegetation // Phytocoenologia. 1994. Vol. 24. P. 294–310.

Поступила в редакцию 03.04.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 46–80*

doi: 10.17223/19988591/19/4

Илья В. Кучеров<sup>1</sup>, Andrei A. Zverev<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, Saint-Petersburg, Russia

<sup>2</sup> Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

### SCOTS PINE-LICHEN FORESTS IN THE MIDDLE AND NORTHERN TAIGA OF EUROPEAN RUSSIA

*Following the dominant-floristic approach to vegetation, 9 syntaxa of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests and open woodlands with fruticose lichen ground cover dominated by *Cladina* spp. (*C. arbuscula*, *C. rangiferina*, and *C. stellaris*), namely 2 associations with 5 subassociations and 8 variants, were distinguished in the northern and middle taiga of European Russia (all the units are given in the synoptic table). All the communities are subject to periodic fire; the postfire succession differences due to lichen ecology and canopy density are briefly discussed at the beginning of the paper in general accordance with the classical works by K.W. Kershaw.*

The **Cladino-Pinetum** (P.) with no dwarfshrub layer or that of *Calluna vulgaris* with the admixture of *Vaccinium vitis-idaea* is a southern and middle taiga syntaxon, also distributed in the south of the northern taiga subzone. It is subdivided into 2 subassociations, the **typicum** and **polytrichetosum communis**, growing on sand and on silicate rock, respectively. The petrophytic subass. **polytrichetosum** is distinguished due to local paludification in the cliff «pockets» which results in the presence of *Polytrichum commune* and *Sphagnum* spp. sect. *Acutifolia*. The rock plants *Polypodium vulgare* and *Cladonia macrophylla* are also typical together with *Juniperus communis* and *Hieracium umbellatum*.

The **Empetro-Cladino-P.** is the northern taiga unit with a dwarfshrub layer with the participation of the hypoarctic ericoid species like *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, and *Ledum palustre*, also with the moss *Dicranum fuscescens*. It is subdivided into the 3 subordinate subassociations, the **typicum** and **betuletosum czerepanovii** occurring on sand in the southern and the northern belts of the subzone, respectively, and the **arctoparmelietosum** restricted to rock outcrops throughout the subzone. The northernmost subass. **betuletosum** is typical of the presence of the arctic-alpine lichens like *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*, *Nephroma arcticum*, and *Flavocetraria nivalis*, also the hypoarctic plants like *Betula czerepanovii* and *Arctous alpina*, and the northern-boreal moss *Dicranum drummondii*. The petrophytic subass. **arctoparmelietosum** is marked by the dark-coniferous forest mesophytes like *Trientalis europaea* and *Linnaea borealis*. The both petrophytic subassociations are typical of *Betula pendula*, *Avenella flexuosa*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum scoparium*, and *Racomitrium microcarpon*; *Arctoparmelia centrifuga* appears dominant but not determinant on bare rock.

The association distribution mainly follows the subzonal pattern, although the ranges of both the associations overlap in the southern belt of the northern taiga subzone. The subassociations differ due to both the climate (the **Empetro-Cladino-P. typicum** vs. **betuletosum czerepanovii**), and the bedrock (the Fennoscandian petrophytic **Cladino-P. polytrichetosum** and **arctoparmelietosum** vs. psammophytic units with wider distribution). Variants of the psammophytic subassociations are subdivided into the western and the eastern ones due to presence/absence of the same group of species (*Calluna vulgaris*, *Festuca ovina* and *Cladonia cornuta*, common to the west and replaced by *Calamagrostis epigeios* and *Chamaenerion angustifolium* to the east of the Mezen R.). Whereas the northern-boreal petrophytic subassociation variants are governed by previous fire intensity: after the most severe fire, the var. **Arctostaphylos uva-ursi** is observed.

**Key words:** *Pinus sylvestris*, Scots pine-lichen forests, northern taiga, middle taiga, European Russia, classification of vegetation.

Received April 3, 2012

## ЗООЛОГИЯ

УДК 591.5:595.2: 595.762  
doi: 10.17223/19988591/19/5

А.С. Бабенко, С.А. Нужных

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

### ФАУНА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ ХИЩНЫХ ГЕРПЕТОБИОНТОВ ЯГОДНЫХ НАСАЖДЕНИЙ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО УЧАСТКА СИБИРСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА г. ТОМСКА

#### СООБЩЕНИЕ 1. ФАУНА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ ЖУЖЕЛИЦ (Coleoptera: Carabidae)

Показана специфика фауны и сезонной динамики активности жуужелиц на плантациях ягодных культур и в окружающих биотопах экспериментального участка Сибирского ботанического сада, расположенного в окрестностях г. Томска. Учеты жуужелиц проведены с помощью ловушек Барбера на плантациях смородины, земляники, в березовом лесу и в тополевых насаждениях. Установлено, что население жуужелиц представлено 33 видами, при доминировании *Carabus regalis* F.-W., *Pterostichus melanarius* Ill., *Poecilus cupreus* L. и *P. versicolor* Sturm. Единственным доминантом для всех обследованных биотопов является *C. regalis* (10,73–20,48%). Жуки активны на протяжении всего теплого периода года, в ловушках встречались с третьей декады мая. В каждом биотопе отмечены два в разной степени выраженных пика численности жуужелиц. На «лесных» участках пик активности доминирующих видов приходится на середину июня, а на плантациях ягодников – на вторую половину лета. Различия в характере сезонной динамики активности жуужелиц определяются рядом факторов, среди которых важнейшими, по всей видимости, являются места зимовки жуков, микроклиматические условия местообитания и наличие пищи. В результате почвенных раскопок установлено, что большинство представителей семейства жуужелиц зимует на стадии имаго в подстилке и верхних слоях почвы в древесных насаждениях, включая участки березового леса, тополевых посадок и плодовых насаждений. Таким образом, июньский пик активности жуужелиц на «лесных» участках связан с массовым выходом жуков с мест зимовки и поисками добычи в близлежащих местообитаниях. На плантации ягодных культур большая часть жуужелиц мигрирует, по всей видимости, в середине и во второй половине вегетационного периода. Высокой активности жуужелиц в это время способствует еще и хорошая трофическая база в виде накапливающихся в растительном опаде личинок и имаго мелких насекомых.

**Ключевые слова:** Carabidae; Сибирский ботанический сад; фауна; сезонная динамика активности.

## Введение

Основу фауны хищных жесткокрылых-герпетобионтов в условиях Сибири составляют жесткокрылые насекомые: жужелицы (Carabidae) и коротконадкрылые жуки – стафилиниды (Staphylinidae). В мировой фауне известно не менее 25 000 видов жужелиц и около 40 000 видов стафилинид [1, 2]. Обладая широким спектром питания, жесткокрылые-герпетобионты играют важную роль в регуляции численности беспозвоночных в агроэкосистемах.

Имеется ряд работ, в которых содержатся сведения о жужелицах и стафилинидах в различных агроценозах преимущественно на территории Европы и Северной Америки; более подробно изучались герпетобионты на овощных и картофельных полях, а также на полях злаковых культур [3–8]. Относительно лучше в настоящее время изучена фауна и экология жужелиц; экология коротконадкрылых жуков агроценозов достаточно подробно исследована лишь в некоторых странах Западной Европы [9–12].

На территории России детальные исследования герпетобионтов в агроценозах проводились лишь в некоторых центральных и южных регионах европейской части страны [13–19]. Сведения об экологии герпетобионтов агроценозов Сибири имеются в нескольких, преимущественно фаунистических работах [20–22]. В большинстве опубликованных работ отмечается, что в отличие от обитателей естественных лесных и луговых экосистем герпетобионты в агроценозах характеризуются очень нестабильной численностью [7, 12–14].

Сравнительный анализ структуры и динамики населения герпетобионтов восточно-европейских и сибирских агроценозов показал, что основу фауны всех сельскохозяйственных угодий составляют широко распространенные эвритопные виды. Формирование комплексов стафилинид сибирских агроценозов в большей степени идет за счет лесных элементов фауны; трофическая структура населения стафилинид агроценозов, окруженных лесными экосистемами, отличается от таковой в агроценозах степной и лесостепной зон [23].

В настоящей работе приводятся материалы по фауне и сезонной динамике активности жужелиц в ягодных насаждениях и сопредельных естественных биотопах на территории экспериментального участка Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (СибБС). Сведения о стафилинидах – второй основной группе хищных напочвенных жесткокрылых – будут приведены в следующем сообщении.

## Материалы и методики исследования

Сбор материала проводился на протяжении вегетационного периода (с середины мая по конец сентября) 2009 г. на территории опытного участка СибБС, расположенного в юго-восточной части г. Томска. Для сбора герпетобионтов использовались ловушки Барбера [24], размещаемые в линию

в количестве 10 шт. на каждом учетном участке с интервалом 2 м между ловушками. В качестве ловушек использовались пластиковые стаканы емкостью 200 мл с диаметром входного отверстия 8 см. Ловушки были заполнены фиксирующей жидкостью (4%-ный раствор формалина). Линии ловушек были размещены на посадках земляники трехлетнего возраста, на посадках черной смородины семилетнего возраста, а также в тополевой лесополосе, расположенной в непосредственной близости от ягодников, и в произрастающем на территории СибБС березовом лесу.

Выборка герпетобионтов из ловушек осуществлялась один раз в 10 суток. За время полевых исследований было собрано около 2 700 экземпляров имаго жужелиц. Названия родов жужелиц в данной работе приводятся в систематическом порядке по каталогу О.Л. Крыжановского с соавт. [1].

### Результаты исследования и обсуждение

На территории экспериментального участка СибБС отмечено 33 вида жужелиц, относящихся к 17 родам (таблица).

#### Видовой состав и биотопическое распределение жужелиц на территории экспериментального участка СибБС в 2009 г. (обилие вида, %)

| Вид                                 | Биотоп            |                   |               |                      | Всего на всех участках |
|-------------------------------------|-------------------|-------------------|---------------|----------------------|------------------------|
|                                     | Посадки земляники | Посадки смородины | Березовый лес | Тополовая лесополоса |                        |
| 1                                   | 2                 | 3                 | 4             | 5                    | 6                      |
| <i>Calosoma investigator</i> Ill.   | —                 | 0,19              | —             | 0,09                 | 0,07                   |
| <i>Carabus aeroginosus</i> F.-W.    | —                 | 0,19              | 7,43          | 0,74                 | 1,82                   |
| <i>C. granulatus</i> L.             | 3,94              | 11,13             | —             | 0,37                 | 3,12                   |
| <i>C. regalis</i> F.-W.             | 10,73             | 18,04             | 13,57         | 20,48                | 16,60                  |
| <i>Notiophilus palustris</i> Duft.  | —                 | —                 | 0,19          | 0,09                 | 0,07                   |
| <i>Loricera pilicornis</i> F.       | 0,18              | 0,19              | —             | —                    | 0,07                   |
| <i>Broscus cephalotes</i> L.        | 0,89              | 0,58              | —             | 0,37                 | 0,45                   |
| <i>Blemus discus</i> F.             | 0,18              | 0,19              | —             | 0,37                 | 0,22                   |
| <i>Trechus</i> sp.                  | —                 | 0,19              | 2,97          | 0,74                 | 0,93                   |
| <i>Bembidion lampros</i> Hbst.      | 0,18              | —                 | —             | —                    | 0,04                   |
| <i>B. quadrimaculatum</i> L.        | 1,97              | 0,38              | —             | 0,47                 | 0,67                   |
| <i>B. properans</i> Steph.          | 0,36              | —                 | —             | —                    | 0,07                   |
| <i>Patrobis atrorufus</i> Stroem.   | —                 | —                 | —             | 0,09                 | 0,04                   |
| <i>Poecilus cupreus</i> L.          | 14,49             | 3,26              | —             | 20,20                | 11,70                  |
| <i>P. versicolor</i> Sturm.         | 11,45             | 2,50              | —             | 37,15                | 17,68                  |
| <i>P. lepidus</i> Leske.            | 1,97              | —                 | 0,19          | 1,40                 | 1,00                   |
| <i>Pterostichus melanarius</i> Ill. | 28,09             | 22,65             | 5,58          | 2,33                 | 12,26                  |
| <i>P. oblongopunctatus</i> F.       | —                 | 0,58              | 10,22         | 2,70                 | 3,23                   |
| <i>P. niger</i> Schall.             | 4,11              | 7,29              | 3,35          | 4,47                 | 4,72                   |
| <i>P. magus</i> Esch.               | —                 | 0,38              | 21,38         | 1,12                 | 4,79                   |
| <i>P. maurusiacus</i> Mnnh.         | —                 | —                 | 0,19          | —                    | 0,04                   |
| <i>Calathus halensis</i> Schall.    | 0,72              | 1,15              | —             | —                    | 0,37                   |
| <i>C. micropterus</i> Duft.         | —                 | —                 | 5,39          | 0,19                 | 1,15                   |

Окончание таблицы

| 1                                 | 2         | 3         | 4         | 5         | 6         |
|-----------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Agonum sexpunctatum</i> L.     | 0,36      | —         | —         | —         | 0,07      |
| <i>A. gracilipes</i> Duft.        | 0,18      | —         | —         | —         | 0,04      |
| <i>Platynus assimile</i> Pk.      | —         | 2,88      | 29,00     | 4,84      | 8,28      |
| <i>Synuchus vivalis</i> Pk.       | —         | 0,58      | 0,36      | 0,28      | 0,30      |
| <i>Curtonatus aulicus</i> Pz.     | —         | 0,77      | —         | —         | 0,15      |
| <i>Anisodactylus signatus</i> Pz. | 0,18      | —         | —         | —         | 0,04      |
| <i>A. binotatus</i> F.            | 1,43      | 0,96      | 0,18      | 0,09      | 0,56      |
| <i>Harpalus rufipes</i> Deg.      | 16,82     | 25,53     | —         | 0,47      | 8,62      |
| <i>H. affinis</i> Schrnk.         | 1,06      | 0,39      | —         | 0,85      | 0,64      |
| <i>H. distinguendus</i> Duft.     | 0,71      | —         | —         | 0,1       | 0,19      |
| <b>Итого видов</b>                | <b>21</b> | <b>22</b> | <b>14</b> | <b>24</b> | <b>33</b> |

Население жужелиц изученной территории характеризуется доминированием четырех видов, доля каждого из которых составляет более 10% от общей численности собранных представителей семейства. К ним относятся: *Carabus regalis* F.-W. (16,60%), *Pterostichus melanarius* Ill. (12,26%), *Poecilus cupreus* L. (11,70%), *Poecilus versicolor* Sturm. (17,68%). К числу субдоминантов можно отнести *Harpalus rufipes* Deg. (8,62%) и *Platynus assimile* Pk. (8,28%), остальные жужелицы встречались значительно реже.

По ранее опубликованным данным, самым многочисленным видом среди жужелиц агроценозов является *H. rufipes*. В лесной и лесостепной зонах России это один из самых массовых видов жужелиц на полях, в садах, населенных пунктах, а также на опушках лесов, в рекреационных лесах, на лугах с выпасом скота [14, 19, 25–27]. В степной зоне *H. rufipes* встречается в байрачных лесах, лесополосах, на полях в пойме рек, на орошаемых землях [16, 29, 30]. На экспериментальном участке СибБС данный вид доминировал на ягодниках; на посадках черной смородины его относительная численность была выше, чем других жужелиц (25,53%).

Другой доминирующий на наших ягодных культурах вид – *P. melanarius*. По ранее опубликованным данным, в лесной и лесостепной зонах европейской части России он встречается, главным образом, в лесах, парках, садах, нередко на лугах и полях и даже в городских зеленых насаждениях [14, 16, 26]. В степной зоне этот вид обитает лишь в лесах, в зарослях пойменных кустарников и редко встречается в агроценозах [16, 29].

Обычный в наших сборах *P. cupreus* является типичным лугово-полевым видом в условиях лесной и лесостепной зон европейской части России; предпочитает задерненные почвы на плакоре. В степной зоне он обитает на полянах, в лесах и на полях, но только в условиях поймы и при поливном земледелии [17, 26, 28, 29]. На экспериментальном участке СибБС *P. cupreus* доминирует в тополевой лесополосе (20,20%), а также на посадках земляники (14,49%). Численность близкого к предыдущему виду *P. versicolor* на участке тополевой лесополосы еще выше (37,15%), а на посадках земляники он несколько уступает *P. cupreus* и составляет 11,45%.

*Carabus regalis* ранее был отмечен как доминантный вид на овощных полях на юге Сибири [30] и в зерновых агроценозах [20] в Новосибирской области. В то же время на крестоцветных культурах юга таежной зоны Западной Сибири уровень доминирования этого вида достигал 51,20% [32]. На экспериментальном участке СибБС *C. regalis* является единственным доминантом для всех обследованных биотопов: его доля в общем количестве жужелиц варьировала от 10,73% на посадках земляники до 20,48% на участке тополевой лесополосы.

В березовом лесу, примыкающем к насаждениям ягодных культур, к числу доминантов относятся *Pterostichus oblongopunctatus* F., *P. magus* Esch. и *Platynus assimile* Pk. (10,22; 21,38; 29,00% соответственно). Представители этих трех видов в других биотопах отмечены единично.

Анализ сезонной динамики численности жужелиц показал, что жуки активны на протяжении всего теплого периода года; отдельные экземпляры попадались в почвенных пробах с начала мая, а в ловушках они встречались с самого начала учетов, т.е. с третьей декады мая.

На посадках черной смородины общий характер активности жужелиц определялся подвижностью представителей четырех доминирующих видов (рис. 1). В целом, наблюдается два в разной степени выраженных подъема активности жужелиц на протяжении вегетационного периода. Первый, относительно слабо выраженный пик активности отмечался у всех доминирующих видов во второй декаде июня, а второй – в середине июля (*Carabus granulatus* L.) или в первую декаду августа (*C. regalis*, *H. rufipes* и *P. melanarius*).

Осенний спад численности жуков происходит здесь довольно резко; в третьей декаде августа в ловушки попадались только единичные особи доминантных видов жужелиц, а в сентябре их локомоторная активность не отмечалась. Относительно дольше во второй половине лета сохраняется двигательная активность у *H. rufipes*, а в начале лета относительно выше подвижность у *P. melanarius* (рис. 1). В европейской части России и в Хабаровском крае *H. rufipes* характеризуется как вид с мультисезонной динамикой активности [14, 26, 27]. По нашим наблюдениям, проведенным на ряде крестоцветных культур в Томской области, максимум активности на посадках капусты в г. Асино у данного вида варьировал от третьей декады июня до третьей декады августа [32].

На посадках земляники при схожем в целом составе доминирующих видов основной пик активности жужелиц проявляется в конце лета (рис. 2). Небольшой весенний подъем активности сменяется у всех видов спадом в конце июня. В дальнейшем у двух видов (*P. cupreus*, *H. rufipes*) максимум активности приходится на середину июля, а у трех (*C. regalis*, *P. versicolor* и *P. melanarius*) – на вторую декаду августа. Здесь, в отличие от посадок смородины, осенний спад активности происходит более плавно, а доминантные виды жуков встречаются в ловушках вплоть до третьей декады сентября.

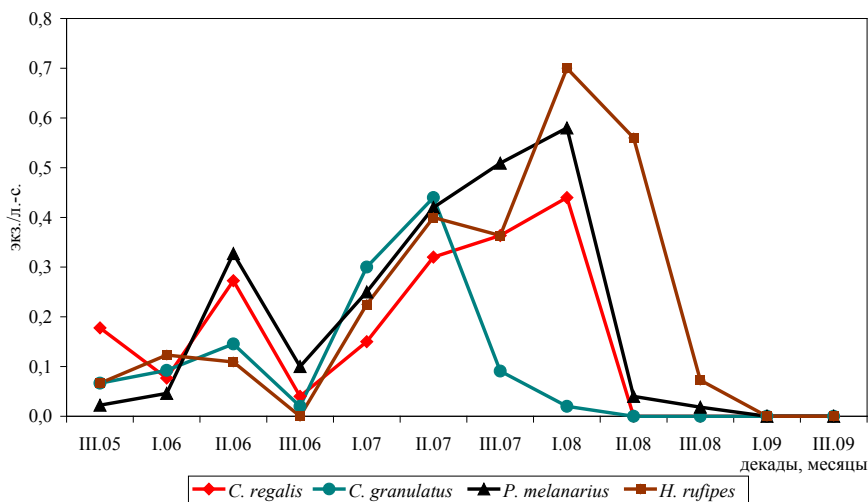


Рис. 1. Сезонная динамика активности доминантных видов жужелиц на посадках черной смородины экспериментального участка СибБС

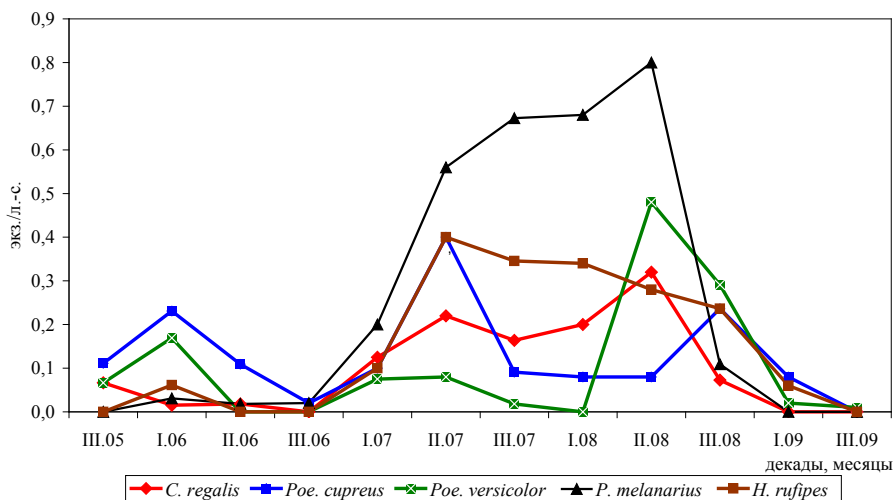


Рис. 2. Сезонная динамика активности доминантных видов жужелиц на посадках земляники экспериментального участка СибБС

На участке березового леса сезонная динамика активности жужелиц имела иной характер по сравнению с посадками ягодников. Здесь доминантные виды жужелиц попадались в ловушках уже в мае, и их активность поднималась до максимальных значений во второй декаде июня (рис. 3).

В конце июня у всех видов наблюдался спад активности, однако он был явно слабее выражен, чем у жужелиц, населяющих ягодные плантации. Вто-

рой пик активности жужелиц в березняке выражен слабее первого и, как правило, более растянут. У доминирующего здесь вида *P. assimile* второй подъем активности приходится на середину июля, а у *C. regalis* – на конец июля. У других видов двигательная активность во второй половине лета плавно снижается и ее второй пик не выражен.

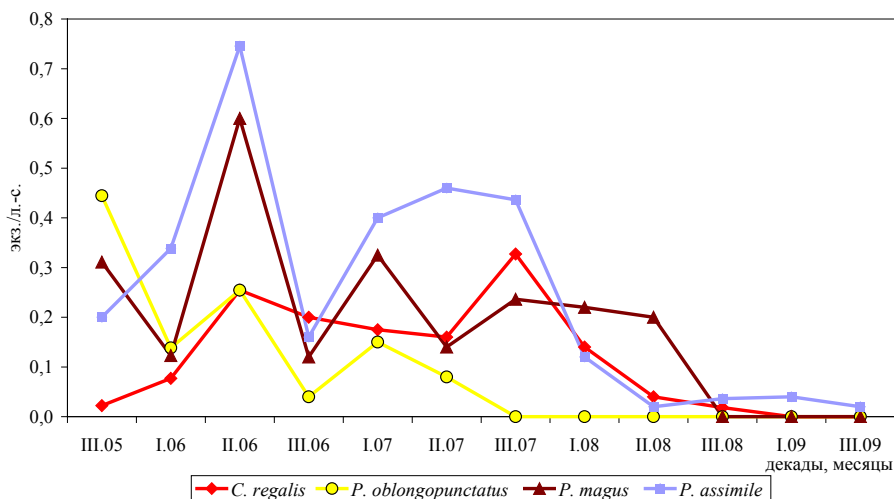


Рис. 3. Сезонная динамика активности доминантных видов жужелиц в березняке на территории экспериментального участка СибБС

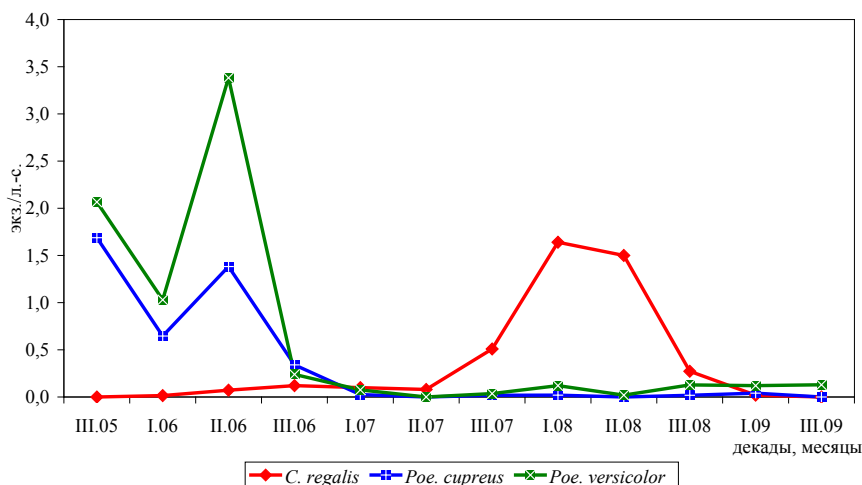


Рис. 4. Сезонная динамика активности доминантных видов жужелиц тополевой лесополосы на территории экспериментального участка СибБС

Наиболее высокая локомоторная активность отмечена для жужелиц, населяющих участок тополевой лесополосы, – до 3,4 экз. / ловушко-сутки для доминирующего здесь *P. versicolor*. Для данного вида, а также для *P. cupreus* характерны высокая активность в начале лета и ее значительный спад начиная с третьей декады июня (рис. 4). В то же время активность *C. regalis*, отдельные особи которого появляются в ловушках лишь со второй декады июня, увеличивается со второй половины июля и достигает своего максимума в первой декаде августа. В начале сентября активность всех доминантных видов жужелиц в тополевой лесополосе близка к нулевым значениям.

### Заключение

Заметные различия в характере сезонной динамики активности жужелиц между плантациями ягодных культур и участками мелколиственного леса определяются рядом факторов, среди которых важнейшими, по всей видимости, являются места зимовки жуков, микроклиматические условия местообитания и наличие пищи. Раскопки почвы для изучения мест зимовки жужелиц, проведенные нами ранее на территории экспериментального участка СибБС, показали, что большинство представителей семейства (включая все виды-доминанты) зимует на стадии имаго в подстилке и верхних слоях почвы в древесных насаждениях, включая участки березового леса, тополевых посадок и плодовых насаждений. Таким образом, июньский пик активности жужелиц на «лесных» участках связан с массовым выходом жуков с мест зимовки и поисками добычи в близлежащих местообитаниях.

На плантации ягодных культур большая часть жужелиц мигрирует, по всей видимости, в середине и во второй половине вегетационного периода. Высокой активности жужелиц в это время способствует еще и хорошая трофическая база в виде накапливающихся в растительном опаде личинок и имаго мелких насекомых.

### Литература

1. Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I. et al. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia ; Moscow : Pensoft, 1995. 281 p.
2. Hermann L. Catalog of the Staphylinidae (Ins., Col.) 1758 to the second millennium. Parts 1–7 // Bulletin American Museum National History. 2001. № 265. P. 4218.
3. Andersen A. Carabidae and Staphylinidae (Coleoptera) in swede and carrot fields in northern and south-western Norway // Fauna Norway. 1985. № 3. P. 12–27.
4. Boiteau G. Activity and distribution of Carabidae, Arachnidae and Staphylinidae in New Brunswick potato fields // Canadian Entomology. 1983. Vol. 115, № 8. P. 1023–1030.
5. Bryan K., Wratten S. The responses of polyphagous predators to prey spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey // Ecological Entomology. 1984. Vol. 9, № 3. P. 251–259.

6. *Coombes D.S.* The predatory potential of polyphagous predators in cereals in relation to timing of dispersal and aphid feeding // *Ecology Aphidophaga*. Vol. 2. 1986. P. 429–434.
7. *Finlayson D., Campbell C.* Carabid and staphylinid beetles from agricultural land in the Lower Fraser Valley, British Columbia // *Journal Entomological Society British Columbia*. 1976. Vol. 73. P. 10–20.
8. *Obrtel R.* Carabidae and Staphylinidae occurring on soil surface in lucerne fields // *Acta Entomologica Bohemoslovakia*. 1968. Vol. 65. P. 5–32.
9. *Dennis P., Wratten S., Sotherton N.* Feeding behaviour of the staphylinid beetle *Tachyporus hypnorum* in relation to it's potential for reducing aphid numbers in wheat // *Annals Applied Biology*. 1990. Vol. 117, № 2. P. 267–276.
10. *Frank T., Reichhart B.* Staphylinidae and Carabidae overwintering in wheat and sown wildflower areas of different age // *Bulletin Entomological Research*. 2004. № 94. P. 209–217.
11. *Levesque C., Levesque G.-Y.* Seasonal Dynamics of Rove Beetles (Coleoptera, Staphylinidae) in a Raspberry Plantation and Adjacent Sites in Eastern Canada // *Journal Kansas Entomological Society*. 1996. Vol. 69, № 4. P. 285–291.
12. *Topp W., Tittelwitz W.* Verteilung und Ausbreitung der epigalschen Arthropoden in der Agrarlandschaft. II Staphylinoidea. // *Ans Schadlingsk, Pflanz und Umweltschutz*. 1980. Bd. 53, № 3. S. 33–36.
13. *Богач Я., Поспишил Я.* Жужелицы (Carabidae) и стафилиниды (Staphylinidae) пшеничного и кукурузного полей во взаимосвязи с окружающими биотопами // *Экология*. 1984. № 3. С. 22–34.
14. *Душенков В.М.* Основные закономерности сложения комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах // *Доклады АН СССР*. 1982. Т. 264. С. 250–252.
15. *Душенков В.М., Козодой Е.М.* О распределении стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) по полям с различными типами культур на юге Московской области // *Научный доклад высшей школы. Биол. науки*. 1988. № 9. С. 32–34.
16. *Карпова В.Е.* Видовой состав и особенности распределения жужелиц в агроценозах юга Молдавии // *Фауна и экология беспозвоночных животных*. М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1984. С. 82–98.
17. *Касандрова Л.И.* Распределение и динамика численности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в плодовых садах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 18 с.
18. *Попова А.А.* Сезонная динамика численности жужелиц в овощном севообороте в окрестностях города Мичуринска // *Фауна и экология беспозвоночных животных*. М., 1984. С. 98–106.
19. *Попова А.А.* Структура и динамика комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на полях овощного севооборота в лесостепной зоне // *Доклады АН СССР*. 1985. Т. 281, № 6. С. 1509–1511.
20. *Иванов Е.А.* Особенности формирования карабидофауны в агроценозах лесостепи Приобья : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 2007. 20 с.
21. *Нужных С.А., Бабенко А.С.* Экологическая структура населения хищных напочвенных жесткокрылых агроценозов крестоцветных культур // *Сборник работ научной молодежи ТГУ «Экология сегодня»*. Томск, 2001. Вып. 1. С. 68–71.
22. *Нужных С.А., Бабенко А.С.* Массовые виды стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) крестоцветных культур на юге Западной Сибири // *Проблемы почвенной зоологии. Материалы III (XIII) Всесоюзного совещания*. Йошкар-Ола, 2002. С. 160–161.
23. *Babenko A.* Zonal peculiarities of the Staphylinid-fauna formation in agroecosystems // *XX International Symposium Entomofaunistik in Mitteleuropa*. Kiev, 1988. P. 16.
24. *Гиляров М.С.* Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // *Количественные методы в почвенной зоологии*. М. : Наука, 1987. С. 9–26.

25. Касандрова Л.И., Попова А.А. Распределение жужелиц *Pterostichus melanarius*, *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в ландшафтах лесостепи // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые. Л. : Наука, 1990. С. 63–65.
26. Шарова И.Х. Особенности биотопического распределения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Подмоскowsья // Фауна и экология животных. М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1971. С. 61–86.
27. Куреничиков Д.К., Рогатных Д.Ю., Якубович В.С., Бабенко А.С. Материалы по фенологии имаго жужелиц (Coleoptera, Carabidae) окрестностей г. Хабаровска // Вестник Томского государственного университета. 2010. № 330 (1). С. 179–185.
28. Колесников С.А., Истомин А.М. Видовой состав жужелиц в биотопе смородина черная в Тамбовской области // Материалы Международной научной конференции «Зоологические исследования в регионах России и на сопредельных территориях». Саратов : Прогресс, 2010. С. 67–69.
29. Арнольди К.В., Шарова И.Х., Клюканова Г.Н., Бутурина Н.Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности // Фауна и экология животных. М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1972. С. 215–230.
30. Маталин А.В. Об использовании световых ловушек в экологических исследованиях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, вып. 5. С. 744–756.
31. Чуканова Л.Н. Жужелицы, обитающие на посевах овощных культур // Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск : Наука, 1974. С. 126–127.
32. Нужных С.А. Жесткокрылые-герпетобионты (Carabidae, Staphylinidae) агроценозов крестоцветных культур юга таежной зоны Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2004. 20 с.

Поступила в редакцию 21.05.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 81–91*

doi: 10.17223/19988591/19/5

**Andrey S. Babenko, Svetlana A. Nuzhnyh**

*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

## FAUNA AND SEASONAL DYNAMICS OF ACTIVITY OF GROUND BEETLES ON THE BERRIES PLANTATIONS OF SIBERIAN BOTANICAL GARDEN (TOMSK) EXPERIMENTAL

### PLOT 1. FAUNA AND SEASONAL DYNAMICS OF ACTIVITY OF GROUND BEETLES (Coleoptera: Carabidae)

*The peculiarities of fauna and seasonal dynamics of activity of ground beetles on the berries plantations and surrounding ecosystems of Siberian Botanical Garden experimental plot nearby Tomsk have been shown. The ground beetles have been collected with help of Barber pitfall trap on the territories of black-currant and strawberry plantation, in birch and poplar forests.*

*There are 33 species of ground beetles in the territory of study; Carabus regalis F.-W., Pterostichus melanarius Ill., Poecilus cupreus L. and Poecilus versicolor Sturm. belongs to the dominant species among others. Harpalus rufipes Deg. and Platynus assimile Pk. were subdominant species, but others belongs to rare and occasional ones. Carabus regalis is only one species dominated all territories of study. On strawberry field it's percent among others was 10.73% and it's percent was as big as 20,48% in*

poplar forest situated nearby agricultural plantations. On the black currant plantation *H. rufipes* have dominated; it's percent here was rather significant (25.53%).

Analysis of seasonal dynamic activity of ground beetles shown that imago were active during vegetation period, when temperature of air were upper than 5°C. The first beetles were found in soil samples since beginning of May, but beetles were captured by pitfall traps since the end of May only. Ground beetles demonstrated two different pikes of activity in each ecosystem. All dominant species have the main pike of activity in the beach forest and in the aspen park in mid-June. In the berries plantation dominant species have the main pike of activity in the second part of summer. There are some factors influencing significant differences between seasonal dynamic activity in forests and berries plantations. Obviously, the place of wintering, micro-climate conditions and food base may be among the most important factors influencing these differences.

Analysis of winter soil samples from Siberian Botanical Garden experimental plot shown that the most part of ground beetles (including all dominant species) overwintering as imago in upper soil and in the forest litter (including all forest and agricultural territories of study). Thus the beetle's activity in June on the forests plots closely connected with the end of beetle's overwintering and starting of locomotion. The process of beetle's migration from the forests towards agricultural plots starting usually in the middle of summer.

**Key words:** Carabidae; Tomsk; Siberian Botanical Garden; fauna; seasonal dynamics of activity.

Received May 5, 2012

УДК 597.95 + 591.551 (571.62)

doi: 10.17223/19988591/19/6

В.В. Ярцев<sup>1</sup>, Э.В. Аднагулов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

<sup>2</sup> Институт водных и экологических проблем ДВО РАН (г. Хабаровск)

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ САМЦОВ ПРИМОРСКОГО УГЛОЗУБА

*Salamandrella tridactyla* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae)

Работа выполнена в рамках Программы развития Национального исследовательского Томского государственного университета (Приоритетное направление развития № 3).

Результаты исследования представлены на Международной молодежной конференции «Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы» в рамках Фестиваля науки в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 14.741.12.0366).

Приведены результаты полевых наблюдений за половым поведением самцов приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* в окрестностях г. Хабаровска. «Брачные танцы» самцов и икрометание данного вида сходны с таковыми у сибирского углозуба. Отмечено «токование» самца на недавно отложенной кладке икры, которому могло предшествовать осеменение. Зарегистрировано групповое осеменение кладки икры с участием девяти самцов в отсутствие самки.

**Ключевые слова:** *Hynobiidae*; *Salamandrella tridactyla*; *Salamandrella keyserlingii*; размножение; половое поведение.

### Введение

Сведения о репродуктивном поведении животных имеют важное значение для решения ряда проблем систематики и филогении, что не является исключением и для хвостатых земноводных [1–5]. Изучение полового поведения сибирских углозубов *Salamandrella Dybowski*, 1870 особенно актуально, поскольку практически не исследована дифференциация сибирского *S. keyserlingii* Dybowski 1870 и приморского *S. tridactyla* (Nikolskii, 1906) (латинские названия видов приводятся по Д. Фросту [6]) углозубов по этологическим признакам.

Половое поведение сибирских углозубов описано в специальных работах [1, 7–13], которые обобщены в соответствующих разделах ряда монографий [14–17]. Однако большая часть имеющихся сведений относится к сибирскому углозубу. Некоторые аспекты биологии (в том числе размножение) приморского углозуба исследованы крайне слабо. В связи с этим любые наблюдения за репродуктивным поведением этих животных представляют значительный интерес.

Цель настоящей работы – описать репродуктивное поведение приморского углозуба.

### Материалы и методики исследования

Наблюдения проводились в период с третьей декады апреля по первую декаду мая 2011–2012 гг. в окрестностях г. Хабаровска. Наличие на правом берегу Амура в окрестностях Хабаровска только приморского углозуба подтверждено специальными исследованиями [18]. В ходе шести экскурсий обследованы нерестовые водоёмы *S. tridactyla* в предгорьях хребта Хехцир (пересеченная местность, смешанные хвойно-лиственные леса). Наблюдения сопровождались фото- и видеосъемкой.

### Результаты исследования и обсуждение

Длительное время отличительной чертой приморского углозуба считалось отсутствие «брачных танцев» у самцов в период икрометания [9, 19–21]. Позже появились указания на наличие «токования» самцов *S. tridactyla* [22–23]. Общая схема репродуктивного поведения у близкого вида – сибирского углозуба, следующая [24]. Самцы располагаются на подходящем для прикрепления кладок субстрате (стебли трав, ветки деревьев и кустарников) и начинают «токовать» для привлечения самок, находящихся на дне водоёма среди опавшей листвы. В ходе икрометания самка прикрепляет выходящие из клоаки икрные шнуры к субстрату, а затем вытягивает их. В этом ей помогает самец («акушерское» поведение), который параллельно осеменяет икру. После икрометания самка уплывает, а самец некоторое время остается возле кладки. Наши наблюдения за «токующими» самцами приморского углозуба ( $n = 6$ ) показали, что они, как и самцы сибирского углозуба, во время «токования» располагаются на субстрате, обхватив его передними и задними конечностями и размахивая саблевидно загнутым хвостом (рис. 1).



Рис. 1. Токующий самец приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (окрестности Хабаровска, предгорья Хехцира, смешанный мелколиственно-хвойный лес, лужа на минполосе, 30.04.2011 г.). Фото Э.В. Аднагулова

«Токующих» самцов встречали в дневное и вечернее время. В утренние часы, когда температура воды опускалась до  $+6^{\circ}\text{C}$ , «брачных танцев» не отмечено – углозубы находились на дне среди опавшей прошлогодней листвы. 30 апреля 2012 г. в одном из лесных водоемов, образовавшихся в результате подпруживания постоянного ручья, отмечено массовое «токование» самцов, плотность которых составила около 5 особей на  $1\text{ м}^2$  водного зеркала.

30 апреля 2011 г. наблюдали необычную форму поведения одного из самцов приморского углозуба (рис. 2).

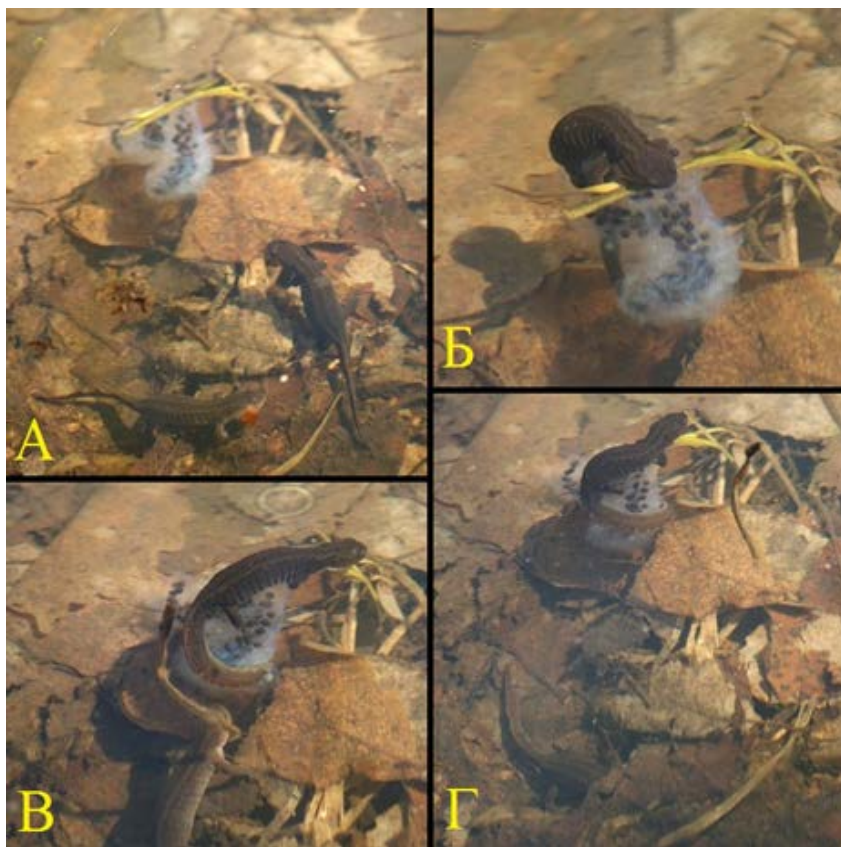


Рис. 2. Самцы и свежая кладка икры приморского углозуба *Salamandrella tridactyla*:  
А–Г – очередность элементов брачного поведения (окрестности Хабаровска, предгорья Хехцира, смешанный мелколиственно-хвойный лес, лужа на минполозе, 30 апреля 2011 г.). Фото А.В. Рябковой

На дне небольшой лужи замечены 2 самца, находившиеся около недавно выметанной кладки (рис. 2, А). В течение примерно пяти минут они активно перемещались по дну, изредка поднимаясь к поверхности за воздухом и снова возвращаясь на дно. Затем один из самцов подплыл к кладке, обхва-

тил шнур передними и задними конечностями, согнув тело, хвост при этом свисал вниз (рис. 2, Б). После этого он начал перемещаться по шнуру выше и расположился таким образом, что передняя часть тела находилась на травинке, а задняя – над основанием кладки (рис. 2, В). Самец обхватывал задними конечностями кладку. Находясь в таком положении, он пытался размахивать хвостом – «токовать». Второй самец в это время плавал рядом в 5–10 см от кладки, а затем скрылся в листве на дне (рис. 2, Г). Возможно, во время нахождения на кладке самец мог осеменять икру, поскольку известно, что в отличие от других семейств хвостатых земноводных, самцы Углозубых (*Hynobiidae*) воспринимают, главным образом, в качестве полового сигнала не столько самок, сколько непосредственно кладки [25]. При этом для углозубов именно икра является непосредственным стимулом к выделению спермы [26].

Групповое осеменение отмечено у обоих видов углозубов [11, 14, 19, 27–28]. При этом в осеменении участвует от 3 до 7 самцов у *S. keyserlingii* [11, 27], и 3–4, редко 10, а иногда и до 17 – *S. tridactyla* [9, 19]. При этом для обоих видов характерны агрессивные столкновения самцов, в ходе которых они «таранят», хватают друг друга за брюхо и могут повреждать пальцы и хвосты [9, 27]. 30 мая 2012 г. в небольшом лесном водоеме нами зарегистрировано групповое осеменение у приморского углозуба (рис. 3). Среди группы кладок, отложенных примерно сутками ранее, одна свежая опалесцирующая кладка длиной около 7 см висела на глубине 2–3 см. На ней и рядом на ветке, в толще воды и на дне находилось девять особей, из которых 4 (по две на каждом из икряных шнуров) крепко обхватывали свой участок икряного шнура, изогнувшись вокруг него в кольцо. Одна из особей, находившихся ближе к месту прикрепления кладки, медленно перемещалась по икряному шнуру вниз, растягиваясь вдоль шнура и снова сжимаясь в кольцо, тем самым смещая вторую, сидевшую ближе к концу. Другие особи свободно плавали вокруг, пытаясь добраться до кладки и занять своё место на ней. При этом они опускались на дно, но через несколько секунд снова возвращались к кладке, мешая друг другу, тыкаясь мордами и хватаясь друг за друга. Агрессивного поведения не замечено. Не дожидаясь окончания процесса, нами отловлены все особи, плававшие вокруг кладки и расположенные на ней, которые оказались самцами. Таким образом, в период наблюдения самка возле кладки отсутствовала, а самцы осеменяли кладку. Отметим, что примерно в 1,5 м в стороне от первой группы замечена еще одна пара – самец и самка, метавшая икру. Формирование «брачных клубков» характерно и для других видов гинобиид [29–31]. По-видимому, 4 самца, находившиеся на кладке, – это особи, которые первыми среагировали на начало откладки икры и заняли икряные шнуры. Подобная «монополизация» кладок отмечена и для чёрного углозуба *Hynobius nigrescens* [29]. Отсутствие самки в «брачном клубке» объясняется тем, что, как и у других земноводных, самки углозубов не задерживаются в воде после икрометания, сразу покидая нерестовый водоём [32].



Рис. 3. «Брачный клубок»: самцы приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* осеменяют кладку икры в отсутствие самки (окрестности Хабаровска, предгорья Хехцира, смешанный мелколиственно-хвойный лес, временный водоём; 30 апреля 2012 г.). Фото Э.В. Аднагулова

Значительный интерес представляют наблюдения за самками, метавшими икру в отсутствие самцов. Две самки приморского углозуба с икрой, содержащиеся после отлова в контейнере с влажным мхом при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$ , выметали икранные шнуры в субстрат. После их перенесли в аквариум и содержали при комнатной температуре. Наблюдения в течение двух недель за кладкой показали, что данная икра не развивается.

Таким образом, репродуктивное поведение самцов приморского углозуба в целом сходно с таковым у сибирского. Как и у некоторых других гинобирид, одну кладку может осеменять несколько самцов, которые соперничают за место на ней, формируя при этом «брачный клубок». Возможно, высокая конкуренция за осеменение кладок может вынуждать некоторых менее успешных в борьбе за кладку самцов прибегать к стратегии «пиратского» осеменения, как это имеет место у травяной лягушки *Rana temporaria* [33]. Данный вопрос требует специальных исследований.

Авторы выражают благодарность коллективу лаборатории экологии животных Института водных и экологических проблем ДВО РАН (г. Хабаровск) и заве-

дующему лабораторией – д-ру биол. наук Н.А. Рябиницу за помощь в организации полевых работ, А.В. Рябковой – за любезно предоставленный фотоматериал, д-ру биол. наук, проф. Дальневосточного государственного гуманитарного университета (г. Хабаровск) В.Т. Тагировой и канд. биол. наук, доценту Национального исследовательского Томского государственного университета В.Н. Курановой – за информационную помощь и ценные консультации по биологии сибирских углозубов.

### Литература

1. Григорьев О.В. Групповое поведение сибирского углозуба в брачный период // Групповое поведение животных. М. : Наука, 1976. С. 81–82.
2. Беляев А.А. Половое поведение обыкновенного тритона // Групповое поведение животных. М. : Наука, 1976. С. 24–25.
3. Беляев А.А. Сравнительный анализ полового и территориального поведения пяти видов тритонов *Triturus* (Urodela, Salamandridae) // Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР. Рига : Латвийский государственный университет им. П. Стучки, 1979. С. 29–49.
4. Беляев А.А. Комплексный подход к систематике тритонов рода *Triturus* (Urodela, Salamandridae) // Экологические и поведенческие исследования позвоночных животных в Прибалтике. Рига : Латвийский государственный университет им. П. Стучки, 1981. С. 70–79.
5. Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб. : Европейский Дом, 2009. 592 с.
6. Frost D.R. Amphibian Species of the World: an Online Reference // Version 5.5. Electronic Database accessible at. American Museum of Natural History, New York, USA. 1998–2011. URL: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> (дата обращения: 21.05.2011).
7. Григорьев О.В. Брачный «танец» сибирского углозуба // Природа. 1971. № 4. С. 82–83.
8. Григорьев О.В. О способе откладки икры у сибирского углозуба // Вопросы герпетологии. Л. : Наука, 1977. С. 72–73.
9. Григорьев О.В. Брачные игры сибирского углозуба // Природа. 1981. № 3. С. 104–105.
10. Басарукин А.М. О размножении сибирского углозуба на юге Сахалина // Девятая конференция молодых ученых и специалистов Сахалинского комплексного НИИ: Тезисы докладов. Южно-Сахалинск : СахКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 38.
11. Берман Д.И., Бойко Е.А., Михайлова Е.И. Брачное поведение сибирского углозуба // Прикладная этология. М., 1983. Т. 3. С. 167–171.
12. Nakabayashi S., Ueda T., Sato T. Breeding environment and behavior of Siberian salamander, *Salamandrella keyserlingii*, at the Kushiro Marshland, Hokkaido, Japan // Kushiro shitatsuhakobutsukan tekiho. 1986. № 299. P. 3–11.
13. Савельев С.В., Куранова В.Н., Бесова Н.В. Размножение сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* // Зоологический журнал. 1993. Т. 72, вып. 8. С. 59–69.
14. Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. Развитие сибирского углозуба. М. : Наука, 1987. 87 с.
15. Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М. : Наука, 1995. 240 с.
16. Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М. : Товарищество научных изданий КМК, 1999. 298 с.
17. Кузьмин С.Л., Маслова И.В. Земноводные Российского Дальнего Востока. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. 434 с.

18. Берман Д.И., Деренко М.В., Малайчук Б.А. и др. Ареал и генетический полиморфизм углозуба Шренка (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 5. С. 530–545.
19. Коротков Ю.М. К экологии когистого тритона (*Onychodactylus fischeri*) и сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingi*) в Приморском крае // Зоологический журнал. 1977. Т. 56, вып. 8. С. 1258–1260.
20. Коротков Ю.М. Амфибии и рептилии Приморского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1974. 23 с.
21. Боркин Л.Я. Систематика // Сибирский углозуб: Зоогеография, систематика, морфология. М. : Наука, 1994. С. 54–80.
22. Берман Д.И., Деренко М.В., Малайчук Б.А. и др. Внутривидовая генетическая дифференциация сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata) и криптический вид *S. schrenckii* с юго-востока России // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 11. С. 1374–1388.
23. Куранова В.Н., Ярцев В.В., Крюков В.Х. Некоторые аспекты экологии и морфологии приморского углозуба *Salamandrella tridactyla* (Hynobiidae, Caudata) на Южном Сихотэ-Алине // Современная герпетология. 2011. Вып. 3/4. С. 132–142.
24. Кузьмин С.Л., Ищенко В.Г., Марголис С.Э., Година Л.Б. Поведение и ритм активности // Сибирский углозуб: Экология, поведение, охрана. М. : Наука, 1995. С. 124–140.
25. Hasumi M. About Hinobiidae (2011) // Hasumi Virtual Lab for Salamanders (especially for family Hynobiidae). Copyright 2002 – 2011. Masato Hasumi, Dr. Sci. URL: [http://www5d.biglobe.ne.jp/~hasumi/doc1/hyno\\_e.html](http://www5d.biglobe.ne.jp/~hasumi/doc1/hyno_e.html)
26. Шовен Р. Поведение животных. М. : Мир, 1972. 487 с.
27. Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л. : Зоологический институт АН СССР, 1984. С. 12–54.
28. Берман Д.И. Идеальный приспособленец, или Адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. 2002. № 10. С. 59–68.
29. Hasumi M., Iwasawa H. Reproductive behavior of the salamander *Hynobius nigrescens*: monopoly of egg sacs during the formation of mating ball // Zoological Science. 1991. Vol. 8, № 6. P. 1191.
30. Sato T. Reproductive behavior in the japanese salamander *Hynobius retardatus* // Japanese Journal of Herpetology. 1992. Vol. 14, № 4. P. 184–190.
31. Usuda H. Reproductive behavior of *Hynobius nigrescens*, with special reference to male midwife behavior // Japanese Journal of Herpetology. 1993. Vol. 15, № 2. P. 64–70.
32. Банников А.Г., Денисова М.Н. Очерки по биологии земноводных. М. : Учпедгиз, 1956. 168 с.
33. Vieites D.R., Nieto-Roman S., Barluenga M., Palanca A., Vences M., Meyer A. Post-mating clutch piracy in an amphibian // Nature. 2004. Vol. 431, № 7006. P. 305–308.

Поступила в редакцию 04.06.2012 г.

Vadim V. Yartsev<sup>1</sup>, Eduard V. Adnagulov<sup>2</sup><sup>1</sup>Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia<sup>2</sup>Institute of Water and Ecological Problems of Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia**SOME FEATURES OF REPRODUCTIVE BEHAVIOUR OF MALES  
*Salamandrella tridactyla* (AMPHIBIA, CAUDATA, HYNObIIDAE)**

Some field study results of reproductive behaviour of *Salamandrella tridactyla* in the vicinities of Khabarovsk City since late April through early May of 2011 and 2012 are given. Spawning and males' courtship are similar to the same of *S. keyserlingii*. Courting males were observed at the mid-day and post meridian time, but were not met in early morning hours. The mating behaviour of a single male on recently deposited eggs' sacks, which had been, perhaps, inseminated before it, is described. A group insemination of a single freshly deposited clutch by nine males was recorded, the female being absent. Four males seemed to be leaders but they were not aggressive. Probably, the mating groups appear because of high competition among the males to inseminate the clutches, and some males may have a strategy of «piracy» insemination.

**Key words:** Hynobiidae; *Salamandrella tridactyla*; *Salamandrella keyserlingii*; breeding; reproductive behaviour; group insemination

Received June 4, 2012

## ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 577.112:633.31/37  
doi: 10.17223/19988591/19/7

Е.В. Жмудь<sup>1</sup>, Н.С. Зиннер<sup>2</sup>, О.В. Дорогина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск)

<sup>2</sup>Сибирский ботанический сад Томского государственного университета (г. Томск)

### ДИНАМИКА ТРИПСИНИНГИБИРУЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ *Hedysarum theinum* Krasnob. (Fabaceae Lindl.) В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ И ПРИ МЕХАНИЧЕСКОМ ПОВРЕЖДЕНИИ

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ № 11-04-90768-моб\_ст, гранта «Биоразнообразие» Президиума СО РАН № 23 и Интеграционного гранта СО РАН № 20.

Изучена активность ингибиторов трипсина (АИТ) в листьях растений *Hedysarum theinum* Krasnob., произрастающих в разных эколого-географических условиях, при механическом повреждении в зависимости от фазы фенологического развития и при отчуждении листьев. Анализ сезонной динамики активности АИТ в листьях растений, интродуцированных в СибБС ТГУ (г. Томск), показал, что минимальное значение этого признака было выявлено в фазе цветения и сохранялось в течение последующих двух лет наблюдений. Природные и интродуцированные в ЦБС СО РАН (г. Новосибирск) образцы характеризовались одинаковой динамикой АИТ с максимумом в фазе цветения. Установлено, что реакция отдельной особи на механические повреждения индивидуальна. Общей тенденцией было увеличение активности ингибиторов трипсина в первые 5 мин после отчуждения листьев и затем, через 15 мин после начала опыта, возвращение на уровень, близкий к начальному.

**Ключевые слова:** *Hedysarum theinum* Krasnob.; трипсинингибирующая активность; механическое повреждение растений; адаптация; ингибиторы протеиназ.

### Введение

Копеечник чайный (*Hedysarum theinum* Krasnob.) – редкое для Сибири растение, занесенное в Красную книгу Республики Алтай [1]. Он был выделен из копеечника забытого (*Hedysarum neglectum* Ledeb.) как самостоятельный вид [2]. Встречается в пределах Горного Алтая в достаточно узком диапазоне экологических условий – в пределах высокогорного пояса растительности, в прилегающих районах лесного пояса на альпийских, субальпийских и лесных лугах, на каменистых склонах [3]. Вид активно заготов-

ливается в природе, поскольку содержит группу фенольных соединений в надземной части и корнях и активно используется в народной медицине [4, 5]. *H. theinum* успешно интродуцирован в Сибирском ботаническом саду ТГУ (СибБС ТГУ, г. Томск), где выращивается с 1993 г. из семян, собранных с хребта Холзун (Республика Алтай, Усть-Канский район) в кедрово-лиственничном редколесье С.Б. Нечепуренко из Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск). *H. theinum* широко используется в народной медицине как сырье для лекарственных препаратов, одним из которых является мангиферин, проявляющий противовирусную активность.

Растения *H. theinum* содержат значительное количество кормового белка и являются его потенциальными источниками. В нем обнаружена высокая активность таких антиалиментарных веществ, как ингибиторы трипсина (ИТ), которые в значительной степени снижают его перспективность в качестве кормового растения [6]. Ингибиторы протеиназ (ИП) составляют группу белков растений, объединяемых общей способностью образовывать с протеолитическими ферментами стереохимические белок-белковые комплексы, что приводит к конкурентному ингибированию их каталитической активности. ИТ в организме человека и животных взаимодействуют с трипсином, который в результате теряет каталитическую активность и возможность расщеплять белки; происходит снижение процесса гидролиза белков пищи и эффективности их усвоения, что способствует резкому снижению активности секрета поджелудочной железы. В результате белок не усваивается организмом, что приводит к обострению его дефицита.

Среди растений особенно высоким содержанием белков-ингибиторов протеиназ характеризуются представители семейства бобовых [7]. ИТ в семенах являются запасными белками, выступают в роли регуляторов активности эндогенных протеиназ и являются составной частью защитной системы растений, способствуя подавлению активности протеиназ насекомых-вредителей и патогенной микрофлоры [8–14]. ИТ в растениях относятся к белкам группы PR-6 (pathogenesis-related proteins, PR-proteins) [15], синтез которых индуцируется в патологических или сходных с патологическими стрессовых ситуациях, например при холодовых воздействиях, инфицировании микроорганизмами или внедрении патогенов [16–19]. Таким образом, активность ИТ в растениях играет важную адаптивную роль, которая изучена недостаточно для растений разных групп, а тем более для редких видов.

В медицинской практике ИТ применяют при лечении различных воспалительных заболеваний, где имеет место повышенная активность протеолитических ферментов; создаются лекарственные средства на основе ингибиторов протеиназ синтетического и животного происхождения [20]. Проводится поиск растительных источников ингибиторов протеиназ с целью создания лекарственных средств для лечения, например, энзимопатий,

сопровождающихся повышенной активностью протеолитических ферментов [21]. *H. theinum* может быть использован в качестве кормовой добавки с высоким содержанием биологически-активных веществ или может служить источником растительного сырья с высокой трипсинингибирующей активностью, предназначенного для использования в медицинских целях [6].

Целью данной работы является анализ сезонной и годичной динамики АИТ в листьях растений *H. theinum* в различных эколого-географических условиях и при механическом повреждении растений.

### Материалы и методики исследования

Исследование годичной динамики активности водорастворимых ингибиторов трипсина (АИТ) в листьях *H. theinum* в СибБС ТГУ было проведено нами в средних образцах у растений средневозрастного онтогенетического состояния 4–6 лет жизни (2009–2011 гг., соответственно в трех повторностях для каждого опыта). В 2010 г. изучена, кроме того, сезонная динамика признака при интродукции в СибБС ТГУ (г. Томск), в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) и в Горном Алтае (Усть-Коксинский район, подножие горы Красная). В 2010 г. в СибБС ТГУ (фаза бутонизации) и в Горном Алтае (фаза плодоношения) изучена динамика индивидуальной изменчивости признака в растениях при их механическом повреждении (отчуждении листьев), исследованная в обоих случаях на пяти средневозрастных особях. Листья срывались с каждого растения через определенные интервалы времени – 1, 3, 5, 10 и 15 мин. Динамика АИТ при механическом повреждении определялась индивидуально для каждой особи в трех повторностях. АИТ определяли в миллиграммах чистого трипсина, связанного ингибитором, на грамм воздушно-сухой муки листьев по методам [22, 23] с дополнениями [24]. Статистическая обработка данных (вычисление средней величины, ошибки средней и построение соответствующих графиков) проведена с использованием пакета программ «MS Excel».

Для определения использовали следующие реактивы: раствор трипсина в 0,001 н HCl; стандартный трис-HCl 0,02 М CaCl<sub>2</sub> – буфер (pH 7,7); раствор N-α-бензоил-DL-аргинин р-нитроанилида (БАПА) (производство США); 30%-ный раствор ледяной уксусной кислоты. Все растворы хранили в холодильнике не более двух недель. Муку из листьев получали, растирая воздушно-сухое сырье в ступке и просеивая ее через сито с диаметром ячейки 0,1 мм. Исследуемые вещества из муки экстрагировали дистиллированной водой в соотношении 1:400 в течение ночи в холодильнике; полученный экстракт центрифугировали в течение 30 мин при 7 000 g (не менее 11 000 об./мин). Определение активности ингибиторов трипсина проводили при 25°C в полученной надосадочной жидкости (НЖ), для чего прогревали все реактивы и НЖ предварительно в термостате в течение часа. К различным объемам НЖ (0,01–0,20 мл) приливали 1,5 мл стандартного буфера и 0,5 мл раствора трипсина. По истече-

нии 5 мин по секундомеру добавляли 1 мл раствора БАПА. Через 10 мин реакцию останавливали, добавляя 0,5 мл раствора  $\text{CH}_3\text{COOH}$ . Параллельно проводили определение активности чистого трипсина. Для этого к 0,01–0,20 мл экстрагента (дистиллированная вода) добавляли 1,5 мл стандартного буфера и 0,5 мл раствора трипсина. По истечении 5 мин добавляли раствор БАПА. Через 10 мин реакцию останавливали 30%-ной уксусной кислотой. Одновременно готовили контрольные растворы, для чего в контрольные пробирки добавляли раствор  $\text{CH}_3\text{COOH}$  сразу после внесения надосадочной жидкости и буферного раствора. При построении графика прохождения реакции использовали разные объемы надосадочной жидкости. Для определения величины АИТ использовали данные, полученные при ингибировании трипсина, близком к половинному [23].

### Результаты исследования и обсуждение

Проведенное нами изучение годичной динамики АИТ в листьях растений *H. theinum* показало, что активность ИТ в листьях растений этого вида в СибБС ТГУ в 2009 и 2011 гг. была наибольшей по сравнению с другими ранее исследованными видами [24]. Нами обнаружено, что АИТ в листьях средневозрастных растений изучаемого вида в фазе цветения в 2010 г. была в среднем в 3 раза ниже, чем в 2009 г. Основываясь на ранее полученных результатах, максимальной АИТ характеризовались растения одной из популяций *H. gmelinii*, произраставшей в Горном Алтае (65,5 мг/г сухого веса) [25, 26]. Также выявлено, что АИТ в листьях *H. theinum* в культуре в 2009 и 2011 гг. была сопоставима с величиной этого признака в исследованных ранее семенах сои (90–250 мг/г сухого веса), которые являются эталоном [25]. АИТ этих образцов равнялась  $132 \pm 15,4$  мг/г сухого веса муки листьев в фазе плодоношения в 2009 г. и в фазе цветения в 2011 г. – 83,1 мг/г сухого веса муки листьев соответственно (рис. 1).

Сезонная динамика АИТ в листьях *H. theinum* в СибБС ТГУ отличалась от выявленной ранее активности для других бобовых растений. Так, в листьях интродуцированных в ЦСБС СО РАН некоторых видов бобовых растений величина АИТ понижалась к фазе плодоношения [25, 27]. По нашим данным, в листьях интродуцированного в СибБС ТГУ *H. theinum* величина признака была наименьшей в фазе цветения и увеличивалась в фазе плодоношения растений. Такая сезонная динамика признака, когда минимальное его значение приходилось на фазу цветения, сохранялась в течение двух лет наблюдений (2009 и 2010 гг.) (рис. 1). Сравнение величины и динамики признака в средневозрастных растениях с природными образцами, интродуцированными в ЦСБС СО РАН, проведенное в 2010 г., показало, что в этом году величина АИТ в фазе цветения была наибольшей в природных условиях и на эту фазу приходилось максимальное значение признака. Такой же динамикой АИТ характеризовались растения

вида, интродуцированные в ЦСБС СО РАН, где величина этого признака была вдвое ниже, но его максимум приходился также на фазу цветения растений (рис. 1).

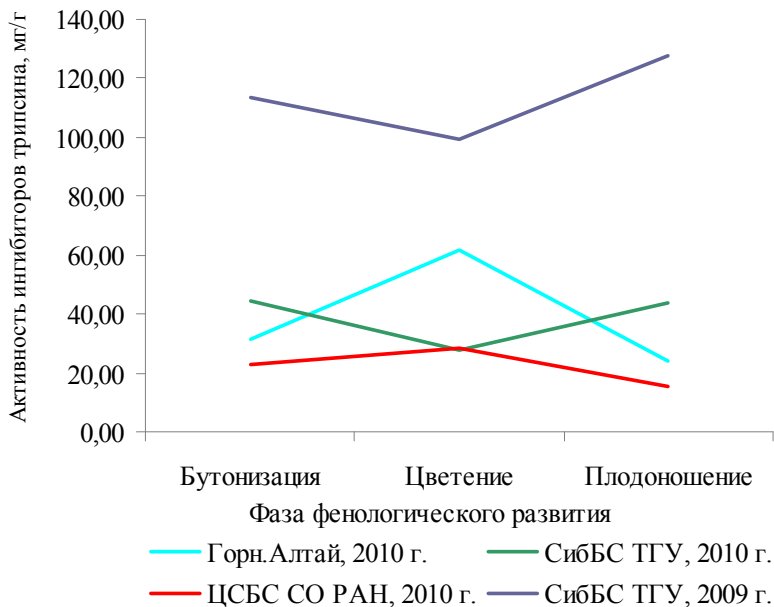


Рис. 1. Годичная и сезонная динамика АИТ в средних образцах листьев средневозрастных растений *H. theinum* в различных эколого-географических условиях, 2009–2010 гг.

Нами впервые в 2010 г. была исследована динамика АИТ в растениях *H. theinum* при механическом повреждении (отчуждении листьев). Она была неодинаковой в растениях в фазе бутонизации (СиБС ТГУ) и в фазе плодоношения (Горный Алтай). Так, в фазе бутонизации в 4 растениях из 5 АИТ возросла в течение 1 мин в 1,1–2,4 раза по сравнению с контролем; через 5 мин ее значения были выше контрольных в 1,3–2,9 раза, затем активность незначительно снизилась и через 15 мин после первого повреждения оставалась на уровне в 1,2–1,9 раза выше контрольного (рис. 2).

В фазе плодоношения в природных условиях характер изменчивости признака в растениях *H. theinum* при механических повреждениях отличался от предыдущего опыта (рис. 3). Так, АИТ в течение минуты после повреждения возросла в двух растениях из пяти в 1,7 и 3,5 раза, а в трех других растениях не изменилась. Через 5 мин в листьях всех исследуемых особей произошло ее увеличение в 1,2–4 раза. К десятой минуте после повреждения растений значения АИТ уменьшились в 1,3–7,8 раза во всех растениях, в одном из них – до нуля (растение 5). Через 15 мин АИТ восстановилась до первоначального уровня, превысив в растении № 5 исходную величину в 5,5 раза.

Таким образом, установлено, что каждое растение на механическое повреждение реагировало индивидуально. Очевидно, что средняя величина не отражает характер реакции каждого из растений на повреждение. Общим для реакции растений на повреждение в фазе бутонизации было сохранение высокого уровня АИТ через 15 мин после повреждения.

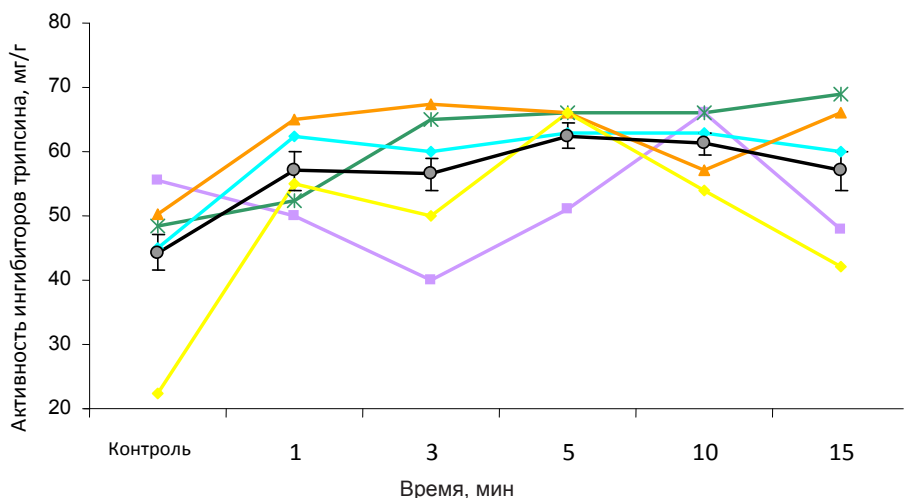


Рис. 2. Динамика АИТ при механическом повреждении растений *H. theinum* (СибБС ТГУ, 2010 г., фаза бутонизации). Здесь и далее линиями показаны реакции отдельных особей; на линии средней величины показано среднее значение признака с ошибкой

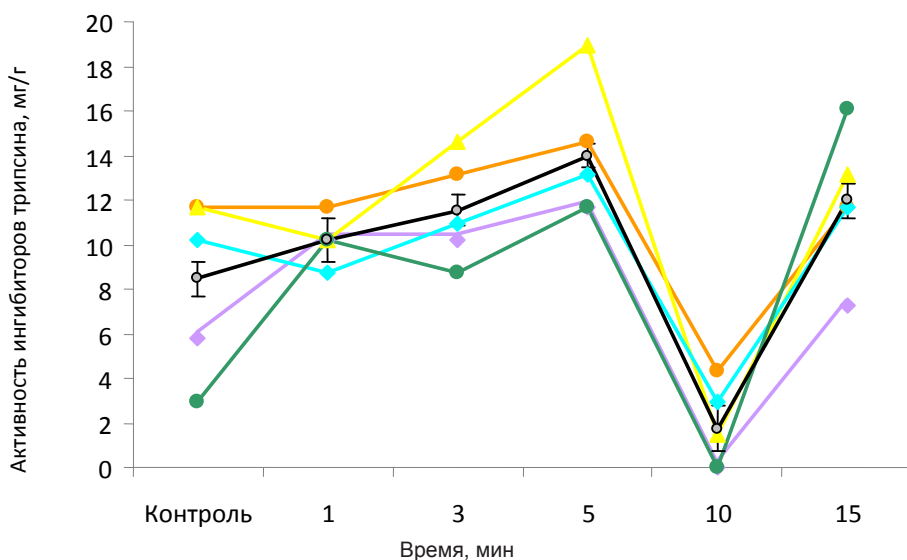


Рис. 3. Динамика АИТ при механическом повреждении растений *H. theinum* (Горный Алтай, 2010 г., фаза плодоношения)

Ранее было показано, что в растениях копеечника альпийского в ЦСБС СО РАН во время цветения АИТ в растениях увеличивалась почти в 2 раза в течение 5 мин после механического повреждения растений и уже через 15 мин возвращалась к контрольным значениям, что указывает на активное участие ИТ в защитных реакциях растений при механических повреждениях [28]. В растениях *H. theinum* в фазе плодоношения во всех исследованных особях произошло резкое снижение АИТ, наблюдавшееся через 10 мин после начала эксперимента, что, вероятно, свидетельствует об определенном снижении их защитных сил, наступившее в конце вегетационного периода.

### Заключение

Нами выявлено, что в растениях *H. theinum* на протяжении вегетационного периода наблюдалась неодинаковая динамика АИТ в разных эколого-географических условиях, что свидетельствует о реализации различных приспособительных реакций у растений. При механических повреждениях их надземной части каждое растение реагирует индивидуально, но общим являются увеличение АИТ в первые минуты после отчуждения листьев и возвращение на уровень, близкий к контролю, либо иногда сохранение его на уровне незначительно выше контрольного через 15 мин после первого срывания листьев. Индукция ингибиторов протеиназ, в частности трипсина, сопровождающаяся усилением их активности, происходит, кроме того, при некрозах тканей, в том числе наступивших, например, из-за низкотемпературного воздействия и при повреждении насекомыми [13, 18]. Очевидно, что при механическом повреждении ткани неизбежно происходит инфицирование, поэтому рассматривать отдельно такие стрессовые для растения воздействия, как повреждение насекомыми, патогенами, низкими температурами или поранение, в данном случае не представляется возможным. Характер реакции каждого из растений на эти воздействия не однотипен и судить о процессах восстановления целостности организма по уровню средних значений признака было бы некорректно.

Таким образом, механическое повреждение, а именно отчуждение листьев, является удобной моделью для изучения роли АИТ в процессах адаптации растений. Изменение АИТ в растениях этого вида в течение вегетационного периода и при механических повреждениях отражает процесс, в который вовлечен целый ряд факторов их иммунной системы, что следует учитывать в процессе интродукции этого редкого для Сибири вида в новых условиях, а также при его практическом использовании.

### Литература

1. Красная книга Республики Алтай (растения): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1996. С. 23–24.
2. Красноборов И.М., Азовцев Г.Р., Орлов В.П. Новый вид рода *Hedysarum* (Fabaceae) из Южной Сибири // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 7. С. 968–973.

3. Курбатский В.И. Флора Сибири. Т. 9: *Fabaceae (Leguminosae)*. Новосибирск : Наука, 1994. С. 153–166.
4. Сыева С.Я., Шурова М.В. Содержание химических веществ в растениях видов рода *Hedysarum* L. Горного Алтая // Материалы VI Международной научно-практической конференции. Барнаул, 2007. Кн. 2. С. 192–197.
5. Зиннер Н.С. Кукушкина Т.А., Высочина Г.И., Свиридова Т.П. Биологически активные вещества *Hedysarum alpinum* L. и *H. theinum* Krasnob. (*Fabaceae*), интродуцируемых в Томскую область // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 4(12). С. 116–122.
6. Жмудь Е.В. Зиннер Н.С. Содержание белка и активность ингибиторов трипсина в листьях интродуцируемых в Западную Сибирь *Hedysarum alpinum* и *H. theinum* (*Fabaceae*) // Растительные ресурсы. 2011. Вып. 3. С. 103–111.
7. Мосолов В.В., Валуева Т.А. Растительные белковые ингибиторы протеолитических ферментов. М., 1993. 207 с.
8. Мосолов В.В., Валуева Т.А. Протеолитические ферменты. М. : Наука, 1997. 414 с.
9. Валуева Т.А., Мосолов В.В. Белки-ингибиторы протеиназ в семена. Физиологические функции // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 3. С. 379–387.
10. Дунаевский Я.Е., Цыбина Т.А., Белякова Г.А. и др. Ингибиторы протеиназ как анти-стрессовые белки высших растений // Прикладная биохимия и микробиология. 2005. Т. 41, № 4. С. 392–396.
11. Литвиненко Н.А., Адамовская В.Г., Молодченкова О.О., Моцный И.И. Генетическая устойчивость пшеницы к фузариозу и ее связь с активностью ингибитора трипсина в зерне // Цитология и генетика. 2002. Т. 36, № 2. С. 30–34.
12. Кладницкая Г.В., Валуева Т.А., Ермолова Н.В. и др. Накопление ингибиторов протеиназ в диффузатах клубней картофеля при инфицировании возбудителем фитофтороза // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 5. С. 701–706.
13. Ибрагимов Р.И. Влияние фитотоксичных метаболитов патогенных грибов на активность трипсиноподобных протеиназ и ингибиторов трипсина в проростках пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 1998. Т. 30, № 2. С. 150–154.
14. Фролова С.А. Влияние низкой температуры на активность протеиназно-ингибиторной системы растений : автореф. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2008. 23 с.
15. Metraux J.P., Nawrath C., Genoud T. Systemic acquired resistance // Euphytica. 2002. Vol. 124. P. 237–243.
16. Aglika Edreva. Pathogenesis – related proteins: research progress in the last 15 years // Genetic Applied Plant Physiology. 2005. Vol. 31(1–2). P. 105–124.
17. Green T.R., Ryan C.A. Wound-Induced Proteinase Inhibitor in Plant Leaves-Possible Defense Mechanism against Insects // Science. 1972. Vol. 175. P. 776.
18. Van Loon L.C., Pierpoint W.S., Boller T., Conejero V. Recommendations for naming plant pathogenesis-related proteins // Plant Molecular Biology Reporter. 1994. Vol. 12. P. 245–264.
19. Трифонова Е.А., Кочетов А.В., Шумный В.К. Молекулярные механизмы системной устойчивости растений к вирусным инфекциям и способы повышения вирусоустойчивости путем трансгенеза // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 1. С. 13–24.
20. Веремеенко К.Н. Протеолитические ферменты и их ингибиторы. Новые области применения // Врачебное дело. 1994. № 1. С. 8–13.
21. Сичкарь Л.А., Корчагина Л.Н., Дихтярев С.И. Поиск растительных источников ингибиторов протеиназ // Фармаком. 2001. № 1. С. 1–4.
22. Гофман Ю.Я., Вайсблай И.М. Определение ингибитора трипсина в семенах гороха // Прикладная биохимия и микробиология. 1975. Т. 11, № 5. С. 777–783.
23. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Л., 1987. С. 44–45.

24. Агафонова О.В. (Дорогина), Жмудь Е.В., Крогулевич Р.Е., Черникова Т.С. Содержание флавоноидов, белка и активность ингибиторов трипсина в листьях *Trifolium pratense* Jacq., выращиваемого в Новосибирске // Растительные ресурсы. 2002. Т. 38, вып. 1. С. 86–92.
25. Дорогина О.В., Жмудь Е.В. Трипсинингибирующая активность некоторых представителей сем. *Fabaceae* // Растительные ресурсы. Вып. 1. 2010а. С. 126–133.
26. Жмудь Е.В., Дорогина О.В., Карнаухова Н.А. Межпопуляционная изменчивость и трипсинингибирующая активность *Hedysarum gmelinii* (*Fabaceae*) в Горном Алтае // Растительные ресурсы. 2007. Вып. 2. С. 24–30.
27. Дорогина О.В., Жмудь Е.В. Трипсинингибирующая активность в листьях кормовых бобовых растений // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2010б. № 10. С. 23–28.
28. Жмудь Е.В., Килина Ю.Г., Дорогина О.В. Трипсинингибирующая активность в листьях растений копеечника альпийского при их отчуждении // Материалы VII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (21–24 октября 2008 г.). Барнаул, 2008. С. 90–92.

Поступила в редакцию 29.05.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 100–109*

doi: 10.17223/19988591/19/7

Elena V. Zhmud<sup>1</sup>, Nadejda S. Zinner<sup>2</sup>, Olga V. Dorogina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch  
of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup>Siberian Botanical Garden of Tomsk State University, Tomsk, Russia

#### DYNAMICS OF TRYPSIN INHIBITOR ACTIVITY IN *Hedysarum theinum* Krasnob. (*Fabaceae* Lindl.) PLANT LEAVES IN DIFFERENT ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL CONDITIONS AND BY MECHANICAL DAMAGE

This work was carried out with the support of RFFI grant (project № 11-04-90768– mob\_st)

*The object of research was Hedysarum theinum Krasnob, a valuable medicinal plant listed in the Red book of the Republic of Altai. The species is spread in the Altai Mountains in a narrow range of ecological conditions: within the limits of a high-mountainous zone of vegetation, in surrounding areas of the wood belt on alpine, subalpine and wood meadows as well as on rocky slopes. Earlier it was revealed, that high trypsin inhybitor activity (TIA) in leaves does not allow to recommend this species as a perspective fodder plant. It can be used either as a fodder additive with the high maintenance of biologically-active substances or it can be a source of vegetative raw material with high TIA, intended for being used for medical purposes. Besides, TIA plays an important adaptive role in plants which is studied insufficiently for plants of different groups and, furthermore, for rare species. The purpose of this research is to analyze both seasonal and annual dynamics of TIA in leaves of the H. theinum in different ecological and geographical conditions: introduction to the Siberian Botanical Garden TSU (Tomsk), Central Siberian Botanical Garden SB RAS (Novosibirsk) and in Mountain Altai (Ust-Koksinsky district, piedmont Red) and mechanical damage: the estrangement of the leaves at regular intervals – 1', 3', 5', 10' and 15 minutes.*

*The analysis of seasonal activity dynamics in the leaves of the plants, cultured in the Botanical Garden of Tomsk University, showed that the minimum value of this sign had been revealed in a phase of flowering and it was the case within two years of supervision. Both wild samples and those cultured in the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk) were characterized by identical TIA dynamics with a maximum in a flowering phase. It is established that the reaction of a separate plant to mechanical damages is individual. The TIA activity was tended to increase within the first 5 minutes after mechanical damage of leaves and then, 15 minutes later after the beginning of the experience, the return to the level close to initial was a general tendency. It is established that a mechanical damage (the estrangement of leaves) is a convenient model for studying the role of TIA in the processes of plant adaptation. The change of the TIA in the plants of this species during the growing season and mechanical damage reflects a process that is involved in a number of factors of the immune system, which should be considered in the process of introduction of plants of this rare species in Siberia to the new conditions, including its practical use.*

**Key words:** *Hedysarum theinum* Krasnob.; trypsin inhibitor activity; adaptation; dynamic.

*Received May 29, 2012*

УДК 504.73.05/06(571.122)+581.19

doi: 10.17223/19988591/19/8

И.В. Кравченко<sup>1</sup>, Л.Ф. Шепелева<sup>2</sup>, М.В. Филимонова<sup>1</sup>, Л.В. Ганюшкин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Научно-исследовательский институт природопользования  
и экологии Севера (г. Сургут)

<sup>2</sup>Сургутский государственный университет (г. Сургут)

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КИСЛОТ СИСТЕМЫ АСКОРБАТА В РАСТЕНИЯХ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННЫХ УЧАСТКОВ СУРГУТСКОГО РАЙОНА

Проведена оценка количественного содержания кислот системы аскорбата в растениях полыни обыкновенной (*Artemisia vulgaris* L.), тростника обыкновенного (*Phragmites australis* Trin. Ex Steud.), ситника альпийско-членистого (*Juncus alpino-articulatus* Chaix.) и кипрея узколистного (*Chamerion angustifolium* Holub.), произрастающих на нефтезагрязненных участках Сургутского района. Результаты исследований показали, что эти растения имеют повышенный уровень дегидроаскорбиновой и дикетогулоновой кислот, что объясняется высокой активностью аскорбатоксидазы. Тростник обыкновенный и ситник альпийско-членистый отличаются устойчивостью к нефтяному загрязнению, а кипрей узколистный – чувствительностью к этому фактору, что может использоваться для биоиндикации.

**Ключевые слова:** аскорбиновая кислота; дегидроаскорбиновая кислота; аскорбатоксидаза; нефтезагрязнение; растения.

### Введение

В Ханты-Мансийском автономном округе нефтегазодобывающая промышленность является основной отраслью. Югра лидирует не только в России, но и в мире по чрезвычайным техногенным ситуациям, связанным с выбросами нефти и нефтепродуктов [1].

Растения эволюционно не приспособлены к столь интенсивному загрязнению окружающей среды. Загрязняющие вещества, нарушая физиологические процессы растений, оказывают не только прямое отрицательное воздействие [2], но и сужают пределы толерантности к естественным факторам среды [3]. Общим следствием любого стрессового воздействия на организм растения является продукция свободных радикалов, инактивирующих энзимы, повреждающие важные клеточные компоненты. Антиоксидантная система растений обеспечивает работу механизмов противостояния окислительному стрессу и включает в себя как низкомолекулярные антиоксиданты (аскорбиновая кислота, флавоноиды, каротин), так и ферменты антиоксидантного действия. В последнее время из-за увеличения техногенной нагрузки на живые организмы, в том числе растения, особенно актуальным является изучение их механизмов защиты от неблагоприятных факторов среды.

Известно, что аскорбиновая кислота (АК) входит в систему защиты растений благодаря ее способности обратимо окисляться и восстанавливаться [4, 5].

Многие современные исследования направлены на изучение низкомолекулярных антиоксидантов как биохимических индикаторов загрязнения окружающей среды, а также как биомаркеров физиологического состояния растений, произрастающих в стрессовых условиях среды [1–5]. Научные исследования по адаптации растений к нефтяному загрязнению и другим поллютантам, а также оценке их физиологического состояния при действии стрессоров проводятся в России сравнительно недавно. Многие исследования в этой области направлены на поиск биомаркеров для экологического мониторинга [6–10]. Применение биоиндикационных методов на уровне метаболических реакций автотрофных организмов необходимо для ранней диагностики экологического неблагополучия. Следовательно, изучение механизмов адаптации растений к антропогенным стрессорам является актуальной задачей.

Целью работы являлось изучение закономерностей распределения кислот системы аскорбата в ряде видов растений (полынь обыкновенная – *Artemisia vulgaris* L., тростник обыкновенный – *Phragmites australis* Trin. Ex Steud., ситник альпийско-членистый – *Juncus alpino-articulatus* Chaix. и кипрей узколистный – *Chamerion angustifolium* Holub.) нефтезагрязненных участков Сургутского района.

### Материалы и методики исследования

Для изучения количественного содержания кислот системы аскорбата в растениях проводились определение количественного содержания аскорбиновой (АК), дегидроаскорбиновой (ДАК) кислот, их метаболита – дикетогулоновой кислоты (ДКГК) в растениях нефтезагрязненных территорий, определение активности аскорбатоксидазы в растениях, произрастающих на территории кустовых оснований, сравнение количественного содержания кислот системы аскорбата в различных видах растений для оценки возможности их адаптации к условиям нефтезагрязнения.

Отбор образцов и подготовка к анализу проводились в соответствии с методическими рекомендациями «Определение химического состава растительных материалов» [11]. За «условно чистую» была принята территория Барсовой горы. Барсова гора расположена в 20 км от г. Сургута, доминирует над окружающей территорией, поскольку ее высота более 30 м над урезом воды. Для плоского равнинного ландшафта Западной Сибири – это одна из довольно высоких точек.

Сбор растений для определения аскорбиновой кислоты и ее производных проводился летом 2005 и 2006 гг. Листья срезались, очищались от земли и промывались в проточной воде. Пробы отбирались в пятикратной повторности. Летом 2005 г. растения для анализа были собраны с кустовых оснований, в 2006 г. сбор растений проводился на территории Усть-Балыкского

и Южно-Сургутского месторождений [12, 13]. Свежесобранные растения, очищенные и отмытые от остатков почвы, разбирались в лаборатории от сторонних примесей и взвешивались на электронных весах. Далее материал высушивался в затененной комнате с хорошей вентиляцией при комнатной температуре и периодически перемешивался. Листья и трава раскладывались тонким слоем. Высушенный растительный материал был подготовлен к анализам: взвешен на электронных весах, измельчен на кофемолке и хранился в банках, снабженных этикетками с указанием названия растения, времени и места сбора, а также сырого и сухого веса.

Исследование выполнено на базе лаборатории витаминов, микроэлементов и обмена веществ Научно-исследовательского института природопользования и экологии Севера Сургутского государственного университета ХМАО–Югры (г. Сургут).

Для анализа растительных образцов использовалась методика Г.Н. Чупахиной по определению аскорбиновой, дегидроаскорбиновой и дикетогулоновой кислот [14].

Статистическая обработка полученных результатов анализов проведена с помощью программы Ms Office Excel. Рассчитаны следующие показатели: среднее ( $M$ ), дисперсия выборки ( $D$ ), стандартное отклонение ( $\delta$ ), доверительный интервал с  $p = 0,95$ , стандартная ошибка ( $m$ ). Для определения статистической значимости различий использовался  $t$ -тест.

*Характеристика нефтезагрязненных участков:*

На **Усть-Балыкском месторождении** были выбраны мониторинговые площадки Т1А, Т2А, Т3 [12]. Исследуемый участок является пойменным, что во многом определяет скорость его восстановления после антропогенного влияния. При авариях нефтепроводов в почву вместе с нефтью попадают пластовые воды, чрезмерно обогащенные  $Cl$ , таким образом, нефтяному загрязнению сопутствует солевое. Для растительности обилие солей и нефтепродуктов в почве является важным лимитирующим фактором.

На пойменных участках довольно быстро происходит естественное вымывание солей, вследствие чего восстановление растительности протекает успешнее, чем на других нефтезагрязненных землях [13].

*Мониторинговая площадка Т3.* На данном участке была проведена отсыпка песчано-глинистой смесью поверх нефтезагрязненной почвы с последующим фрезерованием. Общее проективное покрытие травостоя – 50% [13]. Доминантными являются виды *J. alpino-articulatus* и *P. australis* с проективным покрытием 30 и 15% соответственно. Растительность площадки Т3 формируется в мезоэуτροφных условиях, согласно оценке по шкале богатства-засоления. По шкале увлажнения это сырые местообитания [15, 16].

*Мониторинговая площадка Т2А.* Сбор растительного материала также проводился на глинисто-песчаной отсыпке. Общее проективное покрытие 80–85%. Преобладают следующие виды: *P. australis* (проективное покрытие 35%); *Eriophorum scheuchzerii* Hoppe (25%); а также *Agrostis clavata* Trin. и

*Calamagrostis neglecta* Mey. et Scherb. (12%). В 2006 г. на данной территории растительность оценивалась по богатству и засолению как мезоэуτροφная. Преобладали виды растений, для которых характерны по увлажнению сырые условия.

**Мониторинговая площадка Т1А.** Мониторинговая площадка Т1А является отсыпкой. Общее проективное покрытие участка 50%. Проективное покрытие доминантных видов *Calamagrostis purpurea* Trin., *Carex vesicaria* L., *Carex aquatilis* Wahlenb. составляет 20, 13, 10% соответственно. Растительность площадки формируется в мезоэутрофных сырых условиях.

**Южно-Сургутское месторождение** расположено на останце второй надпойменной террасы. Участок является заболоченным и представляет собой верховое болото, переходящее в кедрач кустарниково-зеленомошный. Данные химического анализа почв показывают, что нефтяному загрязнению сопутствует солевое [16].

Для исследования были выбраны точки 2А, 2Б, Т1'А, описание 1 и описание 2, являющиеся отсыпками. Растительность площадок формируется в мезоэутрофных условиях, согласно оценке по шкале богатства-засоления. По шкале увлажнения это влажные местообитания, исключение – описание 2, по увлажнению оно является сырым. Общее проективное покрытие травостоя площадок 2А и 2Б 70–75%. На площадке 2А доминантными являются виды *A. clavata*, *Carex acuta* L., *Eriophorum polystachion* L. с проективным покрытием 20, 30, 20% соответственно.

На площадке 2Б преобладают следующие виды: *A. clavata* (20%), *Juncus bufonius* L. (25%), *Melilotus albus* Medik. (12%). Общее проективное покрытие площадок Т1'А, описание 1 и описание 2 составляет по 85%. На Т1'А доминантами являются *E. polystachion* (45%) и *Bromopsis inermis* Holub (30%). На описании 1 преобладают виды *Agrostis gigantea* Roth (35%) и *C. acuta* (25%), на описании 2 – *A. gigantea* (40%) и *J. alpino-articulatus* (15%).

Для исследования *кустовых оснований* были выбраны кусты скважин: № 912 Федоровского месторождения, № 11 и 132 Восточно-Сургутского месторождения, № 110, 264 и 279Б Западно-Сургутского месторождения, № 24 Солкинского месторождения, № 79, 141 и 142 Быстринского месторождения. Кусты скважин имеют отсыпанные песком или супесью на 1,5–2 м возвышенные и обвалованные основания, реже – это просто расчищенные и обвалованные участки. Общее проективное покрытие растений здесь, как правило, менее 10%. Преобладают виды *C. angustifolium*, *A. vulgaris*, изредка встречаются *Plantago major* L., *Taraxacum officinale* Wigg.

### Результаты исследования и обсуждение

Научные исследования по адаптации растений к нефтяному загрязнению и другим поллютантам, а также по оценке их физиологического состояния при действии стрессоров проводятся в России сравнительно недавно. Загрязнение природных комплексов нефтью и нефтепродуктами – важнейшая

проблема ХМАО, причем территория округа практически не изучалась с точки зрения накопления биологически активных веществ растений в условиях нефтяного загрязнения. Имеются только единичные работы, поэтому исследования по содержанию биологически активных веществ в надземной фитомассе растений нефтезагрязненных участков ХМАО являются актуальными. Комплексная оценка содержания биологически активных веществ у растений, произрастающих в условиях нефтяного загрязнения, необходима для ранней диагностики степени неблагоприятного воздействия на экосистемы.

**Особенности синтеза кислот системы аскорбата растений кустовых оснований.** Наибольшим содержанием аскорбиновой кислоты и активностью аскорбатоксидазы отличались листья растений *C. angustifolium*, собранные с кустовых оснований № 279Б и 132 (табл. 1). В качестве контроля были использованы растения *C. angustifolium*, *A. vulgaris*, собранные на территории Барсовой горы. В основном количественное содержание ДАК у растений кустов скважин было повышенным. Самым высоким содержанием ДКГК характеризовались растения кустов скважин № 279Б, 110 и 132 (табл. 2), где ее содержание превысило контрольное значение в 16, 5,7 и 5,4 раза соответственно. Замечено, что у растений, имеющих высокие значения содержания ДКГК, повышен уровень активности аскорбатоксидазы (табл. 1). Корреляционный анализ показал наличие высокой положительной зависимости между показателем содержания ДКГК и активностью аскорбатоксидазы ( $r = 0,9$ ).

Также выявлена положительная корреляционная зависимость средней силы ( $r = 0,6$ ) между показателем содержания АК и активностью аскорбатоксидазы. Высокое содержание ДКГК у растений, подверженных воздействию нефтяного загрязнения, может объясняться высокой активностью аскорбатоксидазы, что является причиной активного использования пулов АК и ДАК на ликвидацию последствий неблагоприятного воздействия среды.

Т а б л и ц а 1

**Показатели активности аскорбатоксидазы в растениях *C. angustifolium* и *A. vulgaris* нефтезагрязненных территорий**

| Место отбора проб  | Содержание аскорбатоксидазы, мккат/л |                    |
|--------------------|--------------------------------------|--------------------|
|                    | <i>C. angustifolium</i>              | <i>A. vulgaris</i> |
| Контроль           | $36,6 \pm 1,07$                      | $134,1 \pm 1,7$    |
| Кустовые основания |                                      |                    |
| № 132              | $226,0 \pm 8,9$                      | $219,7 \pm 8,0$    |
| № 11               | $160,9 \pm 6,7$                      | $208,7 \pm 1,6^*$  |
| № 110              | $162,4 \pm 2,6^*$                    | $195,5 \pm 4,7$    |
| № 279Б             | $509,0 \pm 19,8$                     | $345,2 \pm 10,2^*$ |
| № 264              | $128,3 \pm 5,6^*$                    | —                  |
| № 24               | $84,9 \pm 5,5$                       | —                  |
| № 141              | $115,5 \pm 8,3^*$                    | —                  |
| № 79               | $154,4 \pm 7,8$                      | —                  |
| № 912              | —                                    | $142,5 \pm 5,3$    |
| № 142              | —                                    | $161,4 \pm 0,8^*$  |

\* Различия статистически значимы по отношению к контрольному варианту ( $p < 0,05$ ).

Таблица 2

Содержание кислот системы аскорбата в растениях *C. angustifolium* и *A. vulgaris* кустовых оснований нефтезагрязненных территорий, мг/100 г

| Кислоты системы аскорбата | Место отбора проб | <i>C. angustifolium</i> | <i>A. vulgaris</i> |
|---------------------------|-------------------|-------------------------|--------------------|
| АК, мг/100 г              | Контроль          | 11,8 ± 0,17             | 11,6 ± 0,003       |
|                           | № 279Б            | 21,2 ± 0,07*            | 21,2 ± 0,07*       |
|                           | № 110             | 5,6 ± 0,02*             | 11,8 ± 0,03        |
|                           | № 132             | 16,6 ± 0,07*            | 7,4 ± 0,04*        |
|                           | № 264             | 10,0 ± 0,03*            | —                  |
|                           | № 11              | 5,8 ± 0,03*             | 1,8 ± 0,006*       |
|                           | № 24              | 12,7 ± 0,06             | —                  |
|                           | № 141             | 1,3 ± 0,003*            | —                  |
|                           | № 79              | 8,6 ± 0,02*             | —                  |
|                           | № 912             | —                       | 7,8 ± 0,03*        |
|                           | № 142             | —                       | 1,0 ± 0,003*       |
| ДАК, мг/100 г             | Контроль          | 12,3 ± 0,01             | 14,9 ± 0,01        |
|                           | № 279Б            | 19,0 ± 0,06*            | 59,5 ± 0,13*       |
|                           | № 110             | 40,0 ± 0,1*             | 32,5 ± 0,08*       |
|                           | № 132             | 9,8 ± 0,05*             | 20,8 ± 0,1*        |
|                           | № 264             | 13,0 ± 0,04             | —                  |
|                           | № 11              | 41,1 ± 0,17*            | 16,3 ± 0,07        |
|                           | № 24              | 30,3 ± 0,13*            | —                  |
|                           | № 141             | 24,6 ± 0,14*            | —                  |
|                           | № 79              | 9,8 ± 0,04*             | —                  |
|                           | № 912             | —                       | 9,2 ± 0,03*        |
|                           | № 142             | —                       | 1,6 ± 0,004*       |
| ДКГК, мг/100 г            | Контроль          | 15,6 ± 0,02             | 10,6 ± 0,02        |
|                           | № 279Б            | 209 ± 0,2*              | 61,3 ± 0,16*       |
|                           | № 110             | 89,2 ± 0,2*             | 27,8 ± 0,07*       |
|                           | № 132             | 85,0 ± 0,2*             | 39,5 ± 0,17*       |
|                           | № 264             | 63,8 ± 0,16*            | —                  |
|                           | № 11              | 59,9 ± 0,17*            | 29 ± 0,13*         |
|                           | № 24              | 48,5 ± 0,17*            | —                  |
|                           | № 141             | 40,8 ± 0,05*            | —                  |
|                           | № 79              | 21,0 ± 0,04*            | —                  |
|                           | № 912             | —                       | 39,6 ± 0,14*       |
|                           | № 142             | —                       | 15,9 ± 0,08*       |

Растения *A. vulgaris* проявляли похожую, но менее выраженную реакцию: содержание АК у растений кустового основания № 279Б превышало контрольное в 1,8 раза, у растений кустовых оснований № 912, 132, 11 и 142 наблюдалось снижение содержания АК ниже контрольного значения (табл. 2).

Растения кустовых оснований также содержали высокие концентрации ДАК. Наибольшее количество ДКГК обнаружено у растений кустов скважин № 279Б, 912 и 132 (см. табл. 2).

У растений *A. vulgaris* выявлена высокая положительная корреляционная зависимость между показателем содержания ДАК и активностью аскорбат-оксидазы ( $r = 0,89$ ); показателем содержания ДКГК и активностью аскорбатоксидазы ( $r = 0,82$ ), а также корреляционная связь средней силы между

показателем содержания АК и активностью аскорбатоксидазы ( $r = 0,63$ ). Соотношение АК/ДАК является показателем физиологического состояния растений: высокая интенсивность процессов жизнедеятельности – больше восстановленной АК, низкая интенсивность – растет содержание дегидроформы [17]. Оценивая соотношение АК/ДАК растений *C. angustifolium* и *A. vulgaris* нефтезагрязненных территорий, можно наблюдать его уменьшение в 2 раза в обоих случаях, по сравнению с контролем. Следовательно, растения находились в состоянии угнетения процессов жизнедеятельности.

Тем не менее растения вида *A. vulgaris* отличаются более усиленным синтезом АК при высоком уровне ДКГК, чем растения вида *C. angustifolium*, следовательно, полынь обыкновенная более устойчива к воздействию нефтезагрязнений.

*Особенности синтеза кислот системы аскорбата растений нефтезагрязненных участков:*

Наибольшим содержанием аскорбиновой кислоты отличались листья растений *C. angustifolium*, собранные с участка ТЗ Усть-Балыкского месторождения (табл. 3). Самым высоким содержанием ДКГК характеризовались растения с участка Т2А Усть-Балыкского месторождения (табл. 3). При этом большинство растений имело повышенный уровень ДАК, что является результатом интенсивного использования АК при действии стрессирующего фактора. В качестве контроля были использованы растения *C. angustifolium*, *J. alpino-articulatus*, *P. australis*, собранные в лесном массиве Барсовой горы.

Анализ содержания ДКГК показал наиболее высокое значение этого пула в растениях *C. angustifolium*, произраставших на площадке Т2А (табл. 3).

Количественный анализ уровня ДКГК может служить показателем определенной направленности физиологических процессов, так как реакция образования ДКГК необратима и ДКГК является конечным продуктом, не проявляющим биологической активности.

Таким образом, повышение содержания ДКГК у растений на нефтезагрязненных участках месторождений, вероятно, является результатом использования биологически активных пулов АК и ДАК на ликвидацию последствий неблагоприятного воздействия среды [18].

Известно, что соотношение АК/ДАК является показателем физиологического состояния растений: высокая интенсивность процессов жизнедеятельности – больше восстановленной АК, низкая интенсивность – растет содержание дегидроформы [17]. В процессе воздействия на дыхание важная роль принадлежит соотношению АК/ДАК, поскольку последняя, функционируя как переносчик водорода в дыхательной цепи растений, отвлекает часть водорода окисляемого субстрата, что, вероятно, и приводит к торможению дыхания. Показано, что ДАК тормозит активность дегидрогеназ, интенсивность восстановительных синтезов, образование макроэргических связей. Поэтому повышение отношения АК/ДАК за счет уменьшения ДАК сопровождается усилением дыхания и роста растительных клеток [17].

Таблица 3

**Содержание кислот системы аскорбата в растениях Усть-Балыкского  
и Южно-Сургутского месторождений, мг/100 г**

| Кислоты<br>системы<br>аскорбата | Месторождения              | <i>C. angustifolium</i> | <i>J. alpino-articulatus</i> | <i>P. australis</i> |
|---------------------------------|----------------------------|-------------------------|------------------------------|---------------------|
|                                 | Мониторинговые<br>площадки |                         |                              |                     |
| АК,<br>мг/100 г                 | Усть-Балыкское             |                         |                              |                     |
|                                 | T1A                        | 2,8 ± 0,1               | 0,34 ± 0,02                  | 1,94 ± 0,06         |
|                                 | T2A                        | 0,5 ± 0,02              | 2,16 ± 0,05                  | 1,64 ± 0,04         |
|                                 | T3                         | 3,84 ± 0,07             | 1,35 ± 0,03                  | 3,45 ± 0,08         |
|                                 | Южно-Сургутское            |                         |                              |                     |
|                                 | T'1A                       | 1,19 ± 0,08             | 0,52 ± 0,02                  | 0,88 ± 0,03         |
|                                 | 2A                         | –                       | 0,97 ± 0,03                  | –                   |
|                                 | 2Б                         | –                       | 0,26 ± 0,02                  | –                   |
|                                 | Описание 2                 | –                       | 0,86 ± 0,04                  | 4,52 ± 0,09         |
|                                 | Описание 1                 | –                       | –                            | 1,95 ± 0,09         |
| ДАК,<br>мг/100 г                | Усть-Балыкское             |                         |                              |                     |
|                                 | T1A                        | 3,71 ± 0,06             | 0,7 ± 0,02                   | 2,9 ± 0,11          |
|                                 | T2A                        | 1,49 ± 0,09             | 0,63 ± 0,02                  | 0,9 ± 0,02          |
|                                 | T3                         | 1,8 ± 0,07              | 2,31 ± 0,09                  | 3,34 ± 0,14         |
|                                 | Южно-Сургутское            |                         |                              |                     |
|                                 | T'1A                       | 2,52 ± 0,1              | 1,1 ± 0,03                   | 2,92 ± 0,09         |
|                                 | 2A                         | –                       | 0,72 ± 0,04                  | –                   |
|                                 | 2Б                         | –                       | 0,41 ± 0,03                  | –                   |
|                                 | Описание 2                 | –                       | 0,85 ± 0,03                  | 2,88 ± 0,09         |
|                                 | Описание 1                 | –                       | –                            | 2,21 ± 0,09         |
| ДКГК,<br>мг/100 г               | Усть-Балыкское             |                         |                              |                     |
|                                 | T1A                        | 17,14 ± 0,4             | 3,45 ± 0,13                  | 13,32 ± 0,17        |
|                                 | T2A                        | 17,42 ± 0,3             | 2,44 ± 0,07                  | 10,37 ± 0,12        |
|                                 | T3                         | 17,07 ± 0,3             | 7,69 ± 0,23                  | 12,63 ± 0,07        |
|                                 | Южно-Сургутское            |                         |                              |                     |
|                                 | T'1A                       | 14,56 ± 0,3             | 3,22 ± 0,1                   | 11,4 ± 0,11         |
|                                 | 2A                         | –                       | 3,85 ± 0,1                   | –                   |
|                                 | 2Б                         | –                       | 5,37 ± 0,1                   | –                   |
|                                 | Описание 2                 | –                       | 2,82 ± 0,1                   | 16,13 ± 0,09        |
|                                 | Описание 1                 | –                       | –                            | 12,87 ± 0,13        |

Оценивая соотношение АК/ДАК растений *C. angustifolium* нефтезагрязненных территорий, можно наблюдать незначительное превышение содержания АК по сравнению с ДАК.

Сравнивая данные 2006 и 2005 гг., можно сказать, что кипрей узколистный с отсыпок месторождений находится в менее угнетенном состоянии (АК 51%, ДАК 49%), чем растения того же вида с кустовых оснований (АК 33%, ДАК 67%).

*J. alpino-articulatus* отличался высоким содержанием пулов АК в растениях, произраставших на точках T2A Усть-Балыкского месторождения, 2A и Описание 2 Южно-Сургутского месторождения, что характеризует наличие активного синтеза АК в ответ на высокий уровень загрязнения (см. табл. 3).

Наблюдалось в основном повышенное содержание ДАК. Наиболее высоких значений ДКГК достигало на точках ТЗ Усть-Балыкского и 2Б и 2А Южно-Сургутского месторождений (см. табл. 3).

Наибольшее содержание АК в листьях *P. australis* наблюдалось на точках ТЗ, Т1А Усть-Балыкского месторождения и Описание 2 и Т1'А Южно-Сургутского месторождения (табл. 3).

В растениях, произраставших на территории Усть-Балыкского месторождения, содержание ДАК в основном ниже содержания АК, в то время как в растениях, произраставших на территории Южно-Сургутского месторождения, ДАК в большинстве случаев выше АК, из чего следует, что растения Южно-Сургутского месторождения более интенсивно расходуют АК под давлением стрессовых факторов.

Площадки Т1А и ТЗ Усть-Балыкского месторождения и Описание 2 и Описание 1 Южно-Сургутского месторождения характеризовались наиболее высоким содержанием пулов ДКГК (см. табл. 3).

Анализируя соотношение АК/ДАК ситника, тростника и кипрея узколистного, можно сказать, что приспособительные возможности растений еще далеко не исчерпаны, так как происходит интенсивный ресинтез аскорбиновой кислоты. При оценке соотношения всех кислот системы аскорбата выявлено, что наибольшую приспособительную реакцию на Усть-Балыкском месторождении показал ситник, а на Южно-Сургутском – тростник, так как именно эти виды усиленно синтезируют АК при высоком уровне ДКГК.

Таким образом, исследования, проведенные на кустовых основаниях в 2005 г., показали высокую согласованность работы системы АК в условиях нефтяного загрязнения среды, что подтверждается корреляционными зависимостями между показателями АК, ДКГК и активностью аскорбатоксидазы. Кипрей узколистный оказался видом, чувствительным к нефтяному загрязнению, полынь обыкновенная – более устойчивым видом.

Исследования растений, произрастающих на отсыпках нефтезагрязненных территорий, позволили установить, что наибольшей устойчивостью к нефтяному загрязнению характеризовались ситник и тростник, в отличие от кипрея узколистного.

Данные биохимического анализа согласуются с работами, анализирующими устойчивость этих видов с точки зрения морфологии растений [19, 20]. Имеются литературные данные о наличии у этих растений морфологических приспособлений для существования в экстремальной среде (воздушные полости в стеблях, корнях и корневищах, мелкоклеточность). На наш взгляд, высокое содержание биологически активных веществ в осоках, ситниках и влаголюбивых злаках пойменных сообществ свидетельствует об успешной адаптации этих растений к загрязнению нефтепродуктами [21, 22].

Кипрей узколистный обладает другой стратегией: высокая семенная продуктивность, анемохория, позволяет данному виду широко осваивать нарушенные (свободные) участки, что не способствует формированию стойких

приспособительных реакций к нефтяному загрязнению среды, в отличие от многолетних растений, таких как полынь обыкновенная, семена которой не распространяются на большие расстояния [18].

### Выводы

1. Растения, произрастающие на нефтезагрязненных территориях, имеют повышенный уровень дегидроаскорбиновой и дикетогулоновой кислот, что объясняется высокой активностью аскорбатоксидазы в ответ на стрессовые условия.

2. Обнаружена высокая корреляционная зависимость между показателями содержания аскорбиновой и дикетогулоновой кислот и активностью аскорбатоксидазы у растений нефтезагрязненных территорий, что говорит об интенсивном использовании аскорбиновой кислоты в ответ на стрессирующий фактор.

3. Из изученных растений, произрастающих на нефтезагрязненных территориях, наиболее устойчивы к нефтяному загрязнению *P. australis* и *J. alpino-articulatus*, которые отличаются усиленным синтезом АК при высоком уровне ДКГК.

4. *C. angustifolium* отличается высокой чувствительностью к нефтезагрязнению, что проявляется в значительном повышении содержания дикетогулоновой кислоты.

### Литература

1. Чижов Б.Е. Лекции по рекультивации нефтезагрязненных земель в Ханты-Мансийском округе. Тюмень : Изд-во ТГУ, 2000. 84 с.
2. Мифтахова А.М. Прямое и трансбиотическое влияние нефтяного загрязнения почв на высшие растения : автореф. ... канд. биол. наук. Уфа, 2002. 17 с.
3. Духовский П., Юкнис Р., Бразайтите А., Жукаускайте И. Реакция растений на комплексное воздействие природных и антропогенных стрессоров // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 2. С. 165–173.
4. Аренте Г.В., Лайнис Ю.Я. Изучение действия ионизирующей радиации на содержание витамина С в растениях с различным обменом веществ // Теоретические и практические вопросы рационального использования животных и растений. Рига, 1993. С. 5–7.
5. Шорнинг Б.Ю., Полещук С.В., Горбатенко И.Ю., Ванюшин Б.Ф. Действие антиоксидантов на рост и развитие растений // Известия РАН. Сер. биол. 1999. № 1. С. 30–38.
6. Загоскина Н.В. Полифенолы и их роль в защите растений от действия стрессовых факторов // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования : материалы VI Междунар. симпозиума, 13–17 июня 2005 г., Пущино. М. : Изд-во РУДН, 2005. Т. 3. С. 300–302.
7. Кулагин А.А. Эколого-физиологические особенности тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в условиях загрязнения окружающей среды металлами : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти : Ин-т экологии Волжского бассейна РАН, 2002. 24 с.
8. Седых В.Н., Игнатьев Л.А. Реакция культур кедра и пихты на воздействие отходов бурения нефтяных скважин // Сибирский экологический журнал. 2001. Ч. I: Ближние последствия. № 3. С. 349–354.
9. Седых В.Н., Игнатьев Л.А. Реакция культур кедра и пихты на воздействие отходов бурения нефтяных скважин // Сибирский экологический журнал. 2001. Ч. II: Дальние последствия. № 3. С. 355–360.

10. Стржалка К., Костецка-Гугала А., Латовски Д. Каротиноиды растений и стрессовое воздействие окружающей среды: роль модуляции физических свойств мембран каротиноидами // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 2. С. 188–193.
11. Цыпленков В.П., Федоров А.С., Банкина Т.А., Федорова Н.Н. Определение химического состава растительных материалов. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 1997. 152 с.
12. Шепелев А.И., Шепелева Л.Ф., Фролов В.Н., Мазитов Р.Г. К методологии экологического мониторинга нефтезагрязненных земель таежной зоны Западной Сибири // Мониторинг окружающей среды, геоэкология, дистанционные методы зондирования Земли : сб. материалов науч. конгр. «ГЕО-Сибирь-2005», 25–29 апреля 2005 г., Новосибирск. Новосибирск : СГГА, 2005. Т. 5. С. 129–133.
13. Шепелева Л.Ф., Тарусина Е.А., Шепелев А.И., Фролов В.Н. Восстановление растительного покрова нефтезагрязненных земель Среднего Приобья после рекультивации // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 299. С. 222–227.
14. Чупахина Г.Н. Физиологические и биохимические методы анализа растений: практикум. Калининград : Изд-во Калининград. гос. ун-та, 2000. 59 с.
15. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков А.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Гос. изд-во сельскохоз. лит-ры, 1956. 472 с.
16. Шепелев А.И. Реакции почв поймы Оби на нефтесолевое загрязнение (Динамика состава и свойств почв, промежуточные результаты) // Отражение био-, гео-, антропоферных взаимодействий в почвах и почвенном покрове : материалы IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Томск, 2010. Т. 2. С. 235–238.
17. Чупахина Г.Н. Система аскорбиновой кислоты. Калининград : Изд-во Калининград. гос. ун-та, 1997. 130 с.
18. Шепелева Л.Ф., Филимонова М.В. Биохимия растительного сырья в условиях техногенных ландшафтов ХМАО: синтез низкомолекулярных антиоксидантов и накопление микроэлементов. Томск : ТМЛ-Пресс, 2008. 118 с.
19. Мазунина Л.Е. Анатомо-морфологические особенности растений при нефтяном загрязнении как индикатор состояния почв // Экологическая и промышленная безопасность в ХМАО–Югре : сб. науч. тр. Нижневартовск : Изд-во Нижневарт. гуманит. ун-та, 2010. С. 97–106.
20. Шепелева Л.Ф., Фролов В.Н., Лобиков А.А. Анализ видового состава растительных сообществ нефтезагрязненных участков территории Нефтеюганского района ХМАО // Сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара «Методы популяционной биологии». Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 178–179.
21. Кравченко И.В., Крышмару Н.С. Биохимические показатели растений в условиях нефтяного загрязнения // Современные проблемы биологических исследований в Западной Сибири и на сопредельных территориях : материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 15-летию биол. ф-та Сургут. гос. ун-та. Сургут : Таймер, 2011. С. 200–204.
22. Шепелева Л.Ф., Крышмару Н.С., Кравченко И.В. Содержание фотосинтетических пигментов, флавоноидов и нефтепродуктов в растениях нефтезагрязненных территорий : сб. науч. тр. биолог. ф-та. Сургут : Сургут. гос. ун-т, 2011. Вып. 8. С. 12–24.

Поступила в редакцию 15.06.2012 г.

doi: 10.17223/19988591/19/8

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 110–121

Inessa V. Kravchenko<sup>1</sup>, Ljudmila F. Shepeleva<sup>2</sup>, Marina V. Filimonova<sup>1</sup>, Lev V. Ganushkin<sup>1</sup><sup>1</sup>Scientific Research Institute for Nature and Environment of the North  
of Surgut State University, Khanty-Mansiyskiy Autonomous Area-Ugra, Russia<sup>2</sup>Surgut State University, Khanty-Mansiyskiy Autonomous Area-Ugra, Russia**DISTRIBUTION OF ASCORBATE SYSTEM ACIDS IN PLANTS  
GROWING ON THE OIL POLLUTED SITES OF THE SURGUT AREA**

The results of ascorbic acid form quantitative content in *Artemisia vulgaris* L., *Phragmites australis* Trin. Ex Steud., *Juncus alpino-articulatus* Chaix. and *Chamerion angustifolium* L. growing on polluted sites are presented in this article. For solving this problem the plants were collected on bush grounds and oilfields (Ust-Baliskom and South-Surgut). The research was conducted on the base of «Vitamins, minerals and Metabolism» Laboratory of Scientific Research Institute for Nature and Environment of the North at Surgut State University, Khanty-Mansiisk Autonomous area-Ugra.

The results showed that the plants growing in oil polluted territories have an increased level of dehydroascorbic and diketogulonic acids content, the reason for this being in a high activity of ascorbatoxidaze. The greatest quantity of ascorbic acid (AA) and ascorbatoxidaze activity was observed in plant levels of *Chamerion angustifolium* that were collected from bush grounds (№279B and №132). In general, the quantitative of dehydroascorbic acid content of bush oilfields ground was higher. The highest level of diketogulonic acids was, obviously, observed in bush oilfield ground № 279B, №110, №132. The control index was over in 16.0, 5.7 and 5.4 times. The plants with an increased diketogulonic acid content show a high ascorbatoxidaze activity. The correlation analysis showed that there is a high positive dependence between the index of diketogulonic acid content and the activity of ascorbatoxidaze ( $r=0,9$ ). *Artemisia vulgaris* plants had a similar but a less marked reaction: the ascorbic acid content of bush ground № 279 exceeded the ascorbic acid content of bush ground № 279B, № 912, №132 in 1.8 time. Bush ground plants had a reduction of ascorbic acid content, it was lower than a control index. *Artemisia vulgaris* plants showed a high positive correlation dependence between the index of dehydroascorbic acid content power, the index of ascorbic acid content and ascorbatoxidaze activity ( $r=0,63$ ). Estimating the correlation "ascorbic acid / dehydroascorbic" between *Chamerion angustifolium* and *Artemisia vulgaris* on oil polluted territories we can observe its reduction in 2 times in both cases in comparison with the control. Consequently, the plants were in a condition of oppression in life activities process. *Chamerion angustifolium* is distinguished by a high sensibility of oilpollution, that is obviously manifested in diketogulonic acids increase. *Chamerion angustifolium* can be used as a biondicator of oil pollution. There is a correlation independence between the index of ascorbic and diketogulonic acids in the plants of oil polluted territories and the activity of askorbatoxidaze, which speaks about an intensive use of ascorbic acids as an answer to a stress factor. Among our studying plants, that grow on oil polluted territories, *Phragmites australis* and *Juncus alpino-articulatus* are the most resistant to oil pollution, they are marked by an intensified synthesis of ascorbic acid and a high level of diketogulonic acid. *Juncus alpino-articulatus* differs by a high content of ascorbic acid in plants that grow on oilpolluted territories which characterises the existence of active ascorbic acid synthesis as an answer to a high pollution level. Analysing the correlation of ascorbic acid /dehydroascorbic *Juncus alpino-articulatus*, *Phragmites australis* and *Chamerion angustifolium*, we can say that adapted abilities of these plants have not been depleted yet as there is an intensive resynthesis of ascorbic acid. Considering the correlation of ascorbat acids system we can see that *Juncus alpino-articulatus* is exposed to less stress in Ust-Balisk oil field as well as *Phragmites australis* in South-Surgut oilfield because it is these two species that synthesise intensively ascorbic acid at a high level of diketogulonic acid.

**Key words:** ascorbic acid; degidroaskorbinic acid; askorbatoxidaza; oil pollution; plants.

Received June 15, 2012

## ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 577.152.1, 57.043, 576.311.347

doi: 10.17223/19988591/19/9

**М.А. Большаков<sup>1,2</sup>, Л.П. Жаркова<sup>1,2</sup>, В.В. Иванов<sup>3</sup>, А.В. Керей<sup>1,2</sup>,  
И.Р. Князева<sup>1,3</sup>, О.П. Кутенков<sup>2</sup>, В.В. Ростов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

<sup>2</sup>Институт сильноточной электроники СО РАН (г. Томск)

<sup>3</sup>Сибирский государственный медицинский университет (г. Томск)

### ОЦЕНКА АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ АНТИОКСИДАНТНОЙ ЗАЩИТЫ МИТОХОНДРИЙ ПЕЧЕНИ МЫШЕЙ ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НАНОСЕКУНДНОГО ИМПУЛЬСНО- ПЕРИОДИЧЕСКОГО МИКРОВОЛНОВОГО ИЗЛУЧЕНИЯ

Работа выполнена в рамках АВЦП «Развитие научного потенциала  
высшей школы (2011)» (проект № 2.1.1/13778).

*Исследовано влияние однократного (4 000 имп.) действия наносекундного импульсно-периодического микроволнового (пиковые плотности потока мощности в пределах 70–1 500 Вт/см<sup>2</sup>) излучения с частотами повторения 10–22 имп./с на активность основных ферментов антиоксидантной системы митохондрий печени мышей (супероксиддисмутаза, глутатионпероксидаза, глутатионредуктаза), образующих единую метаболическую цепь, которая превращает активные формы кислорода в нетоксичные для организма продукты. Показано, что воздействие может повышать или понижать активность ферментов, изменять соотношение активностей этих ферментов в зависимости от частоты повторения импульсов и интенсивности воздействия. Наибольший эффект наблюдается в изменении активности супероксиддисмутазы и глутатионпероксидазы, в отличие от глутатионредуктазы, в активный центр которой не входят ионы металлов переменной валентности. Рассматриваются возможные механизмы влияния ИПМИ на биологические процессы, в частности посредством изменения уровня активных форм кислорода.*

**Ключевые слова:** ферменты антиоксидантной защиты; митохондрии; наносекундное импульсно-периодическое микроволновое излучение.

#### Введение

Одной из наиболее характерных особенностей реагирования биологических объектов на воздействие наносекундного импульсно-периодического микроволнового излучения (ИПМИ) является нелинейная зависимость эффектов от частоты повторения импульсов и интенсивности [1–3]. Это позволяет полагать, что в основе реализации влияния лежат нетепловые механизмы действия и/или локальные перегревы, связанные с неоднородностями биологических тканей [3].

Среди прочих одним из эффектов воздействия ИПМИ на организмы является изменение уровня активных форм кислорода (АФК) и последующая окислительная модификация биополимеров [1, 2]. При этом важную роль в развитии окислительных процессов на уровне целого организма играет печень, подтверждением чего являются результаты об изменении уровня перекиси водорода непосредственно в гепатоцитах мышей после воздействия на них ИПМИ [2]. Одним из возможных источников АФК, обеспечивающих окислительную модификацию липидов и белков в клетках, в том числе и в гепатоцитах, могут быть митохондрии, в которых, наряду с нормальным четырехэлектронным восстановлением кислорода до воды, возможно и одноэлектронное восстановление кислорода с образованием супероксид аниона [4, 5]. Эта активная форма кислорода может дисмутировать до перекиси водорода, которая, в свою очередь, способна превращаться в гидроксил-радикал по схеме реакции Фентона. Согласно существующим представлениям [6–8], супероксид анион может образовываться в первом и третьем дыхательных комплексах и дисмутировать под действием супероксиддисмутазы (СОД) с образованием перекиси водорода. Перекись водорода может: а) восстанавливаться глутатионпероксидазой и каталазой до воды, б) выходить в цитоплазму клетки, запуская процессы окислительной модификации, в) супероксид-анион кислорода при высоких концентрациях способствует высвобождению железа из железосерных белков, которое взаимодействует с перекисью водорода в реакции Фентона с образованием агрессивного гидроксил радикала [9–11]. Гидроксил радикал имеет высокую реакционную способность и запускает свободнорадикальное окисление липидов, белков и нуклеиновых кислот.

Для того чтобы осуществлять контроль за уровнем АФК, митохондрии содержат эшелонированную систему антиоксидантных ферментов и механизмов [12]. Эта система включает в себя супероксиддисмутазу, глутатионпероксидазу (ГПО) и глутатионредуктазу (ГР). Супероксиддисмутаза дисмутирует супероксид-анион кислорода с образованием перекиси водорода, которая восстанавливается в глутатионпероксидазной реакции до воды. В этой реакции в качестве субстрата используется глутатион, который восстанавливается глутатионредуктазой. Активация антиоксидантных систем митохондрий может препятствовать избыточной генерации АФК дыхательной цепью и повреждению липидов, белков и других компонентов органелл. Для полной характеристики ферментативной антиоксидантной системы в этих органеллах достаточно иметь представление об активности СОД, ГПО и ГР.

В результате ранее проведенных исследований [2, 13, 14] было показано, что воздействие ИПМИ сопровождается изменением уровня активных форм кислорода, в частности пероксида водорода, изменением объема митохондрий, изменением клеточного дыхания и степени разобщения окисления и фосфорилирования в этих органеллах. Поэтому изучение состояния анти-

оксидантной системы митохондрий позволит получить дополнительную информацию об особенностях влияния ИПМИ на энергетический метаболизм в клетках в результате нарушения окислительно-восстановительного гомеостаза.

Таким образом, целью данного этапа работы было сравнительное исследование активности антиоксидантных ферментов в митохондриях, изолированных из печени мышей, после однократного кратковременного воздействия импульсно-периодического микроволнового излучения с различными частотами повторения импульсов и интенсивностями воздействия.

### **Материалы и методики исследования**

Эксперименты проведены на 96 беспородных белых мышах-самцах массой 25–30 г. Мыши содержались в стандартных условиях при постоянной температуре и влажности, в условиях светового режима 12:12, корм и питье были доступны в любое время суток. Опыты проводились в одно и то же время (в утренние часы) в соответствии с санитарными правилами по устройству, оборудованию и содержанию экспериментально-биологических клиник, а также основывались на положениях Хельсинской декларации Всемирной медицинской ассоциации от 1964 г., дополненной в 1975, 1983 и 1989 гг. [15]. Операции выполнялись с соблюдением требований асептики и антисептики, под общей анестезией [16]. Эксперименты выполнены на суспензии митохондрий, выделенных из печени белых мышей методом дифференциального центрифугирования. Для получения изолированных митохондрий из гепатоцитов мышей использовалась методика Джонсона и Лэрди [17] с небольшими модификациями. Полученная суспензия митохондрий переносилась в пробирку и хранилась на льду. Образцы суспензии митохондрий подвергались однократному воздействию 4000 микроволновых импульсов с частотами повторения в диапазоне 10–22 имп./с. Для сравнения в работе использовались ложнооблученные суспензии митохондрий, которые подвергались аналогичным манипуляциям, что и облученные, но без включения источников излучения. Для каждого из режимов воздействия было выполнено одинаковое количество экспериментов (по 6 повторностей). Длительность воздействия варьировала от 3 до 7 мин в зависимости от частоты повторения импульсов.

Источником ИПМИ служил лабораторный импульсный генератор на основе магнетрона МИ-505 (Россия, несущая частота 10 ГГц, выходная пиковая мощность 180 кВт, длительность импульсов 100 нс). Облучение проводилось из открытого конца волновода сечением  $10 \times 33$  мм. Для оценки интенсивности воздействия измерялась пиковая плотность потока мощности (пППМ) с помощью антенны и детектора по методике, описанной в работе Klimov A.I. et al. [18]. В проведенной работе использовалась интенсивность в диапазоне пППМ от 70 до 1 500 Вт/см<sup>2</sup>. Визуальный контроль характери-

стик микроволновых импульсов (форма и длительность, пиковая мощность) осуществлялся с помощью осциллографа Tektronix TDS 644A (USA).

После облучения митохондрии подвергались разрушению с помощью ультразвукового дезинтегратора Ultrasonic Cell disruptor – модель XL 205 (Heat Systems, USA) трижды по 10 с. Гомогенат митохондрий центрифугировался 30 мин (20 000 g при 4°C), и далее в надосадочной жидкости определялись активность антиоксидантных ферментов и концентрация белка по методу Бредфорда [19]. Определение активности ферментов антиоксидантной защиты проводилось спектрофотометрически с использованием спектрофотометра СФ – 2000 («Спектр», Россия). Активность супероксиддисмутазы (КФ 1.15.1.1) определялась по методу, предложенному в [20]; активность глутатионпероксидазы (КФ 1.11.1.9) – по методу [21]; активность глутатионредуктазы (КФ 1.6.4.2) – по [22].

Полученные результаты подвергались статистической обработке с использованием пакета программ StstSoft STATISTICA 6.0, с помощью которого рассчитывались средняя арифметическая величина показателей и ошибка среднего. Эффект воздействия рассчитывался в процентах по отношению к показателям ложнооблученных образцов. Значимость различий между показателями облученных и ложнооблученных выборок определялась с помощью непараметрического U-критерия Манна–Уитни.

### Результаты исследования и обсуждение

**Влияние ИПМИ на активность антиоксидантных ферментов в митохондриях.** На основе проведенных экспериментов установлено, что микроволновые импульсы наносекундной длительности оказывают влияние на активность СОД в изолированных митохондриях печени мышей. Эффект зависит от частоты и интенсивности ИПМИ (табл. 1). После воздействия микроволновыми импульсами минимальной из использованных пППМ – 70 Вт/см<sup>2</sup> (величина средней ППМ 0,07 мВт/см<sup>2</sup>) активность СОД увеличивалась только при частоте 16 имп./с. Воздействие ИПМИ с интенсивностью 700 Вт/см<sup>2</sup> (средняя ППМ 0,7 мВт/см<sup>2</sup>) эффективно снижало активность СОД при частоте повторения 10 имп./с. Воздействие ИПМИ с самой высокой из используемых интенсивностей 1 500 Вт/см<sup>2</sup> (средняя ППМ 1,5 мВт/см<sup>2</sup>) приводило к повышению супероксиддисмутазной активности при частотах 13 и 16 имп./с. Облучение митохондрий ИПМИ с другими исследуемыми параметрами воздействия оказалось неэффективным в отношении изменения активности супероксиддисмутазы.

Воздействие наносекундных микроволновых импульсов на митохондрии оказывает более выраженный эффект на глутатионпероксидазную активность по сравнению с активностью СОД (табл. 2). Облучение ИПМИ с пППМ 70 Вт/см<sup>2</sup> митохондрий приводило к ингибированию на 18,1% активности фермента при частоте 10 имп./с относительно данного показате-

ля в группе ложного облучения. Повышение интенсивности излучения до 700 Вт/см<sup>2</sup> приводило к существенному ингибированию активности на частотах 10, 13 и 16 имп./с на 18,3, 19,8 и 18,5% соответственно. Напротив, при максимальной из использованных интенсивностей 1500 Вт/см<sup>2</sup> глутатионпероксидазная активность повышалась при частотах повторения 13 и 16 имп./с на 11 и 19,1% соответственно.

Таблица 1

**Активность супероксиддисмутазы митохондрий после воздействия ИПМИ**

| Частота повторения импульсов, имп./с | пППМ, Вт/см <sup>2</sup> |           |              |           |              |           |
|--------------------------------------|--------------------------|-----------|--------------|-----------|--------------|-----------|
|                                      | 70                       |           | 700          |           | 1 500        |           |
|                                      | Ед./мг белка             | Эффект, % | Ед./мг белка | Эффект, % | Ед./мг белка | Эффект, % |
| ЛО                                   | 63±3,3                   |           | 61±4,7       |           | 59±5,1       |           |
| 10                                   | 71±3,6                   | +11,6     | 46±5,6*      | -24,7     | 56±9,7       | -6,5      |
| 13                                   | 70±4,5                   | +11       | 59±8,4       | -3,1      | 72±12,6*     | +21,9     |
| 16                                   | 74±7,8*                  | +16,6     | 56±5,9       | -8,2      | 70±5,2*      | +18,3     |
| 22                                   | 70±5,1                   | +10,3     | 59±2,2       | -2,3      | 61±5,6       | +1,9      |

*Примечание.* Здесь и далее в таблицах представлены среднеарифметические значения показателя ± ошибка среднего; \* Различия статистически значимы по отношению к группе ложного облучения (ЛО) ( $p \leq 0,05$ ).

Таблица 2

**Активность глутатионпероксидазы митохондрий после воздействия ИПМИ**

| Частота повторения импульсов, имп./с | пППМ, Вт/см <sup>2</sup> |           |                    |           |                    |           |
|--------------------------------------|--------------------------|-----------|--------------------|-----------|--------------------|-----------|
|                                      | 70                       |           | 700                |           | 1 500              |           |
|                                      | нмоль/мин/мг белка       | Эффект, % | нмоль/мин/мг белка | Эффект, % | нмоль/мин/мг белка | Эффект, % |
| ЛО                                   | 393 ±24                  |           | 410 ±7             |           | 408 ±4             |           |
| 10                                   | 322 ±18*                 | -18,1     | 335 ±31*           | -18,3     | 397 ±11            | -2,8      |
| 13                                   | 376 ±37                  | -4,2      | 329 ±14*           | -19,8     | 453 ±8*            | +11       |
| 16                                   | 359 ±27                  | -8,5      | 334 ±33*           | -18,5     | 486 ±14*           | +19,1     |
| 22                                   | 356 ±35                  | -9,4      | 373 ±25            | -9        | 423 ±8             | +3,7      |

Низкая активность глутатионпероксидазы при интенсивности ИПМИ 700 Вт/см<sup>2</sup> может быть одной из причин обнаруженного ранее увеличения уровня пероксида водорода в митохондриях при этом режиме облучения. Увеличение активности фермента после облучения митохондрий ИПМИ с пППМ 1500 Вт/см<sup>2</sup> также согласуется с обнаруженным ранее снижением уровня пероксида водорода в этих органеллах [2].

Воздействие наносекундных микроволновых импульсов на митохондрии не оказывает существенного влияния на глутатионредуктазную активность (табл. 3) в сравнении с активностью СОД и глутатионпероксидазы. Только после облучения митохондрий ИПМИ с пППМ 700 мВт/см<sup>2</sup> и частотой повторения 13 имп./с происходит статистически значимое ингибирование активности фермента (на 14,9% относительно данного показателя в ложно облу-

ченной группе). Использование ИПМИ с интенсивностями 70 и 1 500 Вт/см<sup>2</sup> оказалось неэффективным в отношении изменения активности глутатионредуктазы в митохондриях при всех использованных частотах повторения импульсов (табл. 3).

Существуют определенные соотношения активности отдельных ферментов антиоксидантной системы, обеспечивающие нужную стационарную концентрацию активных форм кислорода, необходимую для нормального функционирования клеток и одновременно безопасную для мембран и других клеточных структур [23]. Ранее [2, 24] было показано, что в качестве возмущающего агента, способного изменить концентрацию H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и O<sup>•-</sup><sub>2</sub>, могут выступать ИПМИ интенсивностью в интервале от 70 до 1 500 Вт/см<sup>2</sup> в импульсе и частотами повторения импульсов 10–22 за секунду. Исходя из этого, можно было ожидать нарушения в сбалансированности антиоксидантных ферментативных систем.

Таблица 3

**Активность глутатионредуктазы в митохондриях после воздействия ИПМИ**

| Частота повторения импульсов, имп./с | пППМ, Вт/см <sup>2</sup> |           |                        |           |                        |           |
|--------------------------------------|--------------------------|-----------|------------------------|-----------|------------------------|-----------|
|                                      | 70                       |           | 700                    |           | 1 500                  |           |
|                                      | нмоль/мин/<br>мг белка   | Эффект, % | нмоль/мин/<br>мг белка | Эффект, % | нмоль/мин/<br>мг белка | Эффект, % |
| ЛО                                   | 99,1 ± 1,6               |           | 96,6 ± 6,6             |           | 100 ± 1,0              |           |
| 10                                   | 100,1 ± 0,5              | +1        | 108,6 ± 8,3            | +12,3     | 97,3 ± 2,4             | -2,8      |
| 13                                   | 91,1 ± 1,8               | -8,1      | 82,2 ± 1,9*            | -14,9     | 93,7 ± 2,8             | -6,3      |
| 16                                   | 95,3 ± 1,3               | -3,8      | 83,7 ± 3,6             | -13,3     | 99,0 ± 3,0             | -1        |
| 22                                   | 100,9 ± 3,8              | +1,8      | 96,3 ± 5,7             | -0,4      | 93,6 ± 2,6             | -6,4      |

Действительно, в проведенных экспериментах настоящей работы было установлено, что соотношение активности ферментов антиоксидантной защиты изменяется после воздействия ИПМИ. Эти изменения имеют определённую зависимость от интенсивности микроволновых импульсов (см. табл. 1–3). Наибольший эффект наблюдается в изменении активности металлсодержащих ферментов СОД и глутатионпероксидазы, в отличие от глутатионредуктазы, активный центр которых не содержит ионы металлов переменной валентности.

Полученные данные свидетельствуют о том, что влияние ИПМИ на активность ферментов носит разнонаправленный характер. Возможны несколько вариантов изменения соотношения металлсодержащих ферментов (активность глутатионредуктазы после воздействия микроволновых импульсов при всех частотах повторения и интенсивностях значимо не отличалась от показателей в группе ложного облучения):

а) повышение активности СОД и ингибирование глутатионпероксидазы (см. табл. 2), что наблюдается после воздействия ИПМИ интенсивностью 70 Вт/см<sup>2</sup> при всех частотах повторения импульсов. Данный эффект может приводить к накоплению гидропероксида водорода в митохондриях. В этом

случае процесс его образования в реакциях дисмутации супероксида преобладает над восстановлением гидропероксида водорода глутатионпероксидазой. Дополнительная активация СОД и снижение активности глутатионпероксидазы могут привести к повышению концентрации  $H_2O_2$ . Увеличение соотношения активностей СОД/глутатионпероксидазы рассматривают как одну из биохимических характеристик процесса старения, а также некоторых патологий, в основе которых лежит активация свободно-радикального окисления [4, 25, 26]. Увеличение активности глутатионпероксидазы при ингибировании глутатионредуктазы сопровождается снижением уровня основного антиоксиданта в клетках и в митохондриях – восстановленного глутатиона.

б) ингибирование активности обоих исследуемых металлсодержащих ферментов (табл. 1–3), что наблюдается после облучения микроволновыми импульсами со средней из использованных интенсивностей  $700 \text{ Вт/см}^2$ . Это можно объяснить тем, что митохондриальная изоформа фермента Мп-СОД весьма чувствительна к окислительной модификации, обусловленной активными формами кислорода [27, 28]. Обращает на себя внимание тот факт, что при этом ингибирована и глутатионредуктаза. Данное обстоятельство может привести к снижению уровня восстановленного глутатиона с последующей активацией свободнорадикального окисления.

в) повышение активности обоих исследуемых металлсодержащих ферментов, что наблюдается после облучения микроволновыми импульсами со средней из использованных интенсивностей  $1500 \text{ Вт/см}^2$  при 13 и 16 имп./с. Это свидетельствует об активации антиоксидантных систем повышенным уровнем АФК после воздействия ИПМИ высокой интенсивности. Одновременное увеличение активности СОД и глутатионпероксидазы может являться адаптивной реакцией, приводящей к снижению уровня  $H_2O_2$  [2].

Активация СОД в результате действия ИПМИ может быть обусловлена изменением проницаемости митохондриальной мембраны и поступлением ионов кальция в матрикс митохондрий [2]. В аэробных условиях избыточное содержание  $Ca^{2+}$  активирует митохондриальную изоформу фермента СОД 2 (Мп-СОД) в митохондриях печени и миокарда [29, 30]. Поскольку в настоящей работе измерялась общая активность СОД, то её увеличение можно объяснить увеличением активности другой изоформы этого фермента, которая также наличествует в митохондриях печени. В частности, исследования субклеточного распределения СОД показали, что в печени цитозольная форма фермента СОД 1 (Cu, Zn-СОД) локализована наряду с цитозолем и в межмембранном пространстве митохондрий [31, 32]. Супероксиддисмутаза межмембранного пространства СОД 1 (Cu, Zn-СОД) в интактных изолированных митохондриях не активна и активируется вследствие окислительной модификации ее определенных тиоловых групп.  $H_2O_2$  в концентрации  $5 \text{ мкМ}$  или ксантин/ксантинооксидазная система, генерирующая супероксид и  $H_2O_2$ , активируют фермент [33].

Активация СОД из межмембранного пространства в условиях окислительного стресса препятствует снижению трансмембранного потенциала митохондрий, индуцированному ионами  $\text{Ca}^{2+}$ , уменьшает выход цитохрома С в межмембранное пространство и ингибирование дыхания митохондрий в третьем дыхательном состоянии [25]. Активация фермента играет важную роль в обеспечении нормального функционирования клеток, поскольку в условиях окислительного стресса чрезмерная продукция АФК в дыхательной цепи митохондрий может нарушать трансдукцию гормональных сигналов [25].

Активность глутатионпероксидазы зависит от уровня восстановленного глутатиона (субстрата реакции), который восстанавливается из окисленной формы ферментом глутатионредуктазой. Поэтому снижение активности глутатионредуктазы и, соответственно, восстановленной формы трипептида глутатиона может вызывать накопление в митохондриях  $\text{H}_2\text{O}_2$ , инициирующего открытие поры неспецифической проницаемости и вследствие этого гибель клеток [34].

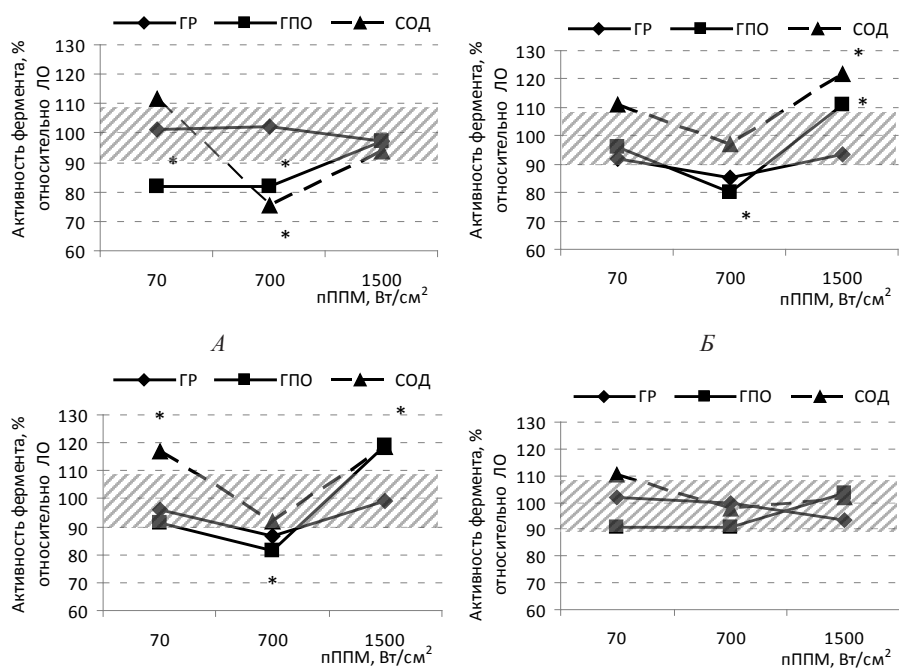


Рис. 1. Соотношение активностей антиоксидантных ферментов в митохондриях после воздействия ИПМИ с частотами повторения импульсов: А – 10 имп./с; Б – 13 имп./с; В – 16 имп./с; Г – 22 имп./с при разных пППМ. Заштрихованное пространство – 95%-ный доверительный интервал среднего значения показателя в ложнооблученных образцах. \* Различия по отношению к показателям ЛО статистически значимы ( $p \leq 0,05$ )

Изменение активности ферментов и их соотношение зависят не только от интенсивности, но и от частоты повторения импульсов (см. рис. 1). В частности, после воздействия ИПМИ с частотой повторения 22 имп./с не наблюдалось изменения активности антиоксидантных ферментов при всех использованных мощностях. Облучение с остальными частотами соотношения активностей исследуемых ферментов изменялись схожим образом при разных интенсивностях воздействия. Разнонаправленность влияния ИПМИ указывает на то, что после воздействия в митохондриях может происходить активация разных компонентов, инициирующих различные механизмы защиты от окислительной модификации биополимеров. Это, в свою очередь, будет являться частью общего физиологического механизма действия ИПМИ на организм.

Физиологические механизмы микроволнового влияния могут быть: а) тепловыми, когда эффект формируется за счет повышения температуры в объекте; б) нетепловыми, когда в результате облучения измеряемый нагрев отсутствует. В случае реализации теплового механизма помимо общего нагрева возможна ситуация, при которой энергия микроволнового импульса трансформируется в быстрый локальный нагрев, что приводит к мгновенному расширению ткани и формированию акустической волны. Акустическая волна механически действует на объект, и это может быть причиной биологического эффекта, как это было установлено применительно к «радиозвуку» [35]. Кроме того, повышение температуры само по себе способно быть причиной биологического действия за счет изменения скоростей биохимических реакций. Однако достаточно широкий класс эффектов не может быть объяснен локальным или общим повышением температуры в облучаемом объекте. В частности, такое возможно при низких уровнях ППМ (единицы – сотни  $\text{мкВт/см}^2$ ), и при малых длительностях импульсов (десятки нс, аналогичным использованным в настоящей работе). В таких случаях энергия электромагнитного импульса, обеспечивая возбуждение молекул, не успевает трансформироваться в увеличение кинетической энергии ансамбля молекул (нагрев). Реализация эффекта происходит по нетепловой схеме, и при этом весьма существенными являются частота повторения импульсов и их энергия.

На важную роль модуляции в формировании эффектов биологического действия импульсно-периодического радиочастотного излучения, вероятно, впервые обратил внимание Аллан Фрай при исследовании так называемого «радарного» эффекта, или «радиозвука» [35]. Феномен заключался в том, что при действии импульсно-модулированного ЭМИ с несущей частотой около 1 ГГц и средней ППМ в десятки  $\text{мкВт/см}^2$  на голову человека последний воспринимает это воздействие в виде звукового сигнала. В качестве объяснения «радиозвука» широкое распространение получила «термоэластическая» модель Джеймса Лина, в соответствии с которой под влиянием микроволновых импульсов с вполне определенными амплитудно-частотными характеристиками имеет место резонансное преобразование электромагнитной энергии

в механические колебания черепа, которые передаются во внутреннее ухо и формируют там ощущение звука, по тональности соответствующего частоте следования микроволновых импульсов [36]. Помимо этого, к настоящему времени установлен достаточно широкий круг эффектов биологического действия импульсно-периодических микроволновых излучений. Показано, что ИПМИ влияют на электрическую активность нервных клеток [37, 38], процессы развития у насекомых [3, 39, 40], частоту сокращения сердца лягушки [41] и изолированной полосы миокарда [42]. Все перечисленные эффекты были зависимы от частоты повторения импульсов и от ППМ подобно эффектам влияния ИПМИ на ферменты антиоксидантной защиты, представленным в настоящей работе. Такое совпадение может указывать на существование общего механизма формирования биологических реакций на электромагнитное воздействие, предложенного Эйди [43]. Этим американским нейрофизиологом было показано наличие так называемых частотных и энергетических «окон», воздействие в пределах которых характеризуется высокой биологической активностью. Считаемые ныне классические эксперименты были проведены на изолированном головном мозге цыпленка и кошки. В работах исследовалось связывание  $\text{Ca}^{2+}$  мембраной клеток мозга после воздействия модулированных низкими частотами электрических и электромагнитных полей. Эффект определялся по выходу ионов кальция в межклеточное пространство путём сравнения радиоактивности опытного и контрольного образцов. После облучения мозга цыплят радиочастотным излучением 147 МГц, модулированным низкими частотами (6–25 Гц), наблюдался эффект увеличения выхода ионов кальция из клеток, чего не наблюдалось после немодулированного облучения. Наибольший эффект был достигнут после воздействия излучением, модулированным частотами в диапазоне 9–16 Гц и ППМ в пределах 0,1–1,0 мВт/см<sup>2</sup>, в то время как при меньшем (0,05 мВт/см<sup>2</sup>) и большем значениях ППМ значимый эффект отсутствовал [43]. Не исключено, что применительно и к случаю активирующего или ингибирующего действия наносекундного ИПМИ на ферменты антиоксидантной защиты митохондрий механизм имеет общий (аналогичный) характер с механизмом влияния, предложенным Эйди, поскольку параметры ИПМИ, которым облучались ферменты, по частоте повторения (8–22 имп./с) и средней ППМ (0,5–1,5 мВт/см<sup>2</sup>) были близки к таковым в экспериментах американского исследователя.

Понимание нетеплового механизма (или механизмов) биологического действия импульсно-периодических микроволн чрезвычайно важно с точки зрения фундаментального знания. Одной из посылок для рассмотрения варианта предполагаемого механизма влияния ИПМИ на биообъекты, как нетеплового, является качественная (отчасти и количественная) сопоставимость эффектов влияния импульсно-периодических микроволнового и рентгеновского излучений на одни и те же биологические объекты или процессы. Наличие схожих зависимостей эффектов от частоты повторения импульсов

наблюдалось в экспериментах с дрожжами, с опухолевыми тканями, в опытах на крысах и белых мышах [3, 13, 14, 24, 44], что определённо позволяет предполагать существование общих схем реагирования посредством одинаковых нетепловых механизмов реализации. Скорее всего, при формировании нетепловых эффектов, инициируемых модулированными или импульсно-периодическими воздействиями, необходим механизм клеточного усиления энергетически слабых воздействий в полноценную физиологическую реакцию. Важную роль в реализации такого влияния могут, как предполагал Эйди [43], играть биологические мембраны и ионы кальция. Биологические мембраны как мишень действия ионизирующих излучений рассматривались достаточно давно [45]. Что может объединять механизмы действия импульсного рентгеновского излучения и импульсных микроволн? Не исключено, что в результате воздействия как импульсно-периодического микроволнового, так и рентгеновского излучений генерируется некоторое количество заряженных частиц (ионов, электронов). Эти заряженные частицы в состоянии эффективно влиять на протекание клеточных процессов, нарушая или изменяя их нормальные траектории. В частности, весьма вероятно нарушение клеточного дыхания митохондриями с нарушением переноса электронов в дыхательной цепи, что будет сопровождаться генерацией активных форм кислорода – АФК [46, 47], обеспечивающих окислительную модификацию биополимеров и изменение их функциональной активности.

### Заключение

Полученные результаты свидетельствуют об изменении активности и соотношения активности антиоксидантных ферментов в митохондриях после воздействия ИПМИ. Это согласуется с данными об изменении уровня АФК и функционального состояния дыхательной цепи митохондрий из печени мышей [1, 2, 13, 14, 24]. С одной стороны, уровень АФК, изменяющийся после воздействия наносекундных микроволновых импульсов, определяется активностью дыхательной цепи и соотношением ферментов антиоксидантной защиты. С другой стороны, на активность антиоксидантных ферментов может оказывать влияние состояние дыхательной цепи митохондрий. В условиях длительной дисфункции митохондриальной цепи, обусловленной импульсно-периодическими воздействиями, накопленные АФК приводят к окислительной модификации белков, в числе которых могут быть и антиоксидантные ферменты [34, 46, 47].

АФК могут быть радикалами-инициаторами перекисного окисления липидов [47], а также окислительно модифицировать белки и повреждать нуклеиновые кислоты [7, 46]. Все эти процессы контролируются ферментами антиоксидантной защиты, которые, будучи сами подверженными влиянию ИПМИ, способны обеспечивать сложный характер окислительно-восстановительного гомеостаза в клетках и, соответственно, сложную картину реа-

лизации эффектов влияния. При этом эффекты наносекундного импульсно-периодического микроволнового воздействия, сформированные на нижних уровнях организации организма (мембранном, клеточном), выступают в роли физиологических механизмов влияния на более высоких уровнях. Совокупные изменения на мембранном и клеточном уровнях приводят к тому, что на уровне организма функциональные сдвиги могут выходить за границы его адаптивных возможностей, что будет сопровождаться серьезными неблагоприятными последствиями.

### Литература

1. *Bol'shakov M.A., Knyazeva I.R., Rostov V.V. et al.* Initiation of free-radical oxidation in albino mice by exposure to pulse periodic microwaves and x-rays // *Biophysics*. 2005. Vol. 50. Suppl. 1. P. 104–109.
2. *Жаркова Л.П., Князева И.Р., Иванов В.В. и др.* Влияние импульсно-периодического рентгеновского и микроволнового излучений на уровень перекисей в изолированных гепатоцитах // *Вестник Томского государственного университета*. 2010. № 333. С. 161–163.
3. *Большаков М.А., Бугаев С.П., Гончарик А.О. и др.* Воздействие мощного микроволнового излучения наносекундной длительности на некоторые биологические объекты // *Доклады Академии наук*. 2000. Т. 371, № 5. С. 691–695.
4. *Меньщикова Е.Б., Ланкин В.З., Зенков Н.К.* Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. М. : Слово, 2006. 556 с.
5. *Андреев А.Ю., Кушнарёва Е.Ю., Старков А.А.* Метаболизм активных форм кислорода в митохондриях // *Биохимия*. 2005. Т. 70, № 2. С. 246–264.
6. *Szewczyk A., Wojtczak L.* Mitochondria as a pharmacological target // *Pharmacology review*, 2002. Vol. 54. P. 101–127.
7. *Болдырев А.А.* Роль активных форм кислорода в жизнедеятельности нейрона // *Успехи физиологических наук*. 2003. Т. 34, № 3. С. 21–34.
8. *Brookes P.S., Yoon Y., Robotham J.L. et al.* Calcium, ATP, and ROS; a mitochondrial love-hate triangle // *American Journal of Physiology. Cell Physiology*. 2004. Vol. 287. P. 817–833.
9. *Beyer R.E.* An analysis of the role of coenzyme Q in free radical generation and as an antioxidant // *Biochemistry and Cell Biology*. 1992. Vol. 70. P. 390–403.
10. *Cadenas E., Davies K.J.* Mitochondrial free radical generation, oxidative stress, and aging // *Free Radic. Biol. Med*. 2000. Vol. 29. P. 222–230.
11. *Raha S., Robinson B.H.* Mitochondria, oxygen free radicals, disease and ageing // *Trends of Biochemistry Science*. 2000. Vol. 25. P. 502–508.
12. *Кулинский В.И., Колесниченко Л.С.* Глутатион митохондрий // *Биохимия*. 2007. Т. 72. № 7. С. 856–859.
13. *Жаркова Л.П., Иванов В.В., Князева И.Р. и др.* Изменение объема митохондрий печени мышей после воздействия наносекундных импульсно-периодических микроволнового и рентгеновского излучений // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2011. № 3 (15). С. 161–171.
14. *Князева И.Р., Иванов В.В., Жаркова Л.П. и др.* Влияние импульсно-периодического микроволнового излучения на функциональную активность изолированных митохондрий печени мышей // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2011. № 4 (16). С. 125–135.
15. *Euroguide on the accommodation and care of animals used for experimental and other scientific purposes*. FELASA, 2007. 17 с.

16. Каркищенко Н.Н. Лабораторные животные. М., 2003. 220 с.
17. Jonson D., Lardy H. Isolation of liver or kidney mitochondria // *Methods in Enzymology*. 1969. Vol. 10. P. 94–96.
18. Klimov A.I., Kovalchuk O.V., Rostov V.V. et al. Measurement of Parameters of X-Band High-Power Microwave Superradiative Pulses // *IEEE Transactions on Plasma Science*. 2008. Vol. 36, № 6. P. 1–4.
19. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // *Analyt. Biochemistry*. 1976. Vol. 7, № 1, 2. P. 248–254.
20. Beauchamp C., Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // *Anal. Biochemistry*. 1971. Vol. 44. P. 276–287.
21. Little C., O'Brien P.J. An intracellular GSH-peroxidase with a lipid peroxide substrate // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 1968. Vol. 31. P. 145–150.
22. Smith I.K., Vierheller T.L., Thorne C.A. Assay of glutathione reductase in crude tissue homogenates using 5,5'-dithiobis(2-nitrobenzoic acid) // *Anal. Biochemistry*. 1988. Vol. 175, № 2. P. 408–413.
23. Вартамян Л.С., Гуревич С.М., Козаченко А.И. и др. Системный ответ антиоксидантных ферментов на окислительный стресс, вызванный облучением в малых дозах // *Радиационная биология, радиоэкология*. 2000. Т. 40, № 3. С. 285–291.
24. Князева И.Р., Большаков М.А., Жаркова Л.П. и др. Исследование окислительных процессов в тканях белых мышей после кратковременного воздействия импульсно-периодических микроволновых и рентгеновских излучений // *Материалы Научной конференции с международным участием «Нейро-гуморальные механизмы регуляции органов пищеварительной системы в норме и при патологии»*, посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Е.Ф. Ларина. Томск, 2007. С. 89–94.
25. Cadenas E. Mitochondrial free radical production and cell signaling // *Molecular Aspects of medicine*. 2004. Vol. 25, № 1–2. P. 17–26.
26. Cadenas E., Packer L. *Handbook of Antioxidants (Oxidative Stress and Disease)*. 2nd ed. 2007. P. 602.
27. MacMillan-Crow L.A., Crow J.P., Thompson J.A. Peroxynitrite-mediated inactivation of manganese superoxide dismutase involves nitration and oxidation of critical tyrosine residues // *Biochemistry*. 1998. Vol. 37 (6). P. 1613–1622.
28. MacMillan-Crow L.A., Crow J.P. Does more MnSOD mean more hydrogen peroxide? // *Anticancer Agents Med. Chemistry*. 2011. Vol. 11 (2). P. 178–180.
29. Pérez-Vázquez V., Ramírez J., Aguilera-Aguirre L. et al. Effect of Ca<sup>2+</sup> and Mg<sup>2+</sup> on the Mn-superoxide dismutase from rat liver and heart mitochondria // *Amino Acids*. 2002. Vol. 22, № 4. P. 405–416.
30. Fridovich I. Oxygen toxicity: a radical explanation // *Journal of Experimental Biology*. 1998. Vol. 201. P. 1203–1209.
31. Okado-Matsumoto A., Fridovich I. Subcellular distribution of superoxide dismutases (SOD) in rat liver: Cu,Zn-SOD in mitochondria // *Journal of Biological Chemistry*. 2001. Vol. 276, № 42. P. 38388–38393.
32. Iñarrae P., Moini H., Han D. et al. Mitochondrial respiratory chain and thioredoxin reductase regulate intermembrane Cu,Zn-superoxide dismutase activity: implications for mitochondrial energy metabolism and apoptosis // *Biochemical Journal*. 2007. Vol. 405, № 1. P. 173–179.
33. Fernandez-Checa J.C., Kaplowitz N. Hepatic mitochondrial glutathione: transport and role in disease and toxicity // *Toxicology and Applied Pharmacology*. 2005. Vol. 204. (3). P. 263–273.
34. Chiarugi A. “Simple but not simpler”: toward a unified picture of energy requirements in cell death // *FASEB Journal*. 2005. Vol. 19 (13). P. 1783–1788.

35. Frey A.H. Human auditory system response to modulated electromagnetic energy // Journal Appl. physiol. 1962. Vol. 17. P. 689–692.
36. Lin J.C. The microwave auditory phenomenon // Proc. IEEE. 1980. Vol. 68(1). P. 67–73.
37. Seaman R.L., Wachtel H. Slow and rapid responses to CW and pulsed microwave radiation by individual *Aplysia* pacemakers // J. Microwave Power. 1978. Vol. 13. P. 77–86.
38. Bolshakov M.A., Alekseev S.I. Bursting responses of *Lymnaea* neurons to microwave radiation // Bioelectromagnetics. 1992. Vol. 13(2). P. 119–129.
39. Буренков М.С., Буренкова Л.А., Коротков Ю.С. и др. Влияние микроволн 1–4 ГГц на развитие клеща *Hyalomma asiaticum* // Радиационная биология. Радиоэкология. 1996. Т. 36(5). С. 681–685.
40. Большаков М.А., Князева И.Р., Линдт Т.А., Евдокимов Е.В. Воздействие импульсно-модулированного низкими частотами ЭМИ 460 МГц на эмбрионы дрозофил // Радиационная биология. Радиоэкология. 2001. Т. 41(4). С. 399–402.
41. Grigoriev Yu.G. The role of modulation in the development of EMF somatic effects. In: Electromagnetic fields: biological effects and hygienic standardisation / Eds. by M.H. Repacholi, N.B. Rubtsova, A.M. Muc. Geneva : World Health Organization, 1999. P. 31–43.
42. Pakhomov A.G., Mathur S.P., Doile J. et al. Comparative effects of extremely high power microwave pulses and a brief CW irradiation on pacemaker function in isolated frog heart slices // Bioelectromagnetics. 2000. Vol. 21(4). P. 245–254.
43. Adey W.R. Tissue interaction with nonionising electromagnetic fields // Phys. Rev. 1981. Vol. 61(2). P. 435–514.
44. Rostov V.V., Bolshakov M.A., Buldakov M.A. et al. Suppression of division of tumor cells exposed to nanosecond powerful microwave or X-ray pulse trains // Published in Proc. Of 2-nd European Pulsed Power Symposium, DESY. Hamburg, Germany, 2004. P. 62–66.
45. Кудряшов Ю.Б. Радиационная биофизика. Ионизирующие излучения. М. : Физматлит, 2004. 442 с.
46. Скулачев В.П. Явления запрограммированной смерти. Митохондрии, клетки и органы: роль активных форм кислорода // Соросовский образовательный журнал. 2001. Т. 7, № 6. С. 4–10.
47. Владимиров Ю.А. Свободные радикалы в биологических системах // Соросовский образовательный журнал. 2000. № 12. С. 13–19.

Поступила в редакцию 03.04.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 122–136*

doi: 10.17223/19988591/19/9

Michail A. Bolshakov<sup>1,2</sup>, Lubov P. Zharkova<sup>1,2</sup>, Vladimir V. Ivanov<sup>3</sup>,  
Irekle R. Knyazeva<sup>1,3</sup>, Anna V. Kereya<sup>1</sup>, Oleg P. Kutenkov<sup>2</sup>, Vladislav V. Rostov<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

<sup>2</sup>Institute of High-Current Electronics of Siberian Division  
of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia

<sup>3</sup>Siberian State Medical University, Tomsk, Russia

#### THE ACTIVITY OF ANTIOXIDANT ENZYMES OF LIVER MITOCHONDRIA OF MICE AFTER EXPOSURE TO NANOSECOND REPETITIVE PULSED MICROWAVE

*The effect of nanosecond pulse-periodic microwave and X-rays on the liver mitochondria of mice was investigated. As impact indicators used an optical density*

*of the suspension of mitochondria, showing the volumetric characteristics of these organelles. It was revealed that after irradiation a volume of mitochondria in suspension may vary. Effect depended on the pulse repetition frequency, the intensity or dose of exposure, the nature of the factor, as well as the absence or presence of calcium ions in the incubation medium. It could be seen as reducing the volume of mitochondria (in most cases) so their swelling after the exposure. The reasons for the decline of volume of mitochondria could be breaks in the inner membrane of mitochondria. That breaks provided not compensated exit of ions from the matrix, which initiated the water outflow from the mitochondria. Swelling may be due to input cations (primarily ions  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ) through nonspecific pores in conformity with the electric field gradient. Cations accumulate in the matrix with the simultaneous accumulation of phosphate anion. As a result of this ions accumulation the osmotic pressure within mitochondria increases and it leads to the entrance of water into the mitochondria and swelling. This may be caused by the modulating influence of pulse-periodic microwave and X-rays on the sensitivity of nonspecific permeability of mitochondria inner membrane to calcium ions.*

**Key words:** *antioxidant enzymes; mitochondria; nanosecond repetitive pulsed microwave.*

*Received April 3, 2012*

УДК 612.821.3

doi: 10.17223/19988591/19/10

**Ю.В. Бушов<sup>1</sup>, М.В. Светлик<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)*

<sup>2</sup>*Сибирский государственный медицинский университет (г. Томск)*

## **ФАЗОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ВЫСОКО- И НИЗКОЧАСТОТНЫМИ РИТМАМИ ЭЭГ И ИХ РОЛЬ В КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССАХ**

Результаты исследования представлены на Международной молодежной школе «Организация познавательной деятельности и функциональных систем мозга на разных этапах развития» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 14.740.11.0183).

*У 27 практически здоровых юношей и 29 девушек в возрасте от 18 до 26 лет исследовали внутри- и межполушарные фазовые взаимодействия между высоко- и низкочастотными ритмами ЭЭГ при восприятии коротких интервалов времени. Обнаружены тесные внутри- и межполушарные фазовые взаимодействия между разными ритмами ЭЭГ. Чаще всего эти взаимодействия наблюдаются между гамма-ритмом и низкочастотными составляющими ЭЭГ (0,5–30 Гц), а также между разными частотами гамма-ритма (30–70 Гц). Установлена зависимость этих взаимодействий от факторов «пол», «этап» и «режим деятельности». Обнаружены корреляции уровня фазовых взаимодействий с показателями интеллекта, экстраверсии, нейротизма, латеральной организации мозга и точности восприятия времени. Предполагается, что наряду с пространственной частотной синхронизацией электрической активности мозга эти взаимодействия являются эффективным механизмом функционального объединения нейронов. Полученные результаты и литературные данные свидетельствуют о том, что исследуемые фазовые взаимодействия играют важную роль в когнитивных процессах, в механизмах сознания. Высокая скорость изменения обнаруженных фазовых взаимодействий и некоторые литературные данные позволяют предположить, что эти взаимодействия могут быть не только результатом синаптического облегчения, но также дистантных полевых взаимодействий между нейронами.*

**Ключевые слова:** фазовые взаимодействия; высоко- и низкочастотные ритмы ЭЭГ; когнитивные процессы.

### **Введение**

Изучение природы и механизмов сознания является актуальной междисциплинарной проблемой. В процессе становления взглядов на природу сознания сформировались три основные концепции. Это концепции «светлого пятна», «информационного синтеза» и коммуникативная концепция сознания. Согласно первой концепции, предложенной И.П. Павловым в 1913 г.,

сознание связано с деятельностью «творческого участка» коры, находящегося в состоянии оптимальной возбудимости, где легко образуются новые условные связи и дифференцировки. Остальные зоны коры участвуют в обеспечении уже сформированных рефлексов и бессознательной деятельности. Вторая концепция, концепция «информационного синтеза», была предложена А.М. Иваницким в 1976 г. Согласно этой концепции важную роль в механизмах сознания играют кольцевое движение нервных импульсов по замкнутым круговым путям, повторный вход информации в одни и те же мозговые структуры и синтез разных видов информации. Третья концепция, коммуникативная концепция сознания, была впервые сформулирована П.В. Симоновым в 1981 г. Согласно этой концепции сознание возникло в процессе эволюции на базе потребности к общению и передаче знаний, а также коллективной деятельности людей. В настоящее время эти концепции в значительной степени утратили свою актуальность. В 2002 г. была предложена так называемая электромагнитная теория сознания [1], которая базируется на предположении о том, что материальным носителем сознания является электромагнитное поле мозга. В этой теории важная роль в механизмах сознания отводится дистантным полевым взаимодействиям между нейронами и, в частности, синхронному запуску нейронов. Существенным недостатком этой теории является то, что из-за отсутствия в общем случае единственного решения обратной задачи физики активация различных мозговых структур или их комбинаций может создавать совершенно одинаковые электромагнитные поля. Это означает, что разные состояния мозга и сознания будут неотличимы по характеристикам электромагнитного поля. Одним из важных аспектов проблемы сознания является выяснение механизмов функционального объединения нейронов в процессе осуществления сознательной деятельности. Работами М.Н. Ливанова и его учеников [2–6] показана важная роль в этих процессах пространственной частотной синхронизации электрической активности мозга. В тех же случаях, когда собственные частоты ритмической активности осцилляторов (нейронных популяций, нейросетей) значительно различаются, важную роль в функциональном объединении нейронов могут играть фазовые взаимодействия между отдельными осцилляторами, которые, вероятно, проявляются во взаимодействиях между разными ритмами ЭЭГ. Вместе с тем роль этих взаимодействий в функциональном объединении нейронов, в когнитивных процессах практически не исследовалась.

Цель исследования – на основе изучения внутри- и межполушарных фазовых взаимодействий между ритмами ЭЭГ при выполнении человеком интеллектуальной деятельности попытаться выяснить, какую роль играют указанные фазовые взаимодействия в когнитивных процессах и механизмах сознания.

### Материалы и методики исследования

В исследованиях участвовали добровольцы – практически здоровые юноши (27 человек) и девушки (29 человек) в возрасте от 18 до 26 лет, учащиеся томских вузов. В ходе предварительного обследования с помощью тестов Г. Айзенка [7, 8] исследовали вербальный и невербальный интеллект, а также уровни экстраверсии и нейротизма. С помощью батареи стандартных тестов исследовали особенности латеральной организации мозга с определением ведущей руки и речевого полушария [9, 10]. Для решения поставленных задач проведены 2 серии наблюдений с репродукцией и отмериванием интервалов времени длительностью 200 и 800 мс при наличии и в отсутствие обратной связи о результатах деятельности. Интервалы времени в одной серии задавались невербальными стимулами (светлый квадрат со стороной 2 см, появляющийся в центре затемненного экрана монитора) в другой – цифрами (при отмеривании длительности). Испытуемые воспроизводили и отмеривали интервалы времени двойным нажатием на клавишу «пробел». В качестве сигнала обратной связи использовали выраженную в процентах относительную ошибку репродукции или отмеривания заданного интервала времени. ЭЭГ записывали с помощью 24-канального энцефалографа-анализатора в следующих отведениях: Cz, Fz, Pz, F3, F4, C3, C4, P3, P4, T3, T4, T5, T6, O1, O2 по системе «10–20 %». Объединенный референтный электрод устанавливался на мочки левого и правого уха испытуемого, а заземляющий фиксировался на запястье правой руки. С целью исключения артефактов, связанных с движением глаз, регистрировали ЭОГ. Электроды для записи ЭОГ устанавливали на верхнее и нижнее веко левого глаза испытуемого. При вводе аналоговых сигналов в ЭВМ частота дискретизации составляла 250 Гц. С целью контроля мозгового происхождения гамма-ритма использовали метод дипольной локализации [11]. При изучении фазовых взаимодействий между высоко- и низкочастотными составляющими ЭЭГ использовали вейвлетный биспектральный анализ и подсчитывали функцию бикогерентности [12]. В качестве интегральной характеристики уровня фазовых взаимодействий между ритмами ЭЭГ использовали полусумму значений этой функции в исследуемом частотном диапазоне ЭЭГ (0,5–70 Гц). При анализе корреляционных связей между исследуемыми показателями подсчитывали ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Для оценки влияния исследуемых факторов («пол», «этап деятельности», «режим деятельности») на фазовые взаимодействия использовали многофакторный дисперсионный анализ для повторных наблюдений.

### Результаты исследования и обсуждение

Проведенные исследования позволили обнаружить наличие внутри- и межполушарных фазовых связей между гамма-ритмом и альфа-, бета- и тета-

активностью мозга. Наряду с этим были обнаружены тесные фазовые связи и между низкочастотными составляющими ЭЭГ (0,5–30 Гц). Значения функции бикогерентности, найденные между отведениями Т4 и Т5 у одного из испытуемых при репродукции зрительных сигналов длительностью 200 мс без обратной связи, на этапе предъявления стимула представлены на рис. 1.

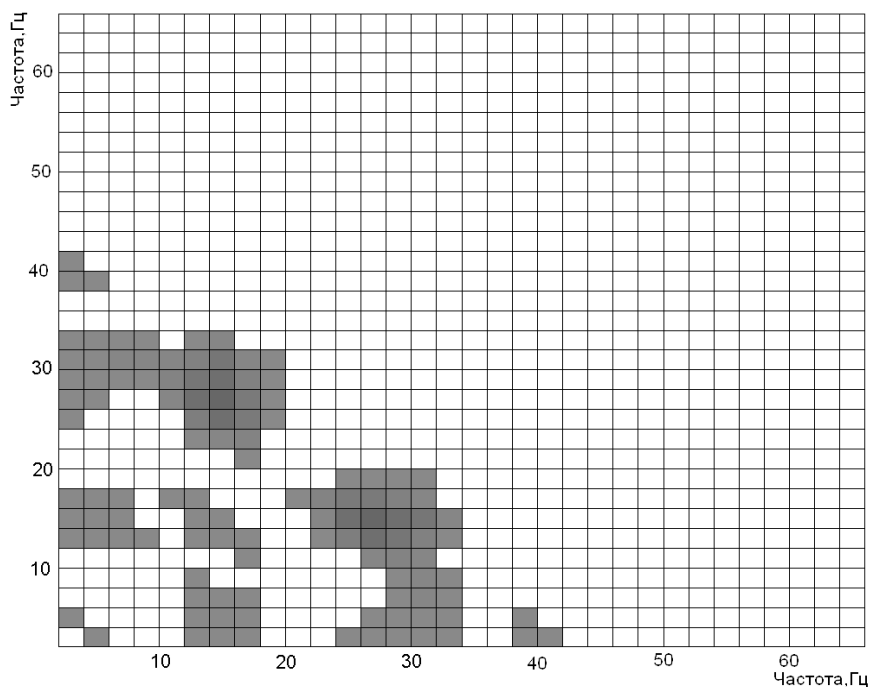


Рис. 1. Значения функции бикогерентности, найденные между отведениями Т4 и Т5 у одного из испытуемых при репродукции зрительных сигналов длительностью 200 мс без обратной связи, на этапе предъявления стимула.

На темных участках значения функции бикогерентности больше или равны 0,8, на светлых – меньше 0,8

Установлено, что на указанные фазовые взаимодействия статистически значимое влияние оказывают факторы «пол» и «этап деятельности».

Результаты оценки влияния факторов «пол» и «этап деятельности» на внутриполушарные фазовые взаимодействия между высоко- и низкочастотными ритмами ЭЭГ при репродукции и отмеривании коротких интервалов времени в отсутствии обратной связи о результатах деятельности представлены в табл. 1–2.

Как следует из табл. 1 и 2, факторы «пол» и «этап деятельности» оказывают статистически значимое влияние на внутриполушарные фазовые взаимодействия между высоко- и низкочастотными ритмами ЭЭГ; результат влияния этих факторов зависит от места отведения и вида выполняемой деятельности.

Таблица 1

**Влияние факторов «пол» и «этап деятельности» на внутриполушарные фазовые взаимодействия между ритмами ЭЭГ при воспроизведении длительности сигналов без обратной связи**

| Фактор            | p     | Отведения |
|-------------------|-------|-----------|
| Пол               | 0,020 | C4        |
| Этап деятельности | 0,030 | T3        |

*Примечание.* Здесь и далее в таблицах p – уровень статистической значимости.

Таблица 2

**Влияние фактора «этап деятельности» на внутриполушарные фазовые взаимодействия между ритмами ЭЭГ при отмеривании длительности без обратной связи**

| Фактор            | p     | Отведения |
|-------------------|-------|-----------|
| Этап деятельности | 0,008 | C3        |
| Этап деятельности | 0,022 | T6        |
| Этап деятельности | 0,003 | T5        |

Сходные данные были получены при изучении межполушарных фазовых взаимодействий между исследуемыми ритмами ЭЭГ.

Результаты изучения совместного влияния факторов «пол» и «этап деятельности» на межполушарные фазовые взаимодействия при отмеривании коротких интервалов времени при наличии и в отсутствие обратной связи о результатах деятельности представлены в табл. 3–4.

Таблица 3

**Совместное влияние факторов «пол» и «этап деятельности» на межполушарные фазовые взаимодействия между ритмами ЭЭГ при отмеривании длительности с обратной связью о результатах деятельности**

| Отведения | F    | p    |
|-----------|------|------|
| F3-T6     | 2,76 | 0,03 |
| C3-T4     | 2,57 | 0,04 |
| C3-T6     | 2,60 | 0,04 |
| T5-T6     | 2,76 | 0,03 |

*Примечание.* Здесь и далее в таблицах F – найденное значение критерия Фишера по результатам дисперсионного анализа.

Таблица 4

**Совместное влияние факторов «пол» и «этап деятельности» на межполушарные фазовые взаимодействия между ритмами ЭЭГ при отмеривании длительности без обратной связи о результатах деятельности**

| Отведения | F    | p    |
|-----------|------|------|
| F3-C4     | 3,16 | 0,03 |
| F3-T6     | 3,76 | 0,01 |
| P3-T4     | 3,75 | 0,01 |

Результаты дисперсионного анализа позволили также обнаружить статистически значимое влияние факторов «пол» и «режим деятельности» на

межполушарные фазовые взаимодействия. Результаты дисперсионного анализа, характеризующие совместное влияние факторов «пол» и «режим деятельности» на исследуемые фазовые взаимодействия на этапе деятельности «первое нажатие на клавишу пробел», представлены в табл. 5.

Таблица 5

**Совместное влияние факторов «пол» и «режим деятельности»  
на межполушарные фазовые взаимодействия между ритмами ЭЭГ  
на этапе деятельности «первое нажатие на клавишу пробел»**

| Отведения | F    | p    |
|-----------|------|------|
| O1-T6     | 3,72 | 0,02 |
| F3-C4     | 3,75 | 0,01 |
| F3-T6     | 3,22 | 0,03 |
| P3-P4     | 3,69 | 0,02 |
| P3-T6     | 3,04 | 0,03 |
| T5-P4     | 3,30 | 0,02 |
| T5-T6     | 3,16 | 0,03 |

Наряду с этим проведенные исследования позволили обнаружить наличие статистически значимых корреляций уровня фазовых взаимодействий с показателями вербального и невербального интеллекта, уровнями экстраверсии и нейротизма, особенностями латеральной организации мозга и точностью восприятия времени. Величина найденных коэффициентов корреляций по абсолютной величине варьировала от 0,56 до 0,98 ( $p = 0,05-0,003$ ). Установлено, что характер указанных корреляций отличается у юношей и девушек, зависит от вида и этапа выполняемой деятельности. Вероятно, зависимость фазовых взаимодействий от фактора пола фактически обусловлена связанными с полом особенностями латеральной организации мозга [13]. Это подтверждают и обнаруженные корреляции уровня фазовых взаимодействий с показателем мануального предпочтения и коэффициентом правого уха [14].

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что исследуемые фазовые взаимодействия информативны и отражают вид и этап выполняемой деятельности и индивидуальные особенности человека. Поскольку источниками ритмической активности мозга чаще всего являются не отдельные пейсмекерные нейроны, а нейронные сети [15], то обнаруженные фазовые взаимодействия между ритмами ЭЭГ фактически отражают нейросетевые взаимодействия. Вероятно, высокая пластичность, легкость и скорость формирования фазовых связей делают их, наряду с пространственной частотной синхронизацией электрической активности мозга, эффективным механизмом функционального объединения нейронов. Причем если в последнем случае объединение нейронных популяций обеспечивается за счет навязывания, раскачки, подстройки и сближения ритмов активности этих популяций, то в случае фазовых взаимодействий – путем модуляции ритмической активности одной популяции нейронов другой. Кроме того, методами компьютерного моделирования показано, что фазовые взаимодействия между ритмами ЭЭГ мо-

гут обеспечивать кодирование, сжатие и координацию нейронных сообщений в мозге [16]. Это позволяет думать, что изучаемые фазовые взаимодействия, обеспечивая функциональное объединение нейронов, кодирование, сжатие и координацию нейронных сообщений, играют важную роль в когнитивных процессах, в механизмах сознания. В пользу этого свидетельствуют и обнаруженные корреляции уровня фазовых взаимодействий с точностью восприятия времени, а также показателями интеллекта, экстраверсии и нейротизма, латеральной организации мозга, от которых зависит успешность когнитивной деятельности [13]. Учитывая высокую скорость изменения обнаруженных фазовых взаимодействий и некоторые литературные данные [1], можно предположить, что эти взаимодействия могут быть не только результатом синаптического облегчения, но также дистантных полевых взаимодействий между нейронами. Особую роль в формировании указанных фазовых взаимодействий, вероятно, играет гамма-ритм. В частности, изучение результатов бикогерентного анализа показало, что чаще всего тесные внутри- и межполушарные фазовые связи наблюдаются между гамма-ритмом и другими ритмами ЭЭГ или между разными частотами гамма-ритма. Необходимо отметить, что, по мнению некоторых исследователей [17], функциональное значение высокочастотной электрической активности мозга (40–200 Гц) состоит в том, что она обеспечивает повышение эффективности синаптических входов и, тем самым, способствует функциональному объединению нейронов. Все это подтверждает выдвинутое предположение о ведущей роли гамма-ритма в формировании изучаемых фазовых взаимодействий. Поскольку при нарушениях высших психических функций и заболеваниях ЦНС наблюдается снижение мощности гамма-ритма [18], можно ожидать, что потеря сознания сопровождается редукцией фазовых связей между гамма-ритмом и другими ритмами ЭЭГ.

Все изложенное выше позволяет предложить «фазовую» концепцию сознания, согласно которой сознание связано с фазовыми нейросетевыми взаимодействиями. При этом каждому состоянию мозга и сознания соответствует определенный «фазовый паттерн», являющийся характерным коррелятом сознания.

### Заключение

Таким образом, проведенные исследования позволили обнаружить наличие внутри- и межполушарных фазовых взаимодействий между высоко- и низкочастотными ритмами ЭЭГ в условиях интеллектуальной деятельности, связанной с восприятием коротких интервалов времени. Установлена зависимость этих взаимодействий от факторов «пол», «этап» и «режим деятельности». Обнаружены корреляции уровня фазовых взаимодействий с показателями интеллекта, экстраверсии, нейротизма, латеральной организации мозга и точности восприятия времени. Полученные результаты и литературные данные свидетельствуют о том, что исследуемые фазовые вза-

имодействия играют важную роль в когнитивных процессах, в механизмах сознания. Предполагается, что эти взаимодействия, наряду с пространственной частотной синхронизацией электрической активности мозга, являются эффективным механизмом функционального объединения нейронов. Имеющиеся литературные данные позволяют предположить, что указанные фазовые взаимодействия могут быть не только результатом синаптического облегчения, но также дистантных полевых взаимодействий между нейронами.

### *Литература*

1. *McFadden J.* Synchronous Firing and Its Influence on the Brain's Electromagnetic Field: Evidence for an Electromagnetic Field Theory of Consciousness // *J. of Consciousness Studies*. 2002. Vol. 9, № 4. P. 23–50.
2. *Ливанов М.Н.* Пространственная организация процессов головного мозга. М. : Наука, 1972. 181 с.
3. *Свидерская Н.Е.* Синхронная электрическая активность мозга и психические процессы. М. : Наука, 1987. 156 с.
4. *Свидерская Н.Е., Королькова Т.А.* Влияние свойств нервной системы и темперамента на пространственную организацию ЭЭГ // *Журнал высшей нервной деятельности*. 1996. Т. 46, № 5. С. 849–858.
5. *Свидерская Н.Е., Королькова Т.А.* Пространственная организация электрических процессов мозга: проблемы и решения // *Журнал высшей нервной деятельности*. 1997. Т. 47, № 5. С. 792.
6. *Думенко В.Н.* Высокочастотные компоненты ЭЭГ и инструментальное обучение. М. : Наука, 2006. 151 с.
7. *Айзенк Г.Ю.* Классические IQ тесты. М. : ЭКСМО-Пресс, 2001. 192 с.
8. *Лучшие психологические тесты для профотбора и профориентации.* Петрозаводск : Петроком, 1992. 316 с.
9. *Леутин В.П., Николаева Е.И.* Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. Новосибирск : Наука, 1988. 193 с.
10. *Кок Е.П., Кочергина В.С., Якушева Л.В.* Определение доминантности полушария при помощи дихотического прослушивания речи // *Журнал высшей нервной деятельности*. 1971. Т. 21, № 5. С. 59–72.
11. *Гнездицкий В.В.* Обратная задача ЭЭГ и клиническая электроэнцефалография. М. : МЕДпресс-информ, 2004. 624 с.
12. *Короновский А.А., Храмов А.Е.* Непрерывный вейвлетный анализ и его приложения. М. : Физматгиз, 2003. 176 с.
13. *Вольф Н.В.* Половые различия функциональной организации процессов полушарной обработки речевой информации. Ростов на/Д : ЦВВР, 2000. 240 с.
14. *Бушов Ю.В., Светлик М.В., Крутенкова Е.П.* Межполушарные фазовые взаимодействия между высоко- и низкочастотными ритмами ЭЭГ при восприятии коротких интервалов времени // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2011. № 3 (15). С. 161–171.
15. *Николос Дж. Г., Мартин А.Р., Валлас Б.Дж., Фукс П.А.* От нейрона к мозгу. Издание второе. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. 672 с.
16. *Цукерман В.Д.* Математическая модель фазового кодирования событий в мозге // *Математическая биология и биоинформатика*. 2006. Т. 1, № 1. С. 97.
17. *Сорокина Н.Д., Селицкий Г.В., Косицин Н.С.* Нейробиологические исследования биоэлектрической активности мозга в диапазоне гамма-ритма у человека // *Успехи физиологических наук*. 2006. Т. 17, № 3. С. 3–10.

18. Соколов Е.Н. Проблема гештальта в нейробиологии // Журнал высшей нервной деятельности. 1996. Т. 46, № 2. С. 229–240.

Поступила в редакцию 26.03.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 137–145*

doi: 10.17223/19988591/19/10

**Yury V. Bushov, Michael V. Svetlik**

*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia  
Siberian State Medical University, Tomsk, Russia*

### **PHASE INTERACTION BETWEEN HIGH-AND LOW-FREQUENCY EEG RHYTHMS AND THEIR ROLE IN COGNITIVE PROCESSES**

*From 27 healthy boys and 29 girls aged 18 to 26 years investigated the intra- and interhemispheric phase of interaction between high- and low-frequency EEG rhythms of reproduction and measure short time intervals in the presence and absence of feedback on performance. In a preliminary study investigated the verbal and nonverbal intelligence, levels of extraversion and neuroticism, particularly the lateral organization of the brain with the definition of a leading hand and speech hemisphere. Time Intervals in the series given as non-verbal stimuli (white square with a side of 2 cm, which appears in the center of a dark monitor) at another series – the figures (for measuring length of time Interval). Tested persons have been double-clicking on the «gap» to reproduce or measure time intervals. Like a feedback signal was a percentage expressed relative error of measuring reproduction or specified time interval. EEG were recorded using 24-channel analyzer encephalograph in the following diversion of the electrodes: Cz, Fz, Pz, F3, F4, C3, C4, P3, P4, T3, T4, T5, T6, O1, O2 in accordance with the scheme «10–20%». To study of phase interactions between high- and low-frequency components of EEG used Wavelet and bispectral analysis calculate the function of bicohere. As an integral characteristic of the phase-level interactions between the rhythms of the EEG used half the sum of the values of this function in the investigated frequency range of the EEG (0,5–70 Hz). To analysis of correlations between the studied parameters calculated a Spearman rank correlation coefficient. To assess the influence of the investigated factors («sex», «stage of activity» «kind of activity») on the phase interaction using ANOVA analysis for repeated observations.*

*Strong intra- and interhemispheric phase interaction between high- and low-frequency EEG rhythms was found. Most often, these interactions are observed between gamma rhythms and low-frequency components of the EEG (0,5–30 Hz), as well as between different frequencies of gamma rhythm (30–70 Hz). The dependence of the interactions in the factors «sex», «stage of activity», «kind of activity» was established. The correlation between phase-level interactions and the indicators of intelligence, extraversion, neuroticism, the lateral organization of the brain and the accuracy of time perception. It is assumed that along with the spatial frequency synchronization of brain electrical activity it have are an effective mechanism of functional association neurons. Obtained results and published data suggest that the investigated phase interactions play an important role in cognitive processes in the consciousness mechanisms. The high rate of change of the detected phase interactions, and some literature data suggest that these interactions can't be only the result of synaptic facilitation and can be as the interactions of distant field between neurons.*

**Key words:** *phase interactions; high- and low-frequency EEG rhythms; cognitive processes.*

*Received March 26, 2012*

УДК 57+61]: 539.1.04, 612.014.4, 591.044

doi: 10.17223/19988591/19/11

Е.С. Гулик, Н.Я. Костеша, Г.А. Борило

*Обособленное структурное подразделение «Научно-исследовательский институт биологии и биофизики Томского государственного университета» (г. Томск)*

## **ВЛИЯНИЕ ХИТАБИСА И ЕГО КОМПОНЕНТОВ НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ТОНКОГО КИШЕЧНИКА И КРОВЕТВОРЕНИЯ ОБЛУЧЕННЫХ КРЫС**

*Исследовано влияние биологически активных веществ природного происхождения: водного экстракта пихты сибирской – абисиб, хитозана, выделенного из панциря крабовых, и их комплекса – хитабиса – на состояние кроветворной системы и надэпителиального слизистого слоя тонкого кишечника облученных крыс в дозе 5,5 Гр. Установлено, что наибольшее противолучевое действие по исследуемым показателям проявляет хитабис: ослабление выраженности лейкопении, большая сохранность клеточности костного мозга, формирование более устойчивого к разрушению слизистого геля тонкого кишечника по сравнению с облученным контролем.*

**Ключевые слова:** *общее рентгеновское излучение; крысы; кроветворная система; слизистый слой тонкого кишечника; абисиб; хитозан; хитабис.*

### **Введение**

Поиск эффективных средств профилактики и предотвращения лучевых поражений человека и животных остается актуальной проблемой радиобиологии, так как сохраняется опасность радиационного поражения при техногенных и природных катастрофах. Последним свидетельством является авария на АЭС «Фукусима-1» в Японии (2011 г.). Многочисленными исследованиями установлено, что биологически активные вещества природного происхождения повышают неспецифическую резистентность организма и успешно используются для профилактики и терапии различных патологий [1–3], в том числе и лучевых поражений [4–6]. В последние годы ведутся интенсивные исследования хитозана (сополимера D-глюкозамина и N-ацетил-D-глюкозамина), выделенного из панциря крабовых, установлены его сорбционные, детоксицирующие, антимикробные, антиоксидантные свойства [7–12], обнаружено выраженное противолучевое действие этого препарата при внутривенном введении как до, так и после облучения [13]. В лаборатории радиационной физиологии и биохимии НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета ранее был изучен водный экстракт пихты сибирской – абисиб, обнаружены его бактерицидные, противовоспалительные, гемо- и иммуностимулирующие свойства [14]. При исследова-

нии комплексного препарата хитабис, представляющего собой раствор хитозана в абисибе, установлена его антиоксидантная активность [15]. Кроме того, хитабис повышает выживаемость и среднюю продолжительность жизни облученных в дозе  $LD_{90/30}$  экспериментальных крыс в большей степени, чем его компоненты – абисиб и хитозан [16]. Известно, что наиболее радиочувствительными системами организма являются кроветворная система и тонкий кишечник, которым свойственна высокая активность физиологической пролиферации [17].

Цель данной работы – изучение действия хитабиса и его компонентов – абисиба и хитозана – на состояние кроветворения и тонкого кишечника облученных животных.

### Материалы и методики исследования

Эксперименты проведены на 104 белых беспородных крысах-самцах массой 180–220 г. Животных подвергали однократному общему воздействию рентгеновского излучения на аппарате РУМ-17 в дозе 5,5 Гр (напряжение 220 кВ, сила тока 15 мА, фильтры 0,5 мм Cu + 1 мм Al, фокусное расстояние 60 см). После облучения опытным животным вводили абисиб (производство ООО НПЦ «БИОЭПЛ», Томск), 0,1%-ный водный раствор хитозан-гидрохлорида с ММ 23 кДа (производство ВНИТИ биологической промышленности, Щелково) и 0,1%-ный раствор хитозана в абисибе – хитабис. Препараты в объеме 1 мл вводили перорально через зонд непосредственно сразу после облучения и затем в течение 10 дней. Контрольные животные получали по 1 мл дистиллированной воды в эти же сроки.

На 7, 14 и 26-е сут после облучения животных показатели периферической крови (количество эритроцитов, лейкоцитов, содержание гемоглобина) оценивали по стандартным клиническим методикам. Клеточность костного мозга определяли, вымывая костный мозг из бедренной кости и рассчитывая количество клеток на бедро.

Структурно-функциональное состояние пристеночного надэпителиального слизистого слоя (НэСС) тонкого кишечника исследовали в соответствии с модифицированной методикой Н.А. Кривовой [18]. Нативную слизь со стенок тонкого кишечника подвергали очистке, в результате которой получали фракцию очищенных гликопротеинов (Гп) и супернатант, содержащий внеклеточные компоненты слизистого слоя. Полученную фракцию очищенных гликопротеинов слизи и супернатант подвергали ступенчатому гидролизу, в гидролизатах определяли концентрацию моносахаров – гексозаминов [19], галактозы [20], фукозы [21] и N-ацетилнейраминовой кислоты [22]. Рассчитывали суммарное содержание всех моносахаров в 1 мл слизи, парциальное содержание отдельных моносахаров в структурных Гп.

Статистическая обработка полученных результатов выполнена в программе StatSoft Statistica 6.0. Результаты исследований представлены в виде сред-

ней арифметической с ошибкой. Статистическую значимость различий между сравниваемыми выборками показателей оценивали с помощью непараметрического U-критерия Манна – Уитни с уровнем значимости  $p < 0,05$  [23].

### Результаты исследования и обсуждение

Результаты исследований показали, что облучение крыс в дозе 5,5 Гр (контрольная группа) приводило к выраженным и стойким изменениям картины периферической крови, вызванным, главным образом, опустошением кроветворных органов (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

**Показатели периферической крови и клеточности костного мозга крыс, облученных в дозе 5,5 Гр, после 10-дневного введения абисиб, хитозана, хитабиса**

| Время после облучения | Группа                       | Количество эритроцитов, $\times 10^{12}/л$ | Количество лейкоцитов, $\times 10^9/л$ | Содержание гемоглобина, г/л | Клеточность костного мозга, $\times 10^6/бедро$ |
|-----------------------|------------------------------|--------------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------------------------|
| –                     | Интактный контроль $n = 10$  | $6,00 \pm 0,22$                            | $13,19 \pm 0,86$                       | $142,1 \pm 6,6$             | $108,75 \pm 5,16$                               |
| 7-е сут               | Контроль (облучение) $n = 8$ | $4,49 \pm 0,04^*$                          | $0,95 \pm 0,06^*$                      | $144,0 \pm 9,0$             | $72,40 \pm 3,47^*$                              |
|                       | Облучение + абисиб $n = 8$   | $3,81 \pm 0,11^* / **$                     | $1,29 \pm 0,04^* / **$                 | $115,6 \pm 6,0^* / **$      | $66,96 \pm 6,09^*$                              |
|                       | Облучение + хитозан $n = 8$  | $3,07 \pm 0,21^* / **$                     | $1,20 \pm 0,03^* / **$                 | $116,4 \pm 6,6^* / **$      | $69,56 \pm 3,07^*$                              |
|                       | Облучение + хитабис $n = 8$  | $4,80 \pm 0,19^*$                          | $1,58 \pm 0,08^* / **$                 | $152,9 \pm 7,8$             | $56,16 \pm 3,07^* / **$                         |
| 14-е сут              | Контроль (облучение) $n = 8$ | $2,96 \pm 0,28^*$                          | $1,36 \pm 0,11^*$                      | $85,5 \pm 10,1^*$           | $58,70 \pm 3,10^*$                              |
|                       | Облучение + абисиб $n = 8$   | $2,64 \pm 0,20^*$                          | $1,99 \pm 0,27^* / **$                 | $70,8 \pm 6,1^*$            | $60,76 \pm 6,33^*$                              |
|                       | Облучение + хитозан $n = 8$  | $3,70 \pm 0,25^*$                          | $2,31 \pm 0,28^* / **$                 | $114,1 \pm 4,7^* / **$      | $82,50 \pm 2,61^* / **$                         |
|                       | Облучение + хитабис $n = 8$  | $3,68 \pm 0,32^*$                          | $2,77 \pm 0,32^* / **$                 | $101,4 \pm 8,4^*$           | $80,72 \pm 9,81^* / **$                         |
| 26-е сут              | Контроль (облучение) $n = 7$ | $4,40 \pm 0,07^*$                          | $4,14 \pm 0,34^*$                      | $130,7 \pm 1,7$             | $117,26 \pm 1,79$                               |
|                       | Облучение + абисиб $n = 8$   | $3,69 \pm 0,23^* / **$                     | $3,28 \pm 0,48^*$                      | $152,5 \pm 5,1^{**}$        | $103,96 \pm 1,47^{**}$                          |
|                       | Облучение + хитозан $n = 8$  | $3,61 \pm 0,15^* / **$                     | $3,09 \pm 0,16^* / **$                 | $123,7 \pm 1,5^*$           | $97,86 \pm 3,67^{**}$                           |
|                       | Облучение + хитабис $n = 7$  | $3,38 \pm 0,09^* / **$                     | $3,78 \pm 0,33^*$                      | $127,7 \pm 3,6$             | $109,66 \pm 5,52^{**}$                          |

\* Статистически значимые отличия показателей от интактного контроля ( $p < 0,05$ ).

\*\* Статистически значимые отличия показателей от соответствующего облученного контроля ( $p < 0,05$ ).

На 7-е сут после облучения наблюдали ярко выраженную лейкопению (количество лейкоцитов было в 14 раз ниже, чем у интактных животных), которая сохранялась на 14-е и 26-е сут после облучения. Несмотря на то

что клетки эритроцитарного ряда также высокорadioчувствительны [24], количество эритроцитов снижалось медленнее, что связано прежде всего с большим сроком жизни красных кровяных телец. Наименьшее содержание гемоглобина и эритроцитов отмечено на 14-е сут после облучения: к этому времени количество эритроцитов составило 50%, а содержание гемоглобина – 60% от интактного уровня. Также отмечено максимальное опустошение костного мозга (клеточность костного мозга в 2 раза ниже, чем в интактной группе животных). К 26-м сут клеточность костного мозга восстанавливалась до интактного уровня, повышалось содержание эритроцитов и гемоглобина в крови облученных крыс.

Действие абисоба, хитозана, хитабиса, вводимых в течение 10 дней после облучения, проявляется на показателях красного кровяного ростка в разные сроки после облучения. На 7-е сут после применения абисоба и хитозана отмечено достоверное снижение количества эритроцитов и содержания гемоглобина облученных животных, при введении хитабиса не выявлено статистически значимых различий между опытной и контрольной группами (см. табл. 1). В разгар лучевой болезни (14-е сут) количество эритроцитов и содержание гемоглобина были наименьшими по сравнению с интактным контролем как в опытных группах, так и в контрольной. У животных, получавших хитозан, в этот срок содержание гемоглобина в крови было достоверно выше, чем у соответствующего облученного контроля. На 26-е сут после облучения количество эритроцитов во всех опытных группах снижено по сравнению с показателями как интактного, так и облученного контроля. В этот срок отмечено достоверное увеличение гемоглобина в периферической крови у крыс, получавших абисоб (см. табл. 1). Гемостимулирующее действие абисоба в восстановительный период острой лучевой болезни (ОЛБ) было зарегистрировано также в исследованиях Н.Я. Костеши [25] и З.К. Вымятниной и др. [26]. Авторы связывают данный эффект с влиянием абисоба на интенсификацию процессов регенерации в костном мозге и усиление функциональной активности щитовидной железы, играющей важную роль в постлучевом восстановлении организма.

Таким образом, хитозан проявляет гемостимулирующее действие в разгар лучевой болезни (14-е сут после облучения), а абисоб – в восстановительный период (26-е сут после облучения), что, безусловно, сказывается на исходе ОЛБ.

В группах животных, получавших хитозан и абисоб, наблюдали большую сохранность лейкоцитов, чем в контрольной группе облученных крыс. Еще более выраженный эффект отмечен у крыс, получавших хитабис. Так, на 7-е сут после облучения число лейкоцитов периферической крови в опытной группе было в 1,5 раза больше, чем в контрольной, а на 14-е сут после облучения – более, чем в 2 раза. К концу наблюдения разница в содержании лейкоцитов нивелировалась (см. табл. 1).

В разгар лучевой болезни (14-е сут), когда клеточность костного мозга в контрольной группе составила 54% от интактного контроля, у животных,

получавших хитабис, этот показатель снижался лишь до 74% от интактного контроля (см. табл. 1). Клеточность костного мозга у крыс, получавших абисиб, практически не отличалась от контрольных, тогда как в группе, получавшей хитозан, составляла 76% от интактного контроля, что на 22% выше уровня этого показателя у контрольных облученных животных.

Анализ полученных результатов позволяет заключить, что для всех групп облученных животных наиболее характерными изменениями в системе гемопозза можно считать опустошение костного мозга, лейкопению, а в более поздние сроки – эритропению.

Количественные изменения со стороны форменных элементов периферической крови после облучения отражают процессы, происходящие в костном мозге, функциональные и репаративные особенности каждого клеточного пула. Клеточность костного мозга наиболее адекватно характеризует степень лучевого поражения организма [27]. В наших экспериментах через 7 дней после облучения отмечено существенное снижение клеточности костного мозга (до 66% от интактного контроля). Минимальное значение клеточности костного мозга у облученных крыс зарегистрировано через 2 недели (50% от интактного контроля). Процессы регенерации кроветворных клеток в контрольной группе животных отмечены на 26-е сут после облучения. В группах животных, получавших хитозан и хитабис, процессы восстановления начинались раньше (через 2 недели после облучения) и были более выражены. Это может быть связано как с усилением пролиферативной активности выживших стволовых клеток, так и с миграцией в костный мозг клеток (в первую очередь лимфоцитов) из периферической крови и тимуса. Исследованиями К.Д. Жоголева и соавт. [28] показано, что хитозан стимулирует процессы миграции, пролиферации и дифференцировки стволовых гемопозитических клеток, способствуя более быстрой репарации костного мозга облученных животных. Таким образом, введение хитозана после облучения оказывает противолучевое действие, проявляющееся в увеличении содержания гемоглобина и количества лейкоцитов в периферической крови, клеточности костного мозга опытных крыс по сравнению с соответствующими показателями у контрольных животных в разгар лучевой болезни. Абисиб проявляет гемостимулирующее действие в восстановительный период. Противолучевая активность комплексного препарата хитабис наиболее выражена по отношению к белому кровяному ростку в разгар лучевой болезни и является результатом синергизма его отдельных компонентов.

Известно, что кроветворная и пищеварительная системы, в частности тонкий кишечник, являются наиболее радиочувствительными системами организма. Структурно-функциональное состояние тонкого кишечника отражает степень лучевого поражения организма [29]. Структурные Гп НэСС обладают протекторными свойствами благодаря вязкости и эластичности формируемого геля, а продукты распада ГП обладают антирадикальной

активностью, по-видимому, благодаря большому числу свободных радикалов на моносахаридных остатках [30]. Выполнение основной функции Гп слизи – образование слизистого геля – определяется строением боковых олигосахаридных цепочек молекулы [31]. Благодаря присутствию олигосахаридов гликозилированные участки полипептидов недоступны протеолизу. В Гп НэСС желудочно-кишечного тракта присутствуют следующие моносахара: ацетил-Д-глюкозамин, ацетил-Д-галактозамин, галактоза, фукоза и ацетилнейраминавая (сиаловая) кислота [32].

Облучение крыс в дозе 5,5 Гр приводило к снижению в слизи (структурные ГП) фукозы и галактозы во все сроки наблюдения (табл. 2), что свидетельствует о происходящих в облученном кишечнике деструктивных процессах. Подобный эффект отмечен во всех экспериментальных группах, за исключением животных, получавших хитозан. В этой группе на 14-е и 26-е сут после облучения содержание фукозы и галактозы было достоверно выше, чем у контрольных облученных животных, что является свидетельством активных репаративных процессов, происходящих в кишечнике. Содержание гексозаминов на 7-е сут после облучения оставалось неизменным, кроме группы крыс, получавших хитозан. На 14-е и 26-е сут во всех экспериментальных группах содержание гексозаминов было снижено по сравнению с соответствующим показателем у интактного контроля. Лишь в группе крыс, получавших абисиб, содержание гексозаминов было достоверно выше соответствующего показателя у облученного контроля и почти приближалось к значению интактного контроля. У животных, получавших хитабис, наблюдали увеличение фукозы и галактозы, при небольшом снижении гексозаминов, на 14-е сут после облучения. На 26-е сут после воздействия зарегистрированы небольшое снижение галактозы и увеличение нейраминавой кислоты в слизи кишечника крыс, получавших хитабис (табл. 2).

Защитную функцию слизи косвенно характеризует суммарное содержание моносахаров структурных Гп [33]. Резкое снижение концентрации моносахаров при облучении указывает на ослабление защитной функции слизи во все сроки наблюдения у крыс после облучения в дозе 5,5 Гр. В группе животных, получавших хитабис, отмечено достоверное увеличение суммарного содержания моносахаров на 7-е и 14-е сут после облучения.

На 14-е и 26-е сут после облучения в группе крыс, получавших хитозан, отмечено увеличение суммарного содержания моносахаров Гп НэСС, что обусловлено достоверным увеличением содержания фукозы и галактозы в этот период наблюдения (табл. 2).

Таким образом, введение хитабиса после облучения усиливает защитную функцию НэСС в разгар лучевой болезни, а применение хитозана после облучения усиливает защитную функцию НэСС в разгар и восстановительный период лучевой болезни, увеличивая суммарное содержание моносахаров структурных гликопротеинов.

Таблица 2

**Состав структурных гликопротеинов пристеночного слизистого слоя  
тонкого кишечника крыс, облученных в дозе 5,5 Гр**

| Срок после облучения      | Группа                     | Гексозамины,<br>мкмоль/мл | Галактоза,<br>мкмоль/мл | Фукоза,<br>мкмоль/мл | Нейраминная<br>кислота,<br>мкмол/мл | Сумма моносахаров,<br>мкмоль/мл |
|---------------------------|----------------------------|---------------------------|-------------------------|----------------------|-------------------------------------|---------------------------------|
| Интактный контроль n = 10 |                            | 5,31 ± 0,81               | 23,3 ± 4,0              | 18,1 ± 5,3           | 0,966 ± 0,133                       | 47,7 ± 5,2                      |
| 7-е сут                   | Контроль (облучение) n = 8 | 5,30 ± 0,30               | 14,43 ± 1,11*           | 7,21 ± 1,18*         | 0,999 ± 0,004                       | 27,9 ± 1,16*                    |
|                           | Облучение + абисиб n = 8   | 5,60 ± 0,21               | 14,71 ± 1,49*           | 5,62 ± 0,63*         | 0,866 ± 0,100                       | 26,8 ± 1,46*                    |
|                           | Облучение + хитозан n = 8  | 4,20 ± 0,25**             | 8,38 ± 0,97**           | 11,41 ± 2,07         | 1,099 ± 0,230                       | 25,1 ± 2,01*                    |
|                           | Облучение + хитабис n = 8  | 5,30 ± 0,21               | 16,71 ± 1,63*           | 9,62 ± 1,76*         | 1,265 ± 0,110                       | 32,6 ± 1,60**                   |
| 14-е сут                  | Контроль (облучение) n = 8 | 3,75 ± 0,21               | 7,05 ± 0,69*            | 2,77 ± 0,23*         | 1,216 ± 0,180                       | 14,8 ± 0,50*                    |
|                           | Облучение + абисиб n = 8   | 4,93 ± 0,38**             | 8,49 ± 1,30*            | 3,65 ± 0,30*         | 1,485 ± 0,110                       | 18,6 ± 1,20**                   |
|                           | Облучение + хитозан n = 8  | 3,07 ± 0,15**             | 14,21 ± 2,38**          | 3,93 ± 0,26**        | 1,698 ± 0,180*                      | 22,9 ± 2,20**                   |
|                           | Облучение + хитабис n = 8  | 3,25 ± 0,10*              | 10,66 ± 1,31**          | 4,12 ± 0,16**        | 1,375 ± 0,070                       | 19,4 ± 1,30**                   |
| 26-е сут                  | Контроль (облучение) n = 7 | 3,39 ± 0,15*              | 8,38 ± 1,17*            | 4,46 ± 0,51*         | 1,399 ± 0,100                       | 17,6 ± 1,10*                    |
|                           | Облучение + абисиб n = 8   | 3,25 ± 0,14*              | 9,27 ± 0,94*            | 4,03 ± 0,31*         | 1,765 ± 0,030**                     | 18,3 ± 0,80*                    |
|                           | Облучение + хитозан n = 8  | 3,35 ± 0,34*              | 43,0 ± 3,32**           | 12,42 ± 0,58**       | 0,902 ± 0,100**                     | 59,7 ± 3,20**                   |
|                           | Облучение + хитабис n = 7  | 2,71 ± 0,27*              | 5,00 ± 0,34**           | 4,69 ± 0,55*         | 1,775 ± 0,120**                     | 14,2 ± 0,30*                    |

\* Статистически значимые отличия показателей от интактного контроля ( $p < 0,05$ ).

\*\* Статистически значимые отличия показателей от соответствующего облученного контроля ( $p < 0,05$ ).

Для характеристики строения олигосахаридных цепочек структурных Гп было рассчитано парциальное содержание отдельных моносахаров. Известно, что основной функцией структурных Гп НэСС является образование слизистого геля, который образуется за счет нековалентных взаимодействий между гликозилированными участками разных молекул Гп [34, 35]. Эти взаимодействия осуществляются благодаря терминально расположенным остаткам фукозы и нейраминовой кислоты, а также наличию дисульфидных

связей [30]. По количеству терминально расположенных фукозы и нейраминовой кислоты, по-видимому, можно судить об устойчивости слизистого геля к разрушению. Суммарное содержание терминальных моносахаров у интактных животных составляет 40% в общем пуле углеводных компонентов слизи. Увеличение или уменьшение их процентного содержания может свидетельствовать об увеличении или уменьшении защитных свойств НэСС тонкого кишечника.

Облучение контрольных животных приводит к изменению парциального состава углеводных компонентов олигосахаридных цепочек Гп. Суммарное содержание фукозы и нейраминовой кислоты снижается как в облученном контроле, так и после применения абисаба.

Введение хитозана и хитабиса существенно изменяет соотношение углеводных компонентов слизи по сравнению с соответствующими показателями у облученного контроля. На 7-е сут после облучения у животных, получавших хитозан, суммарное содержание терминальных углеводных компонентов составляет 49,9%, что превышает их содержание в интактном контроле, а на 14-е и 26-е сут оно значительно снижено (до 24,6 и 22,3% соответственно). Такая динамика, вероятно, связана с тем, что защитное действие хитозана проявлялось только в период введения препарата (10 сут). По-видимому, этот эффект можно объяснить сорбционными свойствами хитозана и малым его проникновением из ЖКТ в кровоток. Большое количество водородных связей, которые способен образовывать хитозан, определяют его способность связывать большое количество органических водорастворимых веществ, в том числе бактериальные токсины и токсины, образующиеся в кишечнике в процессе пищеварения. Первичные аминогруппы хитозана обеспечивают связывание ионов тяжелых металлов и радионуклидов, в десятки раз превосходя по эффективности ионообменные смолы [36].

При введении хитабиса суммарное содержание концевых углеводных компонентов во все сроки наблюдения выше, чем соответствующие показатели в облученном контроле, и на 26-е сут составляет 45,5% по сравнению с 33,2% в облученном контроле. Полученные данные свидетельствуют о пролонгированном действии хитабиса, что может быть связано с сорбционными, гемо- и иммуностимулирующими эффектами абисаба и хитозана, возможным увеличением проникающей способности хитабиса и большей степенью его накопления в различных органах по сравнению с раздельным применением компонентов препарата. Исследованиями Б.А. Комарова и соавт. [36] показана тенденция увеличения содержания хитозана (при его введении в виде раствора в настое сбора лекарственных растений – фитохитодеза) в крови на 40% по сравнению с контрольным опытом (введение водных подкисленных растворов), что может быть обусловлено несколькими факторами. Во-первых, некоторые лектины растительного происхождения – сложные металлсодержащие белковые комплексы – способны выполнять роль хитиназы. Такие лектины могут быть в фитохитодезах и участвовать

в деструкции хитозана, что в свою очередь может приводить к частичному его усваиванию [37]. Во-вторых, хитозан, поступая в желудочно-кишечный тракт вместе с экстрактом фитосбора, может активизировать ферменты человека типа хитотриозидаз [38] лизоцима. Кроме этого, хитозан может разрушаться  $H_2O_2$  и активными формами кислорода [39], особенно если в хитозансодержащем фитопрепарате имеется повышенное содержание железа, меди и других металлов с переменной валентностью. Абисиб представляет собой многокомпонентную систему, содержащую витаминные комплексы, органические кислоты [40], макро- и микроэлементы. Среди макроэлементов обнаружено наибольшее количество магния (1,7 г/л), калия (0,6 г/л), натрия (0,3 г/л), железа (19,8 мг/л) и цинка (4,2 мг/л); pH абисиба находится в пределах 2,6–4,6 [25]. Все это может приводить к расщеплению хитозана по  $\beta$ -(1-4)-гликозидной связи и накоплению легко усвояемой олигомерной фракции хитозана [39].

Таким образом, введение хитозана крысам после облучения способствует повышению защитных свойств НэСС тонкого кишечника путем формирования более устойчивого к разрушению слизистого геля тонкого кишечника на 7-е сут после облучения и увеличения суммарного содержания структурных гликопротеинов в разгар лучевой болезни и в восстановительный период. Курсовое применение хитабиса также повышает защитные свойства НэСС тонкого кишечника путем формирования более устойчивого к разрушению слизистого геля тонкого кишечника в течение всего периода наблюдения (7, 14, 26-е сут после облучения крыс в дозе 5,5 Гр).

Под действием радиации активируется свободнорадикальное окисление, нарушается деятельность быстро обновляющихся тканей, в частности системы кроветворения и желудочно-кишечного тракта, выработка антиоксидантных факторов этими органами подавляется, и устойчивость экспериментальных животных резко снижается [41]. Поэтому введение веществ, которые могут выступать перехватчиками образующихся под действием ионизирующего излучения радикалов, должно способствовать снижению поражающего действия радиации на организм облученных животных. Совокупность литературных и собственных данных позволяет предположить, что противолучевой эффект хитабиса и его компонентов является системным проявлением ряда механизмов. По-видимому, можно говорить об антистрессорном (адаптогенном) действии хитабиса и его компонентов, включающем стабилизирующее влияние на определенные звенья гемопоза и нормализующем воздействии на НэСС тонкого кишечника. Еще один возможный механизм противолучевого действия хитабиса и его компонентов – их антиоксидантная активность.

Мы использовали известную схему патогенеза острой лучевой болезни П.Д. Горизонтова [42], адаптировав ее для костномозговой формы, для указания возможных путей физиологического действия хитабиса и его компонентов – абисиба и хитозана (рис. 1). Абисиб, обладая гемо- и иммуностимулирующим действием, оказывает прямое влияние на нервнор-

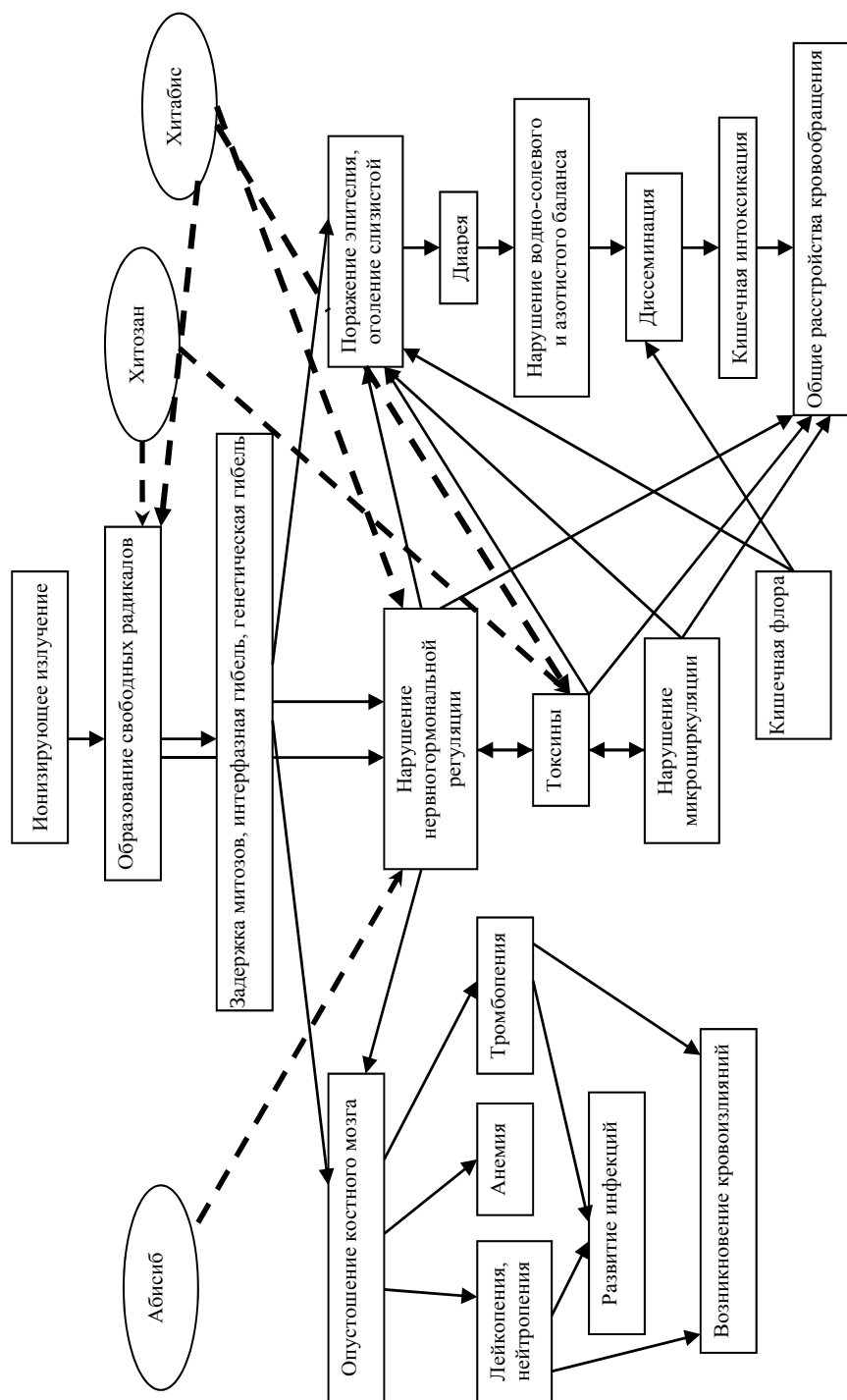


Рис. 1. Схема патогенеза костномозговой формы острой лучевой болезни с указанием возможных путей воздействия абисиба, хитозана, хитабиса

мональную регуляцию. В ранее проведенных исследованиях показано усиление синтетических процессов в аденогипофизе, снижение гиперсекреции коркового слоя надпочечников [25]. Формирование определенных взаимосвязей в гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системе под влиянием абиса способствует включению защитных механизмов, определяющих резистентность организма к радиационному воздействию. Для кроветворной системы это проявляется в большей сохранности костного мозга, для гастродуоденальной системы – более ранним развитием репаративных процессов в слизистой тонкого кишечника и формированием устойчивого слизистого слоя.

Более выраженная противолучевая активность хитабиса по сравнению с его компонентами может быть связана с влиянием абиса на изменение динамики распределения и содержания хитозана в крови и различных органах опытных животных. Гетерогенность комплексного препарата (хитабис) дает увеличение противолучевого действия – гемо- и иммуностимулирующее действие абиса усиливается сочетанием с сорбционными свойствами хитозана. Полученные результаты позволяют сделать заключение о выраженном противолучевом действии комплексного препарата хитабис.

### Литература

1. Брехман И.И. Человек и биологически активные вещества. Л. : Наука, 1980. 120 с.
2. Лекарственные растения Сибири для лечения сердечно-сосудистых заболеваний. Новосибирск : Наука, 1991. 345 с.
3. Замощина Т.А., Никифоров Л.А., Просекина Е.Ю., Томова Т.А. Биологическая активность спиртовых извлечений из ряски малой (*Lemna minor* L.) в отношении процесса воспаления // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 2(14). С. 73–80.
4. Барабой В.А. Растительные фенолы и здоровье человека. М. : Наука, 1984. 160 с.
5. Алехина С.М., Бурмистров А.Н., Макаров Р.Н. Антиоксидантные препараты, которые используются для коррекции нарушений окислительного гомеостаза при действии ионизирующего излучения // Вестник МНАПЧАК. 2003. Т. 10, № 1. С. 79–82.
6. Овсянникова Л.М., Алехина С.М., Бурмистров А.Н. Антиоксидантная терапия нарушений окислительного гомеостаза у потерпевших вследствие аварии на ЧАЭС // Вестник Международной академии проблем человека в авиации и космонавтике. 2007. № 1 (24).
7. Комаров Б.А., Албулов А.И., Эстрина Г.А. и др. Исследование хитозана и фитохитозана как перспективных биологически активных пищевых добавок // Материалы 6-й Международной конференции «Новые достижения в исследовании хитина и хитозана». СПб., 2001. С. 195–198.
8. Червинец В.М., Бондаренко В.М., Албулов А.И., Комаров Б.А. Антимикробная активность хитозана с разной молекулярной массой // Материалы 6-й Международной конференции «Новые достижения в исследовании хитина и хитозана». М. : Изд-во ВНИРО, 2001. С. 252–254.
9. Xie W., Xu P., Liu Q. Antioxidant activity of water-soluble chitosan derivatives // Bioorganic and Medicinal Chemistry Letters. 2001. Vol. 11, № 13. P. 1699–1701.
10. Feng T., Du Y., Li J., Wei Y., Yao P. Antioxidant activity of half N-acetylated water-soluble chitosan in vitro // European Food Research and Technology. 2007. Vol. 225, № 1. P. 133–138.

11. Sun T., Zhou D., Xie J., Mao F. Preparation of chitosan oligomers and antioxidant activity // European Food Research and Technology. 2007. Vol. 225, № 3–4. P. 451–456.
12. Sun T., Yao Q., Zhou D., Mao F. Antioxidant activity of N-carboxymethyl chitosan oligosaccharides // Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters. 2008. Vol. 18, is. 21. P. 5774–5776.
13. Андрианова И.Е. Противолучевые свойства хитозана // Материалы 6-й Международной конференции «Новые достижения в исследовании хитина и хитозана». СПб., 2001. С. 126–127.
14. Костеша Н.Я., Стрелис А.К., Лукьяненко П.И. и др. Экстракт пихты сибирской Аби-сиб и его применение в медицине и ветеринарии. Томск : Scientific Technical Translations ; Издательский дом «Полдень», 2004. Т. II. 140 с.
15. Гулик Е.С., Костеша Н.Я., Заева О.Б., Борило Г.А. Влияние хитозана и хитабиса на антиоксидантную активность биологических жидкостей // Материалы 10-й Международной конференции «Современные перспективы в исследовании хитина и хитозана. РосХит2010». Нижний Новгород, 2010. С. 177–180.
16. Гулик Е.С., Костеша Н.Я. Противолучевая активность хитозана, растворенного в экстракте пихты сибирской // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44, вып. 5. С. 563–565.
17. Даренская Н.Г. Реакция основных систем организма // Теоретические основы радиационной медицины. М. : Изд. АТ, 2004. Т. 1. С. 294–314.
18. Кривова Н.А. Механизмы образования и деградации надэпителиального слизистого слоя пищеварительного тракта : дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 1994. 228 с.
19. Handel D.U., Kittlak W. Vergleichende untersuchung zur metodik der bestimmung des eiwei gebundenen suckers // Z. Med. Labor. Techn. 1963. № 4. S. 163–169.
20. Dische Z., Shettles L. A specific color reaction of methylpentoses and spectrophotometric micromethod for their determination // J. of Biol. Chemistry. 1948. Vol. 175, № 2. P. 595–603.
21. Blix G. The determination of Hexosamines According to Elson and Morgan // Acta Chemica Scandinavica. 1948. Vol. 2, № 5–6. P. 467–473.
22. Warren L. The thiobarbituric acid assay of sialic acid // J. Biol. Chemistry. 1959. Vol. 234, № 8. P. 1971–1975.
23. Лакин Г.Ф. Биометрия. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
24. Белоусова О.И., Горизонтов П.Д., Федотова М.И. Радиация и система крови. М. : Атомиздат, 1979. 128 с.
25. Костеша Н.Я. Некоторые пути повышения резистентности организма при действии ионизирующего излучения : дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2000. С. 143, 145.
26. Вымятина З.К., Костеша Н.Я., Лопухова В.В., Борило Г.А. Влияние хвойного экстракта *Abies sibirica* Ledeb. на гемопоэз облученных крыс // Растительные ресурсы. 2000. Вып. 4. С. 83–89.
27. Горизонтов П.Д., Белоусова О.И., Федотова М.И. Стресс и система крови. М. : Медицина, 1983. 213 с.
28. Жоголев К.Д., Никитин В.Ю., Цыган В.Н. Некоторые аспекты противолучевого действия препаратов хитозана // Медицинские аспекты радиационной и химической безопасности. СПб., 2001.
29. Федоровский Л.Л. Патофизиологический анализ кишечной формы лучевой болезни // Радиационное поражение организма. М. : Атомиздат, 1976. С. 22–39.
30. Кривова Н.А., Дамбаев Г.Ц., Хитрихеев В.Е. Надэпителиальный слизистый слой желудочно-кишечного тракта и его функциональное значение. Томск : РАСКО, 2002. 316 с.
31. Gad A. Pathophysiology of gastrointestinal mucins // Adv. Physiol. Sci. 1981. Vol. 29. P. 161–184.
32. Allen A., Bell A., Mantle M., Pearson J.P. The structure and physiology of gastrointestinal mucus // Mucus in Health and Disease. 1982. P. 115–133.

33. Тарасенко Л.М., Петрушенко Т.А., Гребенникова В.Ф. Роль слизистого барьера в патогенезе стрессорных язв желудка // Физиологический журнал. 1991. № 6. С. 88–91.
34. Slomiany B., Laszewicz W., Slomiany A. In vitro inhibition of peptic degradation of porcine gastric mucus glycoprotein by sucralfate // Scand. J. Gastroenterol. 1985. Vol. 20, № 7. P. 1191–1196.
35. Sellers L.A., Allen A., Morris E.R. Mucus glycoprotein gels. Role of glycoprotein polymeric structure and carbohydrate side-chains in gel-formation // Carbohydr. Res. 1988. Vol. 178 (15). P. 93–110.
36. Комаров Б.А., Албулов А.И., Эстрина Г.А. и др. Исследование хитозеда и фитохитозеда как перспективных биологически активных пищевых добавок // Материалы 6-й Международной научной конференции «Новые достижения в исследовании хитина и хитозана». СПб., 2001. С. 195–198.
37. Комаров Б.А., Албулов А.И., Трескунов К.А., Погорельская Л.В. Некоторые аспекты фитохитозеда и ее развитие // Практическая фитотерапия. 2000. № 3. С. 31–33.
38. Fusetti F., Von Moeller Y., Houston D. et al. Structure of human chitotriosidase. Implications specific inhibitor design and function of mammalian chitinase-like lectins // J. Biol. Chem. 2002. Vol. 277, is. 28. P. 25537–25544.
39. Комаров Б.А., Албулов А.И., Шинкарев С.М., Фоменко А.С. Качество хитозансодержащих фитопрепаратов для фитохитозеда // Материалы 5-й Международной научной конференции «Фитотерапия, биологически активные вещества естественного происхождения», 22–23 января 2004 г., Черноголовка. С. 279–289.
40. Костеша Н.Я., Гулик Е.С., Борило Г.А., Зибарева Л.Н. Биологическая активность светлой фракции экстракта пихты сибирской // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 299. С. 204–206.
41. Оганесян А.С., Геворкян Ж.С., Татевосян А.Т., Минасян Г.М. Новые антиоксидантные факторы, секретируемые желудочно-кишечным трактом // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1990. Т. 109, № 4. С. 348–349.
42. Горизонтов П.Д. Экстремальные состояния, вызванные внешним ионизирующим излучением // Патологическая физиология экстремальных состояний / под ред. П.Д. Горизонтова, Н.Н. Сиротинина. М. : Медицина, 1973. С. 120.

Поступила в редакцию 15.12.2011 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 146–159*

doi: 10.17223/19988591/19/11

**Elena S. Gulik, Nickolai Ya. Koshesha, Galina A. Borilo**

*Research Institute of Biology and Biophysics of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

#### **INFLUENCE OF CHITABIS AND ITS COMPONENTS ON THE FUNCTIONAL STATE OF THE SMALL INTESTINE AND BLOOD INDICES OF IRRADIATED ANIMALS**

*The influence of aqueous extract of *Abies sibirica* fir-needles – abisib, chitosan-hydrochlorid (MM 23kDa, 0.1% aqueous solution) and their complex – chitabis (0.1% solution of chitosan in abisib) on the blood system and functional state of small intestine of X-irradiated rats (dose 5.5 Gr) has been studied. Solutions of tested substances (5 ml/kg) were administrated per os immediately after irradiation and then within 10 days. Control animals received distilled water at the same dose. On the 7-th, 14th and 26th day after exposure the blood indices (erythrocytes, leukocytes, hemoglobin) and the*

*number of cells in the bone marrow were estimated. Also the mucous layer carbohydrate structure of the small intestine was determined. It was shown that chitosan enhances the protective properties of mucous layer of the small intestine by forming a more stable gel on the 7-th day after exposure and increasing the total summary of structural glycoproteins in the midst of radiation sickness and recovery period. Chitabis has a more considerable influence on processes of safety and repair of mucous layer of the small intestine during the observation period. Also, chitabis increases the safety of bone marrow cells and decreases the manifestation of leucopenia. A more pronounced radioprotective activity of chitabis may be related to the influence of abisib on chitosan distribution and content in blood and in various organs of experimental animals.*

**Key words:** *X-ray irradiation; rats; small intestine; blood; abisib; chitosan; chitabis.*

*Received December 15, 2011*

## ЭКОЛОГИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

УДК 574.21:582.4:504.064.2 (574.31)

doi: 10.17223/19988591/19/12

А.Ж. Есенжолова, М.С. Панин

Семипалатинский государственный педагогический институт (г. Семей, Казахстан)

### БИОИНДИКАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ РАСТЕНИЙ г. ТЕМИРТАУ

Изучено содержание тяжелых металлов в листьях древесных и кустарниковых растений г. Темиртау при различной антропогенной нагрузке. Выявлена значительная видовая специфика между накоплением тяжелых металлов в листьях и уровнем концентрации данных металлов в среде обитания. Установлено, что содержание тяжелых металлов в листьях древесных и кустарниковых растений г. Темиртау превышает их кларк в растительности суши, характеризуясь видовой спецификой. Наибольшая средняя концентрация цинка характерна для листьев *Betula pendula* Roth., *Populus alba* L., меди – *Crataegus oxyacantha* L., *Populus alba* L., кадмия – *Populus nigra* L., *Populus alba* L. и свинца – *Eleagnus argentea* Pursch., *Syringa vulgaris* L. Растения, произрастающие в промышленной и транспортной зонах, накапливают больше тяжелых металлов, чем в сельской и рекреационной зонах, что коррелирует и с почвенным загрязнением. Рассчитаны зольность листьев, коэффициент биологического поглощения элементов и корреляционные связи. Рекомендуются в качестве биоиндикаторов содержания тяжелых металлов в окружающей среде листья таких растений как *Betula pendula* Roth., *Acer negundo* L., *Eleagnus argentea* Pursch. и растения рода *Populus*, но адекватно той техногенной нагрузке, которой они подвергаются.

**Ключевые слова:** биоиндикация; листья; тяжелые металлы; функциональные зоны города.

### Введение

В последние годы возрос интерес к экологическим проблемам и качеству окружающей природной среды в крупных промышленных регионах Казахстана, что обусловлено тенденцией роста выбросов вредных веществ, в частности тяжелых металлов (ТМ), в атмосферу городов. Так, в г. Темиртау находятся крупнейшие в республике предприятия черной металлургии (АО «АрселорМиттал Темиртау»), химической (АО «Темиртауский электрометаллургический комбинат», ТОО «Экоминералс»), строительной (АО «ЦентралАзия Цемент», АО «Карцемент»), теплоэнергетической промышленности, а также широко развита транспортная сеть. Среди городов Казахстана г. Темиртау занимает лидирующее место по выбросам загрязняющих веществ в атмосферу: в 2010 г. этот показатель составил 296,05 тыс. т,

что составляет от общего количества выбросов по республике 13,3% [1]. Все это оказывает существенное влияние на загрязнение атмосферы города ТМ, которые относятся к числу наиболее опасных химических загрязняющих веществ. Поэтому контроль над содержанием их в урбоэкосистеме становится неотъемлемой частью комплекса природоохранных и мониторинговых мер.

В качестве биоиндикаторов загрязнения ТМ используются различные виды растений и различные их части. В данной работе в качестве биоиндикатора загрязнения атмосферы города ТМ использованы листья доминантных древесных и кустарниковых растений г. Темиртау. Листовая система является мощным воздушным насосом дерева, что обеспечивает поглощение, накопление значительных количеств загрязняющих веществ [2]. Именно поэтому листья древесных и кустарниковых растений в настоящее время широко используются для биоиндикации.

Цель данной работы – изучение биоиндикационного потенциала листьев древесных и кустарниковых растений г. Темиртау к аккумуляции ТМ при различной антропогенной нагрузке.

### Материалы и методы исследования

Нами были исследованы следующие виды доминантных древесных и кустарниковых растений г. Темиртау: *Acer negundo* L. (клен ясенелистый), *Betula pendula* Roth. (береза повислая), *Crataegus oxyacantha* L. (боярышник обыкновенный), *Populus alba* L. (тополь белый), *Populus nigra* L. (тополь черный), *Rosa canina* L. (шиповник собачий), *Syringa vulgaris* L. (сирень обыкновенная), *Ulmus minor* Mill. (вяз малый), *Eleagnus argentea* Pursch. (лох серебристый).

Для объективной характеристики биоиндикационных качеств листьев древесных и кустарниковых растений необходимо учитывать их способность к накоплению ТМ адекватно той техногенной нагрузке, которой они подвергаются. Для этого были заложены пробные площадки в г. Темиртау с различной антропогенной нагрузкой: рекреационная (скверы, парки), селитебная (жилые дворы), транспортная (вдоль дорог) и промышленная зоны (непосредственно вблизи заводов).

На 8 (по две в каждой зоне) пробных площадках были отобраны 72 пробы листьев древесных и кустарниковых растений. Отбор проб листьев проводился в 2010 г. согласно стандартным методическим рекомендациям [3].

Отбор проб листьев проводился методом средней пробы в нижней части кроны деревьев с внешней ее стороны (по окружности), так как установлено, что такие пробы характеризуются наличием большого количества элементов. Для учета накопления ТМ в условиях городской среды брали образцы за основной период вегетации (август–сентябрь). Отбирали листья с ветвей 1–2-го года жизни на расстоянии 2–3 м от поверхности грунта. Далее пробы промывались трижды проточной и дважды – дистиллированной водой и доводились до воздушно-сухого состояния.

Параллельно с пробоотбором растительных образцов осуществлялся сбор образцов почвы. Отбор проб осуществлялся на глубине 0–20 см методом «конверта» путем осреднения материала из 5 частных проб. Пробы высушивались до воздушно-сухого состояния и просеивались через сито с диаметром отверстий 1 мм.

Содержание ТМ в листьях и почве определяли атомно-абсорбционным методом с пламенной и электротермической атомизацией, прибор «SO-LAAR» серии М6 (фирма «THERMO ELEKTRON», США), анализы выполнялись в аналитическом центре Института геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

Статистическая обработка полученных в ходе исследования данных проводилась по Н.А. Плохинскому [4] с использованием программы Microsoft® Excel.

Для характеристики распределения элемента между живым веществом и абиотической средой рассчитан коэффициент биологического поглощения, представляющий собой отношение средних содержаний элементов в золе растений к концентрации в почве [5].

### Результаты исследования и обсуждение

Выявленные колебания содержания ТМ в листьях древесных и кустарниковых растений обусловлены совокупным влиянием внутренних (генетических) и внешних (экологических) факторов (табл. 1).

По величине среднего содержания в листьях древесных и кустарниковых растений исследуемые ТМ располагаются в следующем убывающем порядке, мг/кг:

$$\text{Zn (52,5)} > \text{Cu (5,3)} > \text{Pb (1,4)} > \text{Cd (0,13)}.$$

Видовая разница в накоплении ТМ весьма значительна. Так, наибольшая средняя концентрация цинка характерна для листьев *B. pendula* Roth., *P. alba* L.; меди – *C. oxyacantha* L., *P. alba* L.; кадмия – *P. nigra* L., *P. alba* L. и свинца – *E. argentea* Pursch., *S. vulgaris* L. Таким образом, разным видам растений, произрастающим в пределах одного биогеоценоза (урбоэкосистемы), присуща различная селективная способность к накоплению ТМ. Поскольку данные виды древесных и кустарниковых пород растений накапливают достаточно высокие концентрации ТМ, их наиболее удобно использовать в качестве фильтров атмосферного воздуха, загрязненного данными элементами. Различие между максимальной и минимальной концентрациями цинка у 72 изученных проб листьев составляет 18,3 раза, меди – 7,1, кадмия – 13,3, свинца – 44 раза.

Из данных табл. 1 следует, что наибольший коэффициент вариации Zn, Cu, Cd и Pb составляет соответственно для листьев *B. pendula* Roth., *A. negundo* L., *R. canina* L., *P. alba* L.

Накопление ТМ в листьях различных видов древесных и кустарниковых растений г. Темиртау превышает их кларк в растительности суши [6], характеризуясь видовой спецификой. Так, концентрация цинка и кадмия в листьях *P. alba* L. превышает его кларк в растительности суши в 34,8 и

5,7 раза соответственно. Содержание кадмия в листьях всех видов растений г. Темиртау превышает кларк в растительности суши (от 1,1 до 8,5 раза), а содержание меди ниже этого показателя. Видовая особенность аккумуляции ТМ говорит о высоком биоиндикационном потенциале листьев древесных и кустарниковых растений к тем или иным элементам.

Т а б л и ц а 1

**Показатели содержания ТМ в листьях древесных и кустарниковых  
пород растений г. Темиртау, мг/кг воздушно-сухой массы**

| Вид растения                             | Zn                                       | Cu                                    | Cd                                      | Pb                                    | Зольность, %                         |
|------------------------------------------|------------------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|
| <i>P. nigra</i> L.<br>(n = 8)            | $65,9 \pm 6,2$<br>49,9–102,9<br>(26,7)   | $6,0 \pm 0,3$<br>4,6–7,3<br>(40,9)    | $0,3 \pm 0,02$<br>0,22–0,40<br>(20,0)   | $0,9 \pm 0,06$<br>0,7–1,2<br>(18,6)   | $11,3 \pm 0,1$<br>11,0–11,8<br>(2,7) |
| <i>P. alba</i> L.<br>(n = 8)             | $104,5 \pm 13,5$<br>59,9–187,7<br>(36,5) | $6,5 \pm 0,5$<br>3,9–9,1<br>(25,9)    | $0,2 \pm 0,02$<br>0,15–0,36<br>(29,8)   | $1,0 \pm 0,2$<br>0,5–2,1<br>(62,5)    | $11,0 \pm 0,1$<br>10,5–11,9<br>(4,0) |
| <i>A. negundo</i> L.<br>(n = 8)          | $35,3 \pm 4,5$<br>14,7–56,8<br>(36,4)    | $6,1 \pm 1,0$<br>3,2–10,6<br>(71,3)   | $0,06 \pm 0,006$<br>0,04–0,09<br>(27,8) | $1,4 \pm 0,2$<br>0,83–2,8<br>(57,4)   | $11,4 \pm 0,2$<br>10,6–12,4<br>(5,6) |
| <i>E. argentea</i><br>Pursch.<br>(n = 8) | $25,4 \pm 4,0$<br>10,4–43,5<br>(45,3)    | $4,2 \pm 0,4$<br>3,0–7,0<br>(51,6)    | $0,1 \pm 0,008$<br>0,08–0,14<br>(21,5)  | $2,9 \pm 0,4$<br>1,1–4,4<br>(39,6)    | $7,2 \pm 0,1$<br>6,6–7,8<br>(5,9)    |
| <i>B. pendula</i> Roth.<br>(n=8)         | $96,2 \pm 19,5$<br>30,0–190,6<br>(57,5)  | $6,2 \pm 0,2$<br>5,2–7,0<br>(41,5)    | $0,1 \pm 0,009$<br>0,1–0,16<br>(22,3)   | $2,2 \pm 0,4$<br>1,0–4,0<br>(51,9)    | $6,9 \pm 0,2$<br>6,5–8,4<br>(8,9)    |
| <i>U. minor</i> L.<br>(n = 8)            | $27,8 \pm 2,3$<br>17,3–38,6<br>(24,2)    | $3,6 \pm 0,6$<br>1,5–5,9<br>(53,1)    | $0,05 \pm 0,003$<br>0,05–0,07<br>(18,0) | $0,7 \pm 0,09$<br>0,3–1,0<br>(36,6)   | $11,9 \pm 0,1$<br>11,5–12,3<br>(2,5) |
| <i>S. vulgaris</i> L.<br>(n = 8)         | $45,3 \pm 2,4$<br>37,8–55,5<br>(15,4)    | $5,3 \pm 0,3$<br>4,3–7,1<br>(27,1)    | $0,09 \pm 0,01$<br>0,06–0,17<br>(36,7)  | $2,7 \pm 0,4$<br>1,0–4,3<br>(42,2)    | $9,3 \pm 0,1$<br>8,9–10,1<br>(3,9)   |
| <i>R. canina</i> L.<br>(n = 8)           | $21,0 \pm 1,5$<br>14,7–26,6<br>(20,4)    | $3,1 \pm 0,4$<br>2,0–6,1<br>(44,7)    | $0,04 \pm 0,007$<br>0,03–0,09<br>(44,4) | $0,2 \pm 0,04$<br>0,1–0,5<br>(48,2)   | $7,6 \pm 0,1$<br>7,0–8,4<br>(6,8)    |
| <i>C. oxyacantha</i> L.<br>(n = 8)       | $51,3 \pm 6,1$<br>23,1–73,4<br>(33,8)    | $6,6 \pm 0,4$<br>5,1–8,5<br>(32,2)    | $0,1 \pm 0,01$<br>0,09–0,2<br>(34,6)    | $0,6 \pm 0,06$<br>0,3–0,8<br>(28,4)   | $8,9 \pm 0,05$<br>8,7–9,3<br>(1,8)   |
| Почва<br>(n = 8)                         | $89,1 \pm 15,0$<br>25,3–159,8<br>(47,7)  | $26,2 \pm 3,7$<br>12,0–44,3<br>(40,6) | $1,3 \pm 0,20$<br>0,60–2,3<br>(44,6)    | $31,2 \pm 4,2$<br>18,1–54,1<br>(38,5) | –                                    |
| Кларк в рас-<br>тительности<br>суши [6]  | 30                                       | 8                                     | 0,035                                   | 1,25                                  | –                                    |
| ПДК в почве [7]                          | 23                                       | 33                                    | 0,5                                     | 32                                    | –                                    |
| ПДК в почве [8]                          | 300                                      | 100                                   | 3                                       | 100                                   | –                                    |
| Кларк<br>в почве [9]                     | 50                                       | 20                                    | 0,5                                     | 10                                    | –                                    |

Примечание. В числителе – средняя арифметическая с ошибкой ( $\bar{X} \pm \bar{S}$ ), в знаменателе – пределы колебаний (lim), в скобках – коэффициент вариации ( $C_v$ , %).

Причины высокой аккумуляции ТМ в листьях растений связаны как с атмосферным загрязнением, так и с высоким содержанием их в почве. Загрязнение почвенного покрова чаще всего происходит за счет атмосферных выбросов заводов цветной и черной металлургии, ТЭЦ, автотранспорта и других источников, таким образом, почва отражает загрязнение атмосферного воздуха за многолетний период. Так, из табл. 1 видно, что концентрация ТМ в почве превышает их ПДК в почве, принятые в Казахстане [7], и кларк почвы [9], а по ПДК в почве по Kloke [8] превышений нет. Например, валовое содержание цинка и кадмия в почве превышает ПДК почвы, принятые в Казахстане, в 3,8 и 2,6 раза, а превышение по кларку в почве составляет 1,7 и 2,6 раза соответственно.

Зольность представляет собой важный биогеохимический показатель, характеризующий соотношение минеральных и органических веществ в растении. Зольность можно считать показателем приспособленности растительных сообществ к данным условиям. Чем больше зольность, тем лучше приспособлено растение к условиям произрастания. Зольность растений позволяет получить представление о степени загрязнения атмосферного воздуха, характеризуя газопоглотительную способность растений [10].

По величине зольности древесных и кустарниковых растений были выделены значительные различия по видам. Так, максимальная зольность характерна для листьев *U. minor* L. (11,9%), *A. negundo* L. (11,4%), *P. nigra* L. (11,3%) и *P. alba* L. (11,0%), а минимальная – для *B. pendula* Roth. (6,9%) и *E. argentea* Pursch. (7,2%). Это говорит о высокой газопоглотительной способности листьев *A. negundo* L., *U. minor* L. и рода *Populus* по сравнению с другими видами, что подтверждают литературные данные [10]. Были рассчитаны корреляционные связи между содержанием ТМ в листьях древесных и кустарниковых растений от их зольности и концентрации ТМ в почве (рис. 1).

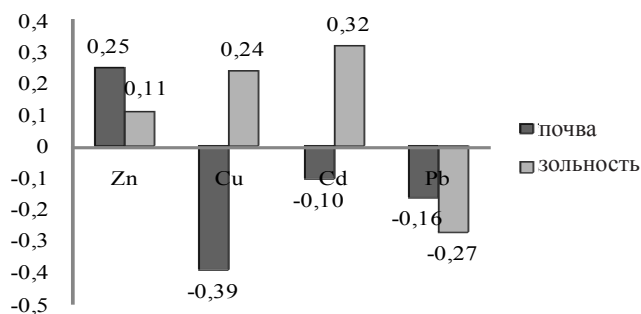


Рис. 1. Корреляционные зависимости содержания ТМ в листьях древесных и кустарниковых растений от их зольности и концентрации ТМ в почве

Отмечается, что по силе корреляционные связи проявляются по-разному для изученных элементов. Так, для цинка – это средняя прямая корреляци-

онная связь, а для свинца – обратная слабая. Для меди и кадмия корреляционная зависимость между содержанием их в листьях растений от концентрации их в почве обратная слабая (низкие корреляционные зависимости могут говорить о преобладании атмосферного поступления ТМ в листья древесных и кустарниковых растений г. Темиртау), а между зольностью – средняя прямая зависимость.

Слабые корреляционные связи показывают, что поступление и перераспределение ТМ в листьях определяются не только этими факторами, но также могут зависеть от таких параметров, как тип посадки древесных и кустарниковых растений, видоспецифическая аккумулятивная стратегия растений, рельеф местности, климатические условия и др.

Интенсивность техногенного воздействия на листья оценивалась при помощи коэффициента биологического поглощения (КБП). По средней величине КБП **цинка** в листьях различных видов древесных и кустарниковых растений представлен следующий убывающий ряд:

*B. pendula* Roth. (15,6) > *P. alba* L. (10,6) > *P. nigra* L. (6,5) > *C. oxyacantha* L. (6,4) > *S. vulgaris* L. (5,4) > *A. negundo* L. (4,3) > *E. argentea* Pursch. (3,9) > *R. canina* L. (3,1) > *U. minor* L. (2,6);

**меди:** *B. pendula* Roth. (3,4) > *C. oxyacantha* L. (2,8) > *P. alba* L. (2,2) ≥ *E. argentea* Pursch. (2,2) > *S. vulgaris* L. (2,1) > *P. nigra* L. (2,0) ≥ *A. negundo* L. (2,0) > *R. canina* L. (1,5) > *U. minor* L. (1,1);

**кадмия:** *P. nigra* L. (2,0) > *P. alba* L. (1,3) > *B. pendula* Roth. (1,1) > *E. argentea* Pursch. (1,0) > *C. oxyacantha* L. (0,84) > *S. vulgaris* L. (0,73) > *A. negundo* L. (0,40) ≥ *R. canina* L. (0,40) > *U. minor* L. (0,32);

**свинца:** *E. argentea* Pursch. (1,2) > *B. pendula* Roth. (1,0) > *S. vulgaris* L. (0,92) > *A. negundo* L. (0,39) > *P. alba* L. (0,28) > *P. nigra* L. (0,25) > *C. oxyacantha* L. (0,21) > *U. minor* L. (0,18) > *R. canina* L. (0,08).

По градации А.И. Перельмана [5] в листьях изученных растений цинк характеризовался для *B. pendula* Roth. и *P. alba* L. как элемент энергичного накопления, а для остальных – как элемент сильного накопления. Также элементом сильного накопления является медь для всех изученных листьев растений, кадмий – для *P. nigra* L., *P. alba* L., *B. pendula* Roth., *E. argentea* Pursch. и свинец – для *B. pendula* Roth. и *E. argentea* Pursch., для всех остальных листьев кадмий и свинец являются элементами слабого накопления и среднего захвата. При величине коэффициента больше 1 можно говорить о накоплении растением конкретного элемента, а значит, и о формировании биогеохимического барьера [11]. Таким барьером по отношению к ТМ в большинстве случаев можно считать листья *B. pendula* Roth., *P. alba* L., *P. nigra* L. и *E. argentea* Pursch.

Выявлено, что содержание ТМ в листьях, отобранных на участках с различной техногенной нагрузкой, значительно отличается (рис. 2). Так, листья, собранные в промышленной зоне, накапливают больше цинка и меди, имеют высокую зольность, а в транспортной зоне – кадмия и свинца. Таким

образом, растения, произрастающие в данных зонах, накапливают больше ТМ, чем в селитебной и рекреационной зонах. Например, содержание цинка в листьях *B. pendula* Roth. в промышленной зоне в 2,9 раза больше, чем в селитебной зоне, а свинца в листьях *P. alba* L. в транспортной зоне в 2,6 раза выше, чем в рекреационной зоне, это совпадает и с почвенным загрязнением.

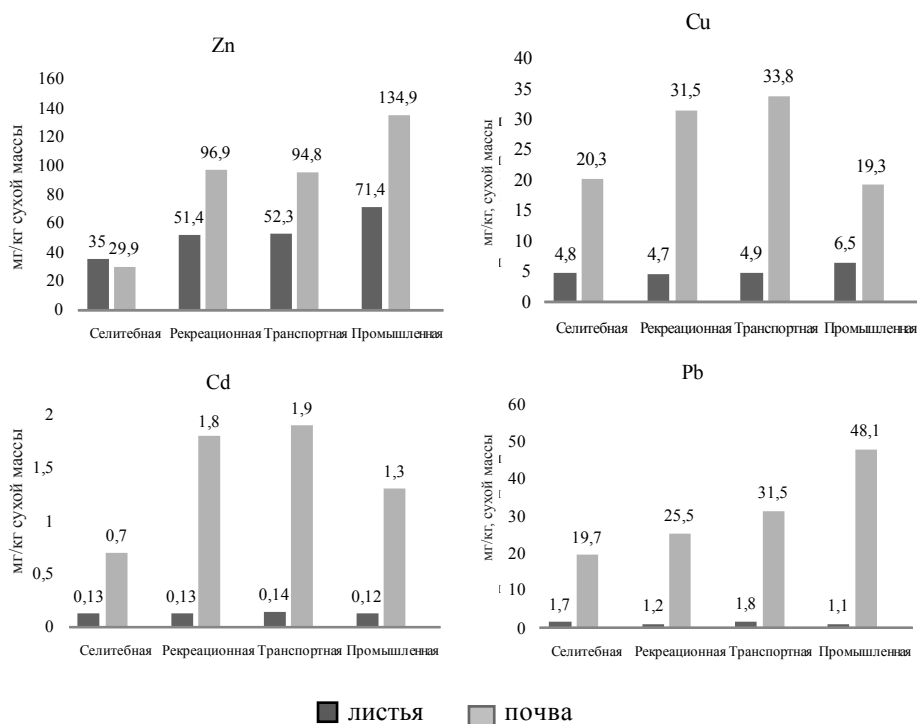


Рис. 2. Зависимость содержания ТМ, зольности листьев и концентрации ТМ в почве от функциональной зоны города

## Заключение

Таким образом, листья древесных и кустарниковых растений г. Темиртау хорошо накапливают ТМ, что говорит об интенсивности техногенной нагрузки урбоэкосистем данными поллютантами, а также их биологической доступности. В результате изучения биондикационного потенциала листьев древесных и кустарниковых растений были установлены виды, которые можно использовать в биондикации городской среды по отношению к ТМ, так как накопление металлов адекватно той техногенной нагрузке, которой они подвергаются.

Значительная аккумуляция ТМ листьями древесных растений, а также высокие значения КБП и зольности позволяют сделать вывод, что наиболее информативными видами для индикации загрязнения атмосферы г. Темиртау ТМ являются листья *B. pendula* Roth., *A. negundo* L., *E. argentea* Pursch., а также листья деревьев рода *Populus*. Таким образом, данные растения, устойчивые к антропогенным нагрузкам, можно рекомендовать к использованию в озеленении города в качестве фильтров атмосферного воздуха.

## Литература

1. О состоянии охраны атмосферного воздуха в Республике Казахстан за 2010 г. : стат. сб. Астана, 2011. Т. 1–3.
2. Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растения. Киев : Наукова думка, 1978. 246 с.
3. Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. М. : Гидрометеоздат, 1981. 108 с.
4. Плохинский Н.А. Биометрия. М. : Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
5. Перельман А.И., Касимов Н.С. Геохимия ландшафта. М. : Астрель, 2000. 715 с.
6. Добровольский В.В. География микроэлементов. Глобальное рассеяние. М. : Мысль, 1983. 272 с.
7. Совместный приказ Министерства здравоохранения РК от 30.01.04 № 99 и Министерства охраны окружающей среды РК от 27.01.04 № 21-п «Об утверждении нормативов предельно-допустимых концентраций вредных веществ, вредных микроорганизмов и других биологических веществ, загрязняющих почву».
8. Kloke A. Orientierungsdaten für tolerierbare Gesamtgehalte einiger Elemente in Kulturböden // Mitteilungen VDLUFA. 1980. H. 2. S. 32–38.
9. Виноградов А.П. Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. М. : АН СССР, 1957. 235 с.
10. Уфимцева М.Д., Терехина Н.В. Фитоиндикация экологического состояния урбогеосистем Санкт-Петербурга. СПб. : Наука, 2005. 339 с.
11. Алексеев В.А. Эколого-геохимические изменения в биосфере. Развитие, оценка. М. : Логос, 2006. 520 с.

Поступила в редакцию 26.12.2011 г.

Azhar Zh.Yessenzholova, Michael S. Panin

*Semipalatinsk State Pedagogical Institute, Semey, Kazakhstan***BIOINDICATION POTENTIAL OF TREES AND SHRUBS LEAVES  
OF TEMIRTAU CITY**

*In many regions of Kazakhstan there is an issue of air pollution by heavy metals which are major components of emissions from enterprises. Heavy metals are intensively released in the atmosphere of Temirtau city by a man-made technogenic stream and are related to the activities of steel, chemical, construction and thermal power industries that dominate in the city as well as a well-developed transportation network. Heavy metals are among the most hazardous pollutants because of their physiological and biochemical features. Therefore, a control over the content of heavy metals in the biosphere is an integral part of a set of environmental measures. One promising approach to biological characteristics of air pollution is to assess the state of wood plants according to their degree of resistance to industrial emissions.*

*In this paper, the content of heavy metals in the leaves of trees and shrubs of Temirtau city under different anthropogenic load was studied. Identified fluctuations of heavy metals in the leaves of trees and shrubs are due to the combined influence of internal (genetic) and external (environmental) factors. The content of heavy metals in the leaves of trees and shrubs of city Temirtau at different anthropogenic load varies. Plants growing in industrial and transport zones accumulate more heavy metals than in residential and recreational areas, and this coincided with soil contamination. The concentration of heavy metals in the leaves of trees and shrubs of Temirtau exceeds their clark in terrestrial vegetation, marking the species specificity. The highest average concentration of zinc is typical of *Betula pendula* Roth., *Populus alba* L., copper – *Crataegus oxyacantha* L., *Populus alba* L., cadmium – *Populus nigra* L., *Populus alba* L. and lead – *Eleagnus angustifolia* L., *Syringa vulgaris* L. leaves.*

*Thus, the leaves of trees and shrubs of Temirtau city accumulate heavy metal very well, which shows the intensity of development pressure on urboecosystems by these contaminants as well as their bioavailability. On the basis of a significant heavy metals accumulation by wood plants leaves as well as the values of PMA and ash content, the most suitable species for the informative display of heavy metals air pollution in Temirtau are leaves of *B. pendula* Roth., *A. negundo* L., *E. angustifolia* L., and leaves of *Populus* type trees. Being cumulative bio-indications, thus, resistant to anthropogenic stress, they can be recommended for use in the landscaping of the city as air filters.*

**Key words:** bioindication; leaves; heavy metals; city zone.

*Received December 26, 2011*

УДК 595.768.24\*591.53.063.2(57.084.1)

doi: 10.17223/19988591/19/13

**И.А. Керчев**

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)*

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВОЗМОЖНОСТИ  
ВОЗНИКНОВЕНИЯ НОВЫХ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ  
ПОЛИГРАФА УССУРИЙСКОГО *Polygraphus proximus* Blandf.  
(Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-00801а).

В лабораторных условиях исследована способность развития инвазийного дальневосточного вида *Polygraphus proximus* Blandf. на ранее не отмеченных для него видах хвойных растений. Проведено экспериментальное заселение жуками, собранными в естественных условиях под корой основного кормового растения в районах инвазии в Сибири – пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), отрубков стволов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). Контрольное заселение пихты сибирской насекомыми, развившимися на испытываемых породах, показало, что полученное в лабораторных условиях поколение способно давать плодовитое потомство. За время эксперимента (110 дней) образовалось две генерации, что подтверждает вероятность наличия бивольтинности у *P. proximus* в условиях Западной Сибири. Определены демографические показатели этого вида (плотность поселения, короедный запас, коэффициент полигамности, кормообеспеченность, энергия размножения) в экспериментальных условиях на пихте сибирской и трех испытываемых породах. После пихты сибирской наиболее благоприятной для развития *P. proximus* Blandf. в условиях лабораторного эксперимента породой оказалась лиственница сибирская, а наименее благоприятной – кедр сибирский.

**Ключевые слова:** *Polygraphus proximus*; новые трофические связи; Западная Сибирь.

## **Введение**

В течение последних нескольких лет пристальное внимание российских специалистов в области лесной энтомологии привлекает факт распространения уссурийского, или белопихтового, полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. в европейской части РФ и Сибири. Естественный ареал этого короеда включает в себя юг российского Дальнего Востока, Корею, Японию, Северо-Восточный Китай. У себя на родине он развивается преимущественно на дальневосточных видах пихты в очагах хвоегрызущих насекомых, лесах, ослабленных пожарами и природными стихиями [1].

Еще совсем недавно неизвестный для фауны Западной Сибири уссурийский полиграф был обнаружен в 2008 г. в Томской области при проведении испытания аналогов агрегационных феромонов шестизубчатого короеда *Ips sexdentatus* Boern. – стволового вредителя кедра сибирского [2]. На сегодняшний день *P. proximus* уже получил широкое распространение в некоторых регионах Российской Федерации, таких как Ленинградская, Московская, Томская, Кемеровская области, в Красноярском крае, а также впервые летом 2011 г. отмечен нами и для Горного Алтая вблизи Телецкого озера [3]. Короед не просто расширил географию своего местообитания, но стал бичом пихтовых лесов, вызывая очаги усыхания на громадных территориях. Успешное освоение новых районов прежде всего связано с отсутствием коэволюции опаснейшего инвайдера с аборигенным видом *Abies sibirica* Ledeb. [4]. Когда выяснились масштабы последствий его распространения, стало понятно, что достойны изучения как сам инвазийный вид, так и его влияние на лесные экосистемы в ранее не отмеченных для него регионах.

Основными кормовыми растениями короеда на Дальнем Востоке России являются пихта белокорая (*Abies nephrolepis* Maxim.), пихта цельнолистная (*A. holophylla* Maxim.) и пихта сахалинская (*A. sachalinensis* (Friedr. Schmidt)). Кроме пихт, полиграфа на его родине встречали и на других хвойных: на кедре корейском (*Pinus koraiensis* Sieb.), ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.)), лиственнице даурской (*Larix dahurica* Turcz.), а также на тсуге (*Tsuga*) [5]. В европейской части России полиграф активно повреждает пихту бальзамическую (*A. balsamea* (L.) Mill.) и сибирскую (*A. sibirica* Ledeb.) в культурных посадках интродуцентов. Из прочих хвойных как кормовое растение уссурийского полиграфа на новых территориях отмечена лишь ель европейская (*Picea abies* (L.)) [6, 7]. Учитывая способность к олигофагии этого вида и то, что в Западной Сибири он впервые был обнаружен в припоселковом кедровнике [8], становится вполне закономерным вопрос, какие породы хвойных потенциально способны стать его кормовыми растениями в сибирских лесах? В естественных условиях Томской области, так же как в Кемеровской области и Красноярском крае [9], *P. proximus* в массе встречается лишь на пихте сибирской. Способность его развиваться на других видах хвойных сибирской тайги оставалась до сих пор не изученной.

Цель данной работы – экспериментальная проверка возможности возникновения новых трофических связей уссурийского полиграфа в Западно-Сибирском районе инвазии.

### Материалы и методики исследования

В постановке эксперимента применялся метод воспитания стволовых вредителей в лабораторных условиях на древесных отрубках [10]. В отличие от способа, применяемого для выяснения видового состава вредителей уже пораженного дерева, использовались изначально не тронутые короеда-

ми участки древесины. Отрубки стволов кедра сибирского и лиственницы сибирской взяты 12 мая 2011 г. с ветровального дерева в Протопоповском кедровнике, расположенном в 6 км юго-восточнее г. Томска. В этом же биотопе из-под коры срубленного дерева пихты сибирской были собраны 722 перезимовавших жука *P. proximus* Blandf. Отрубок ели сибирской был взят с выкорчеванного дерева вблизи ИМКЭС СО РАН (Академгородок Томского научного центра). Все отрубки с торцевых сторон были покрыты стеарином для предотвращения преждевременного высыхания и помещены в три стеклянные ёмкости (садки), в которые были выпущены жуки и установлены чаши с водой для поддержания влажности. Сверху садки были закрыты плотной мелкой сеткой для предупреждения побега насекомых. Параметры эксперимента приведены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

## Начальные условия эксперимента

| Показатель                                                              | Порода            |                  |                                    |
|-------------------------------------------------------------------------|-------------------|------------------|------------------------------------|
|                                                                         | Кедр<br>сибирский | Ель<br>сибирская | Листвен-<br>ница<br>сибир-<br>ская |
| Количество отрубков, шт.                                                | 3                 | 1                | 1                                  |
| Площадь боковой поверхности отрубков, дм <sup>2</sup>                   | 10,17             | 3,99             | 5,15                               |
| Соотношение полов при посадке в садки, ♀/♂                              | 0,98/1            | 0,64/1           | 1,01/1                             |
| Количество жуков на 1 см <sup>2</sup> боковой поверхности отрубков, шт. | 0,45              | 0,29             | 0,29                               |

В садке с кедром сибирским на 1 см<sup>2</sup> приходилось несколько большее количество жуков, по сравнению с остальными двумя породами. Это было сделано преднамеренно, чтобы компенсировать разрозненность субстрата, вызванную использованием трех отрубков кедра разных диаметров – 2,5; 3 и 7 см. Температура в лаборатории держалась на отметке +20°C. Наблюдения в общей сложности продолжались 110 дней – с 13 мая по 1 сентября 2011 г. В период начала массового лёта дочернего поколения из испытуемых растений в эти же садки были дополнительно помещены отрубки пихты сибирской для проверки его фертильности. По окончании эксперимента 01.09.2011 г. была вскрыта кора на всех отрубках и подсчитаны личинки, куколки и имаго *P. proximus*. Анализ отрубков с целью определения основных демографических показателей уссурийского полиграфа проведен с использованием общепринятых методов лесопатологических обследований хвойных древостоев [11]. Ниже приведены определения терминов исследованных демографических показателей [11] применительно к проведенному эксперименту. *Короедный запас* (шт.) – характеризует общую численность родительского поколения на отрубке. *Коэффициент полигамности* (половой индекс) (абс. ед.) – демонстрирует соотношение самок и самцов в полигам-

ной семье короедов. *Плотность поселения* (шт./дм<sup>2</sup>) – характеризует густоту заселения поверхности древесного ствола. Вычисляется раздельно по числу семей и числу заселившихся самок. *Кормообеспеченность* (дм<sup>2</sup>) – величина, обратная плотности поселения, показывающая площадь луба, обеспечивающую пространство и пищу для потомства одной самки или всей семьи в целом. *Энергия размножения* – соотношение короедного прироста и короедного запаса для популяции в целом; характеризует изменение численности вредителя за время с начала лета и вбуравливания родительского поколения в кору до отрождения и выхода молодого поколения.

### Результаты исследования и обсуждение

Все насекомые были помещены в садки 13.05.2011 г. С момента начала эксперимента проводились наблюдения и их письменная регистрация. Втачивание жуков в отрубки началось на 2-й день содержания в садках, наиболее интенсивно происходило на 3–4-й день и окончательно завершилось уже к 20 мая. Наиболее часто втачивание в луб отмечалось ближе к торцевым сторонам, что, возможно, связано с тем, что в местах спилов клетки луба могли иметь пониженный тургор и смоловыделение. Однако стоит учитывать, что в отличие от основной кормовой породы – пихты сибирской, на поверхности коры кедра, лиственницы и ели имеются толстые чешуи, мешающие выталкиванию буровой муки, поэтому проделывание ходов с этой стороны позволяло избавиться самцам от трудностей при очистке брачных камер. Все не вселившиеся и погибшие жуки были убраны со дна садков 27.05.2011 г. На 17-й день эксперимента было замечено появление нескольких новых кучек буровой муки и, начиная с 20-го дня, периодически обнаруживались единичные жуки родительского поколения, покинувшие свои галереи. Подобное поведение, вероятно, связано с возможностью повторного формирования новых семей частью жуков родительского поколения, дающего сестринскую генерацию. Соотношение полов выселившихся насекомых было очень близко к коэффициенту полигамности, отмеченному для каждой породы при снятии коры (табл. 2).

На 51-й день эксперимента при проверке садков на поверхности отрубков было замечено небольшое количество лётных отверстий, а по стенкам садков ползали немногочисленные жуки молодого поколения со светло-коричневым цветом хитиновых покровов. Массовое выселение началось на 55-й день. Через 3 дня в садки были поставлены отрубки пихты, взятые с непораженного дерева, подготовленные вышеописанным способом. Заселение отрубков пихты было начато дочерним поколением первой генерации полиграфов, и уже через полчаса после установки они активно осваивались. Соотношение количества жуков к боковой поверхности отрубков на момент установки составляло 0,31 шт./см<sup>2</sup>. Ежедневные наблюдения обнаруживали новые порции буровой муки вокруг отрубков – признак успешного освоения

субстрата. На 110-й день после начала эксперимента на поверхности отрубков пихты появились лётные отверстия жуков второго поколения и активно передвигающиеся имаго, готовые к расселению. На этом эксперимент был остановлен, все отрубки хвойных пород были изъяты из садков и произведено снятие коры.

Анализ отрубка кедра меньшего диаметра показал слабую его заселенность, полиграфы образовали лишь две семьи, гораздо большее предпочтение было отдано отрубкам со средним и большим диаметрами, на которых было образовано 7 и 8 семей соответственно. Эти наблюдения подтверждают то, что на ветвях этот вид практически не встречается, видимо, это замечание справедливо для всех его кормовых пород.

В среднем плотность поселения семей родительского поколения на кедре (табл. 2) оказалась более чем вдвое ниже наблюдаемой в естественных условиях на пихте сибирской [12]. Насекомые следующего поколения полностью прошли развитие, под корой было найдено несколько молодых имаго, не покинувших свои куколочные колыбели, и не отмечено ни одной личинки или куколки. Цвет покровов молодых жуков сильно варьировал от практически черного у более взрослых до желто-бурого у недавно отродившихся. Очевидно, что среди них имелись не только жуки второй генерации, но и прошедшие свое развитие много раньше жуки сестринского поколения; помимо этого, было обнаружено несколько мертвых имаго-первопоселенцев.

Таблица 2

**Демографические показатели уссурийского полиграфа  
на заселенных отрубках испытываемых пород**

| Показатель                                                             | Порода            |                  |                          |
|------------------------------------------------------------------------|-------------------|------------------|--------------------------|
|                                                                        | Кедр<br>сибирский | Ель<br>сибирская | Лиственница<br>сибирская |
| Короедный запас, шт.:                                                  |                   |                  |                          |
| самцов                                                                 | 15*               | 15               | 21                       |
| самок                                                                  | 30*               | 33               | 38                       |
| Плотность поселения<br>родительского поколения, шт./ дм <sup>2</sup> : |                   |                  |                          |
| семей                                                                  | 1,47              | 3,76             | 4,08                     |
| самок                                                                  | 2,95              | 8,27             | 7,38                     |
| всего                                                                  | 4,39              | 12,03            | 11,46                    |
| Кормообеспеченность, дм <sup>2</sup> :                                 |                   |                  |                          |
| семьи                                                                  | 0,68              | 0,27             | 0,25                     |
| потомства самки                                                        | 0,34              | 0,12             | 0,14                     |
| Коэффициент полигамности (половой<br>индекс)**                         | 2,06 ± 0,62       | 2,2 ± 0,41       | 1,8 ± 0,52               |

\* Суммарные значения для 3 отрубков.

\*\* Средние значения ± стандартное отклонение.

При вскрытии отрубка ели было обнаружено образование такого же количества семей, как и на *P. sibirica*. Однако, учитывая меньшую боковую поверхность субстрата (см. табл. 1), плотность поселения семей была в 2,6 раза больше, а кормообеспеченность семьи соответственно меньше, чем отмеченная на кедре (см. табл. 2). Под корой находились живые жуки преимущественно второй генерации.

Более плотное поселение родительского поколения было отмечено на отрубке лиственницы, кормообеспеченность семьи в среднем была меньше, чем на прочих хвойных породах (табл. 2), и среди образованных семей почти четверть состояла из одного самца и одной самки. Подобное соотношение полов у уссурийского полиграфа встречается на пихте в естественных условиях достаточно редко. В условиях эксперимента формирование моногамных семей можно объяснить исходным соотношением полов особей при запуске их в садок.

При снятии коры с пихтовых отрубков, поставленных в садки позже, были обнаружены в большом количестве завершившие свое развитие молодые жуки со светлыми хитиновыми покровами. К примеру, насекомыми родительского поколения, взятыми из садка «лиственница», на отрубке пихты было образовано 25 семей, для которых уровень кормообеспеченности составил 0,15 дм<sup>2</sup>. Эти показатели соответствуют отмеченным для уссурийского полиграфа на этой породе в естественных условиях в Томской области [12]. Под корой обнаружены многочисленные молодые жуки, насекомые преимагинальных стадий встречались единично и были представлены лишь 7 куколками и одной личинкой старшего возраста. Наличие жуков на пихте, не завершивших свое развитие, и отсутствие преимагинальных стадий на отрубках трёх испытуемых пород, вероятнее всего, объясняется тем, что отрубки пихты были поставлены через 3 дня после начала вылета молодого поколения. Жуки, выселившиеся до момента постановки нового субстрата, просто продолжили освоение свободных участков на отрубках, из которых они вылетели.

Все приведенные выше факты согласуются с наблюдениями Г.О. Криволуцкой [13] в естественном ареале *P. proximus* на Сахалине, согласно которым имеет место быть второе поколение, пусть даже и не полностью завершающее свое развитие. Также стоит отметить смешение генераций в течение вегетационного периода, наблюдаемое как в Дальневосточном регионе, так и в Западной Сибири. Освоение дерева, начатое в конце лета, зачастую имеет локальный характер, и на зимовку под корой остается наряду с жуками второй генерации, начавшими постройку системы ходов, потомство (личинки) ранее вселившегося сестринского поколения. Так как заселение ствола начинается с нижней части, под корой освоенного частично к осени дерева могут остаться как личинки, так и жуки второй генерации, заселение же средней и верхней частей ствола может продолжиться на следующий год, если те в свою очередь останутся пригодными для питания. Подобного

рода деревья с зеленой кроной и единичными поселениями уссурийского полиграфа наблюдались нами при сборе материалов в конце первой декады сентября 2011 г. в пихтовом древостое вблизи пос. Басандайка Томского района Томской области. Окончательная отработка дерева производится многочисленным потомством, большая часть которого не покидает дерево, а осваивает на нем свободные участки.

Данные, полученные в эксперименте, свидетельствуют о высокой продукции уссурийского полиграфа, позволяющей ему в краткие сроки наращивать численность своей популяции. Количество потомства, полученного на пихте сибирской, еще недавно считавшейся непригодной для его развития, а сегодня ставшей основной кормовой породой в регионах инвазии [9], превосходило родительское поколение в 6,97 раза. В то же время на других хвойных породах сибирской тайги, согласно грациям оценки показателей размножения стволовых вредителей [14], высокую энергию размножения в эксперименте полиграф показал, развиваясь на лиственнице сибирской (4,98) и ели сибирской (3,21), а на кедре сибирском (1,98) – среднюю.

В исходном ареале полиграфа не известно зарегистрированных случаев, свидетельствующих о катастрофических последствиях, вызванных питанием полиграфа на второстепенных кормовых породах. В нашем регионе уссурийский полиграф также отдал предпочтение питанию на представителе рода *Abies*. Установленная нами способность развития этого вида на других сибирских хвойных породах, если и не сделает его хозяйственно значимым для них, может обеспечить выживание полиграфа при недостатке или отсутствии основного кормового объекта.

### Выводы

1. В результате эксперимента впервые установлено, что уссурийский полиграф способен развиваться на *Pinus sibirica* Du Tour, *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb. и давать плодовитое потомство, питаясь на них.

2. При сравнении демографических показателей *Polygraphus proximus* на разных породах в экспериментальных условиях выявлено, что после пихты сибирской – основной кормовой породы в районах инвазии в Сибири, лиственница сибирская является наиболее благоприятной, а кедр сибирский – наименее благоприятной для его развития.

### Литература

1. Tokuda M., Shoubu M., Yamaguchi D., Yukawa J. Defoliation and dieback of *Abies firma* (Pinaceae) trees caused by *Parendacus abietinus* (Coleoptera: Curculionidae) and *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) on mountain Unzon, Japan // Applied Entomology and Zoology. 2008. Vol. 43, № 1. P. 1–10.
2. Кривец С.А., Керчев И.А. Уссурийский полиграф – новый опасный вредитель хвойных лесов Томской области // ГЕО-Сибирь-2011. Т. 3: Экономическое развитие Сибири

- и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью. Ч. 2. : сб. мат. VII Междунар. научн. конгресса «ГЕО-Сибирь-2011», 19–29 апреля 2011 г., Новосибирск. Новосибирск : СГГА, 2011. С. 211–215.
3. Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А., Петько В.М. и др. В погоне за полиграфом уссурийским *Polygraphus proximus* Blandford // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Материалы XV Международной научной школы-конференции студентов и молодых ученых : в 2 т. / отв. ред. В.В. Анюшин. Абакан : Изд-во ГОУ ВПО ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2011. Т. 1, вып. 15. С. 52–54.
  4. Баранчиков Ю.Н. Козволюционные аспекты инвазийности лесных дендрофильных насекомых // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 2010. Вып. 192. С. 30–39.
  5. Криволицкая Г.О. Сем. Scolytidae – Короеды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки / под общ. ред. П.А. Лера. Владивосток, 1996. С. 312–373.
  6. Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г. Аннотированный список видов короедов Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. 2000. Т. 79, вып. 3. С. 599–618.
  7. Чилахсаева Е.А. Первая находка *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, вып. 6. С. 39–42.
  8. Баранчиков Ю.Н., Кривец С.А. О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий : материалы XIV Международной научной школы-конференции студентов и молодых ученых : в 2 т. / отв. ред. В.В. Анюшин. Абакан : Изд-во ГОУ ВПО ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2010. Т. 1, вып. 14. С. 50–52.
  9. Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А. и др. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Вестник МГУЛ. 2011. № 4 (80). С. 78–81.
  10. Старк В.Н. Руководство к учету повреждений леса. 2-е изд. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1932. 358 с.
  11. Катаев О.А., Поповичев Б.Г. Лесопатологические обследования для изучения стволовых вредителей в хвойных древостоях : учеб. пособие. СПб. : СПб. ЛТА, 2001. 72 с.
  12. Кривец С.А., Керчев И.А., Кизеев Ю.М. и др. Уссурийский полиграф в пихтовых лесах Томской области // Болезни и вредители в лесах России: век XXI : материалы конференции с международным участием и V ежегодных чтений памяти О.А. Катаева (Екатеринбург, 20–25 сентября 2011 г.). Красноярск : ИЛ СО РАН, 2011. С. 53–55.
  13. Криволицкая Г.О. Короеды острова Сахалина. М. ; Л., 1958. 195 с.
  14. Маслов А.Д. Методические рекомендации по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов МРП, ВНИИЛМ. Пушкино, 2006. 108 с.

Поступила в редакцию 17.03.2012 г.

Ivan A. Kerchev

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

**THE EXPERIMENTAL STUDY ON THE OCCURRENCE OF NEW  
PROBABLE TROPHIC LINKS FOR *Polygraphus proximus* Blandf.  
(Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) IN WESTERN SIBERIA**

*Far Eastern species Polygraphus proximus Blandf. is the most dangerous invasive pest of fir forests, discovered in Western Siberia in 2008. This paper presents the results of experimental study of fir bark beetle breeding ability on the previously unrecorded as host tree conifer species in the new habitat. The method of laboratory pests breeding on non-colonized healthy logs, was used in this investigation. The logs of Siberian stone pine Pinus sibirica Du Tour, Siberian spruce Picea obovata Ledeb. and Siberian larch Larix sibirica Ledeb., collected from windfall. The beetles which used for colonization were obtained from naturally infested Siberian fir. For the control infestation of Siberian fir logs were used the beetles belonged to the second generation came from laboratory breeding on the three species. The experiment lasted 110 days. Intensive boring was observed at 3–4 day, primarily with the end surfaces. On the surface of three species tested, there is a thick bark, which probably can prevent males to push out the fecal pellets from nuptial chamber. Part of parental generation beetles moved out for the creating new families at the 17–20 day. The active emergence of first beetle's generation began at the 55-th day, and second generation of fir bark beetles appeared in 110 day. At the end of the observations the bark of infested logs was removed, and demographic characteristics of P. proximus were determined. At the fir logs that have been set later, there were found many young adults. The estimated demographic characteristics obtained in lab on A. sibirica consistent with those observed in nature. Beetles that have emerged before the setting of fir, continued development of free sites on Siberian stone pine, larch and spruce logs, from which they had moved out. Experimental data confirm the probability of occurrence of the second generation under Western Siberia conditions.*

*The data obtained in the laboratory, indicate a high offspring production of P. proximus. The number of offspring produced on fir log exceed the parental generation at 6.97 times. At the same time on other conifers, according to the gradations of performance assessment of stem pests reproduction, high energy of breeding polygraph showed during developing on Siberian larch (4.98) and on Siberian spruce (3.21) and also average (1.98) on Siberian stone pine. The laboratory tests confirmed the assumption of able the fir bark beetle developing on the Pinus sibirica Du Tour, Picea obovata Ledeb., Larix sibirica Ledeb. and give fertile offspring, feeding on them. The comparison of demographics P. proximus, under experimental conditions showed that after the fir – the main host tree in Western Siberia, most favorable for the development – is a larch, and the least favorable – Siberian stone pine.*

*Key words: Polygraphus proximus; new trophic links; Western Siberia*

Received March 17, 2012

УДК 574.5

doi: 10.17223/19988591/19/14

**В.В. Мазур**

*Сыктывкарский государственный университет (г. Сыктывкар)*

## **ХИМИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ВОДОТОКОВ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА СОДЕРЖАНИЯ МЕТАЛЛОВ В РЫБАХ**

Работа выполнена при поддержке проекта № 2.1.1 / 9214 «Рентгеновские и синхротронные исследования трансформации тканей в ходе blastomagenesis (на наноструктурном уровне)», выполняемого по заданию Минобрнауки России по аналитической ведомственной целевой программе «Развитие научного потенциала высшей школы (2009–2011 годы)».

*Приведены результаты оценки экологического состояния водотоков в Республике Коми путем определения содержания металлов (Cu, Zn, Mg, Al, Fe, Cd, Pb, Mn) в рыбе из рек Печора, Б. Шайтановка и Човью. Установлено, что наиболее экологически благополучным водотоком является р. Б. Шайтановка, в рыбе из которого присутствуют лишь Cu, Zn и Mg (в мышцах хариуса только Mg). Обнаружено сходство процессов накопления металлов в организм рыб, о чем свидетельствуют корреляционная зависимость между накоплением металлов в рыбе из р. Печора в районе устья р. Гаревки и из участка водотока в районе пос. Якиши ( $k = 0,93$ ) и корреляция в накоплении меди и цинка в рыбах исследуемых водотоков ( $k_{Cu-Zn} = 0,80$ ). Исследование содержания металлов в гольяне, хариусе из р. Б. Шайтановка и их паразитах показало, что кишечные паразиты рыб, в частности плероцеркоиды *Schistoccephalus* sp., могут быть использованы для оценки состояния водных экосистем, поскольку являются концентраторами металлов в организме рыб.*

**Ключевые слова:** *Phoxinus phoxinus; Thymallus thymallus; паразиты рыб; закономерности накопления тяжелых металлов.*

### **Введение**

В настоящее время не осталось участков земли, которые не подвержены прямому или косвенному негативному влиянию антропогенных факторов. Наибольшую нагрузку при загрязнении территории испытывают водные объекты, которые в силу своих особенностей являются концентраторами токсикантов [1–2].

Основными антропогенными загрязнителями водной среды являются тяжелые металлы (Cu, Zn, Al, Fe, Cd, Pb, Mn, Ni, Cr, As, Hg и их соли), многие из которых обладают высокой токсичностью для живых организмов даже в относительно низких концентрациях. Так, тяжелые металлы не могут быть подвергнуты дальнейшему разложению, а лишь перераспределяются между

биотическими и абиотическими компонентами, взаимодействуя с различными категориями живых организмов, мигрируя по общей цепи циркуляции веществ в водоеме [3].

В связи с тем что токсическое воздействие металлов начинается после их попадания в организм, то одним из показателей токсического влияния может являться элементный состав тканей. Содержание металлов в живых организмах является результатом сложных процессов их поглощения, распределения в организме, перераспределения и биотрансформации органическими соединениями [4–5].

Цель исследования – оценить содержание тяжелых металлов (Cu, Zn, Al, Fe, Cd, Pb, Mn) и Mg в рыбе из рек Човью, Печора и Б. Шайтановка для мониторинга состояния водотоков Республики Коми (РК).

### Материалы и методики исследования

Исследование водоемов в РК проведено на территории бассейна р. Печора и ее притоков, расположенных на северо-востоке республики, в районе расположения объектов добывающей промышленности [6–10]. Также известно, что в основных почвообразующих породах северо-востока европейской части России содержание Cu, Ni, Zn, Fe, Cr, Mn выше по сравнению с центральными и западными районами таежной зоны России [11].

В качестве объекта исследования для мониторинга состояния окружающей среды использовали гольяна обыкновенного (*Phoxinus phoxinus* L.) и хариуса европейского (*Thymallus thymallus* L.). Для изучения закономерностей распределения металлов в рыбе и паразитах использовали системы: «хариус (мышечная ткань и печень) – цестоды хариуса (*Proteocephalus thymalli*)» и «гольян (тушка целиком) – плероцеркоиды гольяна (*Schistocephalus* sp.)» [12].

Рыбу отлавливали из следующих участков (рис. 1):

1. Река Човью является левым притоком р. Вычегда, протекает в черте г. Сыктывкара и испытывает значительную антропогенную нагрузку. Известно, что речная вода в районе Сыктывкара содержит в концентрациях выше предельно-допустимых нормативов медь и цинк [13].

2. Река Печора относится к крупным рекам. В нижнем течении испытывает высокую антропогенную нагрузку, и обитающие здесь организмы находятся в состоянии хронического стресса [14]. В районе пос. Якша вода характеризуется как умеренно загрязненная, наблюдается содержание железа, меди, цинка, аммонийного азота. Согласно Государственному докладу о состоянии окружающей среды в РК [15] до 2001 г. отмечалось наличие дихлордифенилтрихлорэтана.

3. Река Большая Шайтановка является правым притоком р. Печора в верхнем течении. На всем протяжении река протекает по территории Печоро-Илычского биосферного заповедника и не испытывает антропогенной нагрузки в связи с отсутствием объектов хозяйственной деятельности.

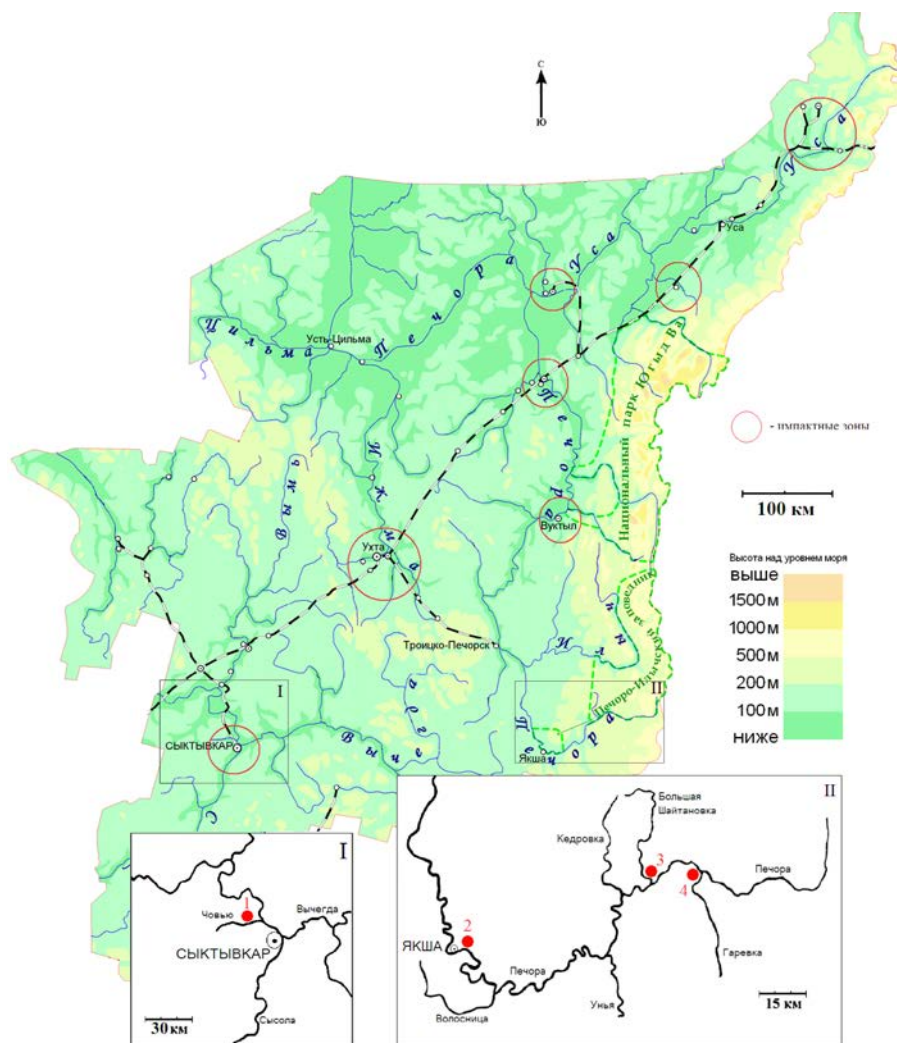


Рис. 1. Карта места сбора материала (I – пункт сбора материала в бассейне р. Вычегда; II – пункты сбора материала в бассейне р. Печора)

Материал собран в конце июня – первой декаде июля 2008–2010 гг. Рыбу для каждой пробы брали одного размера и возраста. В каждой точке сбора отлавливали при помощи сачка и удочки голяян, а из р. Б. Шайтановка был отловлен хариус. Каждая анализируемая навеска состояла из смеси тканей 10–20 тушек голяяна, 2–3 экз. хариуса, 25 стробил *P. thymalli* или одного плероцеркоида *Schistocephalus* sp. Образцы высушивали в полевых условиях, помещали в пробирки без использования консервантов и доставляли в лабораторию. Дополнительная подготовка к анализу заключалась в измельчении исследуемых образцов до однородной порошкообразной массы.

Определение содержания металлов в рыбе проводили на базе Воронежского государственного университета при помощи энергодисперсионной рентгеновской приставки INCA Energy 250 (Oxford Instruments, Великобритания) на сканирующем электронном микроскопе JSM-6380 LV (JEOL Ltd., Япония) [16–17].

Для статистической обработки результатов использовали программу StatSoft STATISTICA 5.5. Рассчитывали среднее арифметическое, доверительный интервал, стандартное отклонение. Корреляционный анализ проводили с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена.

### Результаты исследования и обсуждение

Сравнение содержания металлов в гольяне исследуемых водотоков показало отсутствие таких элементов, как Mn и Fe (табл. 1). Исследования показали наличие повышенных концентраций Cu и Zn, по сравнению с остальными участками, для гольяна из р. Печора, в районе 2,7 км выше пос. Якши, составляющих 650,0 и 390,0 мкг/г сух. массы соответственно ( $p < 0,05$ ). Известно, что медь и цинк, несмотря на биогенность и участие в качестве регуляторов многих биохимических процессов в организме живых существ, присутствуя в избытке, токсичны для живых организмов [18–21]. Кроме того, проведенные исследования показали, что изучаемые образцы рыбы из р. Печора характеризуются повышенным содержанием меди по сравнению с цинком. Без дополнительных исследований нельзя сделать однозначных выводов о причинах и источниках повышенных концентраций Cu и Zn в приведенном участке р. Печора. Можно предположить, что источником металлов в рыбе являются остаточные стоки от заброшенных сельхозугодий [15].

Таблица 1

#### Содержание металлов в гольяне из различных водотоков Республики Коми, мкг/г сух. массы

| Элемент                           | Mg             | Cu             | Zn             | Al            | Cd          | Pb           |
|-----------------------------------|----------------|----------------|----------------|---------------|-------------|--------------|
| р. Човью                          | 100,0±<br>16,7 | 100,0±<br>11,1 | 190,0±<br>12,3 | 70,0±<br>17,6 | 9,0±<br>3,5 | –            |
| р. Печора, 2,7 км выше<br>п. Якша | 70,0±<br>14,4  | 650,0±<br>13,1 | 390,0±<br>19,3 | 60,0±<br>16,9 | –           | 13,0±<br>4,5 |
| р. Б. Шайтановка                  | 90,0±<br>13,6  | 230,0±<br>14,3 | 280,0±<br>11,7 | –             | –           | –            |
| р. Печора, устье р. Гаревки       | 50,0±<br>9,3   | 170,0±<br>10,9 | 100,0±<br>15,6 | 70,0±<br>9,5  | 3,0±<br>1,0 | 9,0±<br>4,0  |

Отмечено наличие свинца в рыбе из р. Печоры в концентрациях 13,0 мкг/г для района пос. Якша и 9,0 мкг/г для района устья р. Гаревка. Река Печора в верхнем течении имеет горный характер. Известно, что для горных почв Печорского района РК наличие «природного» свинца максимально [22].

Полученные в данной работе результаты показали наличие кадмия в гольяне р. Печора, в районе устья р. Гаревка – 3,0 мкг/г. Известно, что кадмий представляет собой один из самых опасных токсикантов (токсичнее свинца). Он содержится в мазуте и дизельном топливе, сплавах, гальванических покрытиях, кадмиевых пигментах, аккумуляторах и т.д. [22]. Таким образом, поступление кадмия в указанные водотоки имеет различные источники.

Проведенные исследования показали явную корреляционную зависимость между накоплением металлов в рыбе из р. Печора в районе устья р. Гаревка и из участка водотока в районе пос. Якши (коэффициент ранговой корреляции  $k = 0,93$ ), расстояние между которыми составляет более 100 км. Также показана корреляционная зависимость между накоплением меди и цинка в гольяне из всех исследуемых водотоков ( $k_{\text{Cu-Zn}} = 0,80$ ), что отражает сходную направленность биохимических процессов для данных металлов в организме рыб.

Для рыбы из р. Печора ряд ранжирования концентраций металлов имеет следующий вид: в районе устья р. Гаревки  $\text{Cu} > \text{Zn} > \text{Al} > \text{Mg} > \text{Pb} > \text{Cd}$ , в районе пос. Якши  $\text{Cu} > \text{Zn} > \text{Mg} > \text{Al}$ .

Т а б л и ц а 2

Содержание микроэлементов в рыбе и паразитах из р. Б. Шайтановка

| Элемент              | Cu         | Zn         | Mg         |
|----------------------|------------|------------|------------|
| Гольян (тушка)       | 190,0±11,3 | 220,0±10,5 | 90,0±13,4  |
| S (плероц) гольяна   | 340,0±14,7 | 290,0±13,2 | 320,0±11,1 |
| Хариус (мышцы)       | –          | –          | 20,0±4,7   |
| Хариус (печень)      | 148,0±8,5  | 70,0±4,6   | 30,0±4,5   |
| Pg (цестода) хариуса | 220,0±12,1 | 150,0±19,5 | 30,0±4,5   |

В отличие от Верхней Печоры, для которой наличие антропогенного фактора минимально, для р. Човью, протекающей в черте г. Сыктывкара, поступление кадмия (9,0 мкг/г) может носить как техногенный, так и природный характер, связанный с естественным геохимическим фоном приведенной территории. Концентрация металлов в тушках гольяна из р. Човью убывает в ряду  $\text{Zn} > \text{Cu} > \text{Mg} > \text{Al} > \text{Cd}$ .

Содержание металлов в гольяне из р. Б. Шайтановка можно представить в виде ряда  $\text{Cu} > \text{Zn} > \text{Mg}$ . Не обнаружены Al, Cd и Pb, что свидетельствует об отсутствии источников указанных токсичных элементов как в руслообразующих породах водотока, так и от источников хозяйственной деятельности.

В мышцах хариуса европейского из р. Б. Шайтановка из исследуемых металлов отмечен только магний в концентрации 20,0 мкг/г. Остальные металлы находятся вне диапазона чувствительности используемой методики. В печени хариуса также обнаружены Cu, Zn, Mg. Ранжированный ряд этих металлов имеет вид  $\text{Cu} > \text{Zn} > \text{Mg}$ .

Исследование содержания металлов в гольяне и хариусе и их кишечных паразитах показало (табл. 2), что наибольшая концентрация металлов характерна для паразитов гольяна, наименьшая – для печени хариуса.

Ранжированный ряд металлов, содержащихся в тканях *P. thymalli*, в оба года проведения работ выглядит как  $\text{Ca} \gg \text{Cu} > \text{Zn} \gg \text{Mg}$  и совпадает с таковым для металлов из печени рыб. Для гольяна и его паразитов данной закономерности не обнаружено. Так, для гольяна концентрация металлов уменьшается в ряду  $\text{Zn} > \text{Cu} > \text{Mg}$ , а для *Schistocephalus* sp.  $\text{Cu} > \text{Mg} > \text{Zn}$ . Распределение меди, цинка и магния в рыбе и паразитах имеет общую тенденцию (коэффициенты ранговой корреляции  $k_{\text{Mg-Zn}} = 0,95$ ;  $k_{\text{Cu-Zn}} = 0,8$ ;  $k_{\text{Cu-Mg}} = 0,65$ ). Можно предположить, что плероцеркоиды ремнецов вызывают нарушение механизмов, регулирующих баланс металлов в организме гольяна. Таким образом, в плероцеркоидах *Schistocephalus* sp. концентрация Cu, Zn, Mg статистически значимо выше, чем в тушках гольяна, тогда как в *P. thymalli*, по сравнению с печенью хариуса, выше содержание только Zn и Cu.

### Заключение

Результаты исследования показали, что главной причиной различия в содержании ТМ и Mg в рыбе изученных участков является специфика руслообразующих пород. По набору металлов и их ранжированным рядам водотоки относятся к разным геохимическим районам. Устье р. Гаревка и р. Б. Шайтановка – это Верхняя Печора; р-н пос. Якши – Средняя Печора; р. Човью – Средняя Вычегда.

Наиболее характерными ТМ для исследуемых водотоков РК являются Cu и Zn. Установленные особенности накопления ТМ и Mg на основе рассчитанных коэффициентов корреляции показали, что на протяжении р. Печора сохраняется сходство механизмов аккумуляции Zn и Cu рыбой.

Также отмечена достаточно тесная связь между жизненной стратегией паразита, его способностью накапливать металлы и ранжированными рядами последних, аккумулярованных в гельминте и теле его хозяина.

### Литература

1. Линник П.Н. Тяжелые металлы в поверхностных водах Украины: содержание и формы миграции // Гидробиологический журнал. 1999. Т. 35, № 1. С. 22–42.
2. Даувальтер В.А., Кашулин Н.А., Сандимиров С.С., Раткин Н.Е. Оценка баланса тяжелых металлов (Ni и Cu) на водосборе субарктического озера (на примере Чунозера) // Вестник Московского государственного технического университета. 2009. Т. 12, № 3. С. 507–515.
3. Веницианов Е.В., Кочарян А.Г., Серенькая Е.Г. Формы миграции тяжелых металлов и их влияние на качество воды в Куйбышевском водохранилище // Вода: экология и технология. Материалы международного конгресса. М., 1994. Т. 1. С. 98–105.
4. Grahl K., Franke P., Halbach R. The excretion of heavy metals by fish // Symposia Biologia Hungarica. 1985. Vol. 29. P. 357–365.
5. Гомбоева С.В., Пронин Н.М., Цыренов В.Ж. Распределение тяжелых металлов в органах и тканях рыб с различным типом питания в прибрежно-соровой зоне Байкала // Сибирский экологический журнал. 2003. № 10(5). С. 561–564.
6. Хохлова Л.Г. Изменение химического состава воды рек Коми АССР под влиянием антропогенного воздействия // Труды Коми филиала Академии наук СССР. 1979. № 42. С. 62–71.

7. Братцев А.П., Гладков В.П., Вотошкина Н.Н. и др. Изменение природной среды Европейского Северо-Востока СССР под влиянием деятельности человека // Труды Коми филиала Академии наук СССР. 1979. № 42. С. 3–7.
8. Лукин А.А., Даувальтер В.А. Распределение тяжелых металлов, алюминия и нефтепродуктов в донных отложениях и рыбах бассейна реки Печоры // Биология внутренних вод. 1997. № 2. С. 70–78.
9. Даувальтер В.А., Хлопцева Е.В. Гидрологические и гидрохимические особенности озер Большеземельской тундры // Вестник Московского государственного технического университета. 2008. Т. 11, № 3. С. 407–414.
10. Walker T.R., Crittenden P.D., Dauvalter V.A. et al. Multiple indicators of human impacts on the environment in the Pechora Basin, north-eastern European Russia // Ecological indicators. 2009. Vol. 9. P. 765–779.
11. Шихова Л.Н., Егошина Т.Л. Тяжелые металлы в почвах и растениях таежной зоны Северо-Востока Европейской России. Киров : Зонал. НИИСХ Сев.-Востока, 2004. 263 с.
12. Воробьев В.И. Микроэлементы и их применение в рыбоводстве. М. : Пищевая промышленность, 1979. 182. с.
13. Илларионов В.А., Власов И.Д. Подготовка промышленных запасов подземных вод для водоснабжения Сыктывкара // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2009. № 9. С. 7–8.
14. Лукин А.А., Даувальтер В.А., Новоселов А.П. Экосистема реки Печоры в современных условиях. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2000. 192 с.
15. Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2001 году / Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми, РГУ НТЦ АГИКС РК. Сыктывкар, 2002. 97 с.
16. Бабкина И.В., Габриельс К.С., Гусев А.Л. и др. Термическая устойчивость и газовая чувствительность нанокристаллических пленок In-Y-O-C // Международный научный журнал «Альтернативная энергетика и экология». 2010. № 7(87). С. 10–17.
17. Адеева Л.Н., Струнина Н.Н., Коваленко Т.А., Байсова Б.Т. Исследование состава минеральной части сапропеля озера Жилой Рям // Омский научный вестник. 2006. № 7. С. 68–70.
18. Папина Т.С. Транспорт и особенности распределения тяжелых металлов в ряду: вода – взвешенное вещество – донные отложения речных экосистем : аналитический обзор / ГПНТБ СО РАН; ИВЭП СО РАН. Новосибирск, 2001. Сер. Экология. Вып. 3. 58 с.
19. Ливинская С.А., Владимирский П.В., Данильчук В.П., Паронян В.Х. Разработка метода подготовки проб к атомно-абсорбционному спектральному анализу для определения содержания тяжелых металлов в растительных маслах // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2005. № 2. С. 38–42.
20. Кондратьева Л.М., Канцыбер В.С., Зазулина В.Е., Боковенко Л.С. Влияние крупных притоков на содержание тяжелых металлов в воде и донных отложениях реки Амур // Тихоокеанская геология. 2006. Т. 25, № 6. С. 103–114.
21. Голованова И.Л. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных // Биология внутренних вод. 2008. № 1. С. 99–108.
22. Безносиков В.А., Лодыгин Е.Д., Кондратенко Б.М. Оценка фоновое содержания тяжелых металлов в почвах Европейского Северо-Востока России // Почвоведение. 2007. № 9. С. 1064–1070.

Поступила в редакцию 26.05.2012 г.

Viktoriya V. Masur

Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russia

# CHEMICAL AND ECOLOGICAL ESTIMATION OF WATER CURRENTS CONDITION ACCORDING TO THE RESULTS OF THE ANALYSIS OF MICROCELLS CONTENT IN HYDROBIONTS

*The basic anthropogenous pollutants of water environment are metals (Mn, Ni, Cr, Zn, As, Fe, Hg, Cd, Pb, Cu, Al, Mg and their salts), many of which are highly toxic for live organisms even in a rather low concentration. Metals can not be subject to further decomposition and are only redistributed between biotic and abiotic components cooperating with various categories of live organisms and migrating on the general chain of circulation of substances in a reservoir. Since toxic influence of metals begins after their penetration in an organism, one of toxic influence indicators can be a microelement structure of tissues.*

*The research objective was to estimate the content of microcells (Cu, Zn, Mg, Al, Fe, Cd, Pb, Mn) in the fish from the Chovju river, the Pechora river and the Big Shajtanovka river of the Komi Republic for monitoring the state of the environment. The research included the following tasks: 1) to define the content of microcells (Cu, Zn, Mg, Al, Fe, Cd, Pb, Mn) in the minnow of the Chovju river, the Pechora river and the Big Shajtanovka river; 2) to reveal correlation dependences between accumulation of separate microcells in the minnow from the specified water currents; 3) to compare the content of metals in muscles of the fish from the B.Shajtanovka river and the Chovju river; 4) to investigate the content and to define laws of accumulation of microcells in the minnow and the grayling from the Big Shajtanovka river and their intestinal parasites.*

*In the presented work the results of the estimation of the state of the environment in the Republic of Komi by means of defining microcells (Cu, Zn, Mg, Al, Fe, Cd, Pb, Mn) in the fish from the Pechora river, the Chovju river and the B. Shajtanovka river are given. Owing to the conducted experiments, it is established that the most ecologically safe waterway is the B. Shajtanovka rouble, whose fish only contain Cu, Zn and Mg (only Mg being in the muscles). Also it is shown that the greatest concentration of copper and zinc is found in the minnow from the Pechora river, around the village of Jaksha; in the minnow of the Chovju river and the Pechora river (around the mouth of the river of Garevka) cadmium was found whose presence is caused by both natural and anthropogenous factors. Between accumulation of microcells in the fish from the Pechora river around the mouth of the Garevka river and from the site of the waterway around the village of Jakshi there is no obvious correlation dependence ( $k=0,93$ ). The research of the content of microcells in the minnow and the grayling from the Big Shajtanovka river and their parasites has shown that intestinal parasites of fish are concentrators of microcells in the organisms of the grayling and the minnow.*

**Key words:** minnow *Phoxinus phoxinus* (L.); grayling *Thymallus thumallus* (L.); fish parasites; microcells; dependence of the accumulation.

Received May 26, 2012

УДК 550.47

doi: 10.17223/19988591/19/15

**Р.М. Манасыпов<sup>1,2</sup>, С.Н. Кирпотин<sup>1</sup>, О.С. Покровский<sup>3,4</sup>,  
Л.С. Широкова<sup>4</sup>**

<sup>1</sup>Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

<sup>2</sup>Университет Поля Сабатье (г. Тулуза, Франция)

<sup>3</sup>Национальный центр научных исследований Франции (г. Тулуза, Франция)

<sup>4</sup>Институт экологических проблем Севера УрО РАН (г. Архангельск)

Работа выполнена при поддержке CAR-WET-SIB «Biogeochemical cycle of carbon in wetlands of Western Siberia» GDRI (Groupement de recherche international) project, ANR «Arctic Metals», гранта РФФИ 08-04-92495-CNRS\_a, РФФИ моб\_ст 11-05-90726,

ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (ГК № 14.740.11.0935), программы INTERACT (grant agreement No 262693) under the European Community's Seventh Framework Programme.

## **ОСОБЕННОСТИ ЭЛЕМЕНТНОГО СОСТАВА ОЗЕРНЫХ ВОД И МАКРОФИТОВ ТЕРМОКАРСТОВЫХ ЭКОСИСТЕМ СУБАРКТИКИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Рассмотрено современное состояние озерно-болотных экосистем севера Западной Сибири, механизмы их образования и сукцессии. С помощью ICP-MS проанализирован элементный химический состав озерных вод и макрофитов четырех наиболее характерных озерных экосистем субарктики Западной Сибири. В качестве модельного биогеохимического объекта опробования выбран вид *Menyanthes trifoliata* L. Выявлена общая динамика содержания химических элементов в данном растении во всех четырех экосистемах. Показано, что минимальными концентрациями в растениях всех экосистем характеризуются редкоземельные элементы, малоподвижные в пресных водах и биологически недоступные растениям, а также трех- и четырехвалентные гидролизаты. В ходе работы были посчитаны коэффициенты биологического накопления химических элементов в вахте трехлистной относительно воды ( $K_b$ ) для каждой из четырех стадий развития озерных экосистем. Выявлено, что в траве вахты трехлистной сильно накапливаются некоторые тяжелые металлы, такие как Pb, Zn, Sr, Co и другие, источниками которых могут служить как глобальные факторы (атмосферный перенос, водный режим и др.), так и различного рода локальные загрязнения, происходящие в результате антропогенной нагрузки на экосистемы севера Западной Сибири.

**Ключевые слова:** термокарстовые экосистемы субарктики Западной Сибири; элементный состав; озерные воды; *Menyanthes trifoliata* L.; коэффициент биологического накопления.

### **Введение**

С возрастанием антропогенного влияния на природную среду, локального загрязнения в ходе хозяйственной деятельности человека и глобального загрязнения через дальний атмосферный перенос вопрос о накоплении

микроэлементов во всех звеньях водных экосистем приобретает все большее значение [1]. Термокарстовые озера как объекты гидрохимического и биогеохимического исследования слабо изучены для севера Западной Сибири, имеются лишь фрагментарные данные по гидрохимическому составу озерных вод и биогеохимическим процессам, протекающим в термокарстовых озерах [2–5].

Перенос веществ в водной среде является одним из важнейших процессов, обеспечивающих круговорот веществ, стабильность биогеохимических циклов. Особенности ландшафтно-геохимической структуры лесоболотной зоны Западно-Сибирской равнины оказывают большое влияние на состав поверхностных вод, которые очень ярко отражают специфику природной среды этого региона [6].

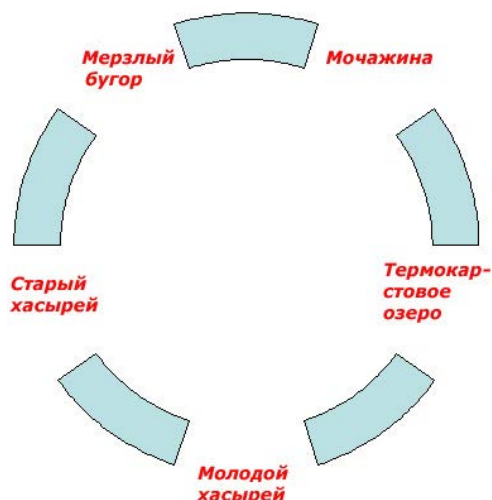


Рис. 1. Схема циклической сукцессии развития плоскобугристых болот (по [7])

Озерно-болотные экосистемы субарктики Западной Сибири являются уникальными природными индикаторами климатических изменений будучи наиболее чувствительными к изменениям климата ввиду их пограничного положения в пределах криолитозоны [7, 8]. До недавнего времени ландшафт мерзлых бугристых болот находился в достаточно стабильном состоянии. Наблюдалась своеобразная «пульсация» поверхности, обусловленная взаимными переходами элементов ландшафта. Общая схема этого процесса может выглядеть следующим образом: просадка участка плоскобугристого болота с образованием мочажины – «эмбрионического» озера, затем озеро начинает расти и, достигнув определенного размера, сбрасывает свои воды в другой водоем, образуется хасырей (спущенное озеро), в хасырее происходит мерзлотное пучение, что приводит к образованию мерзлых бугров – началу цикла развития термокарстовых озера (рис. 1). Этот процесс хорошо

дешифрируется на космических снимках за многолетний цикл наблюдений, их анализ позволяет говорить, что в настоящее время на севере Западной Сибири происходят процессы деградации многолетней мерзлоты и увеличения количества термокарстовых озер [7].

На сегодняшний день районы Западной Сибири с развитием многолетней мерзлоты активно осваиваются и являются предметом всестороннего изучения, что обуславливает актуальность биогеохимических исследований данного региона. Целью данной работы явилось изучение особенностей элементного состава озерных вод и макрофитов термокарстовых экосистем субарктики Западной Сибири в контексте естественной сукцессии ландшафта и современных климатических изменений.

### Материалы и методики исследования

Изученные нами водные объекты представляют собой термокарстовые озера с берегами, сложенными торфяными сфагновыми мхами, донные отложения представлены торфяным детритом. Термокарст развивается за счет вытаивания сингенетических и эпигенетических сегрегационных льдов, растущих и погребенных повторно-жильных и пластовых льдов. В результате образуются озера, западины и другие отрицательные формы рельефа, разделенные обычно плоскобугристыми торфяниками высотой 2–4 м. Наиболее крупные термокарстовые озера, возникающие в торфяниках, имеют размеры до нескольких километров [9]. Вода озер богата гуминовыми веществами, которые придают ей темную окраску. Все термокарстовые озера данного района относят к ультрапресным с преимущественно атмосферным питанием; температура воды в мелкокотловинных озерах мало отличается от температуры воздуха [10].

Диаметр водного зеркала озер определялся на месте с помощью GPS-навигатора. Отбор проб проводился в Надым-Пурском междуречье, в окрестностях п. Пангоды (Ямало-Ненецкий автономный округ) (рис. 2) в 2010 г., было обследовано 4 наиболее характерных озерных экосистемы разных стадий развития (табл. 1).

Пробы озерных вод отбирались на литорали озер в зарослях макрофитов с поверхности (30–35 см) в химически чистые полипропиленовые стаканы объемом 250 мл, затем воду фильтровали на месте или в течение 4 ч после отбора через мембранные фильтры MILLEX Filter Unit (Millipore, США) с диаметром пор 0,45 мкм с использованием стерильных шприцов.

Образец фильтрованной озерной воды делился на два полипропиленовых флакона, предварительно вымытых в чистой комнате, одну пробу подкисляли добавлением 2%  $\text{HNO}_3$  (0,01 мг) (анализ элементного состава), вторую не подкисляли. До проведения анализа пробы хранили в холодильнике.

Неконсервированную пробу делили на следующие виды анализов: определение кремния с молибдатом аммония на автоанализаторе AutoAnalyzer 3 (Bran+Luebbe, Германия); определение содержания органического углерода

да методом полного сжигания растворенного органического углерода при 800°C на платиновом катализаторе с дальнейшим определением  $\text{CO}_2$  методом инфракрасной спектроскопии на приборе TOC-VCSN (SHIMADZU, Япония), предел обнаружения 1–100 мг/л; погрешности 2–3%; определение хлоридов и сульфатов проводилось методом жидкостной хроматографии высокого разрешения в интервале 0,05–10 мг/л на приборе DIONEX ICS-2000 (DIONEX, США).

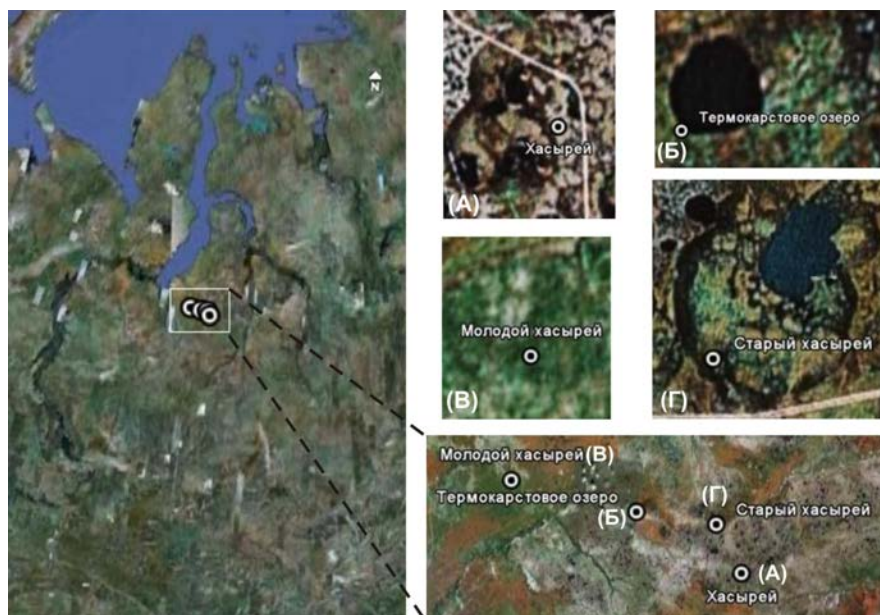


Рис. 2. Карта района исследований (Надым-Пурское междуречье) с четырьмя изученными озерными экосистемами (изображение из «GoogleEarth»)

Таблица 1

**Данные измерений физических и гидрохимических параметров  
опробованных термокарстовых озер**

| Стадия развития      | Координаты                   | pH   | ЭП,<br>мкС/<br>см | РОУ,<br>мг/л | $\text{HCO}_3^-$ ,<br>мг/л | $\text{Cl}^-$ ,<br>мг/л | $\text{SO}_4^{2-}$ ,<br>мг/л |
|----------------------|------------------------------|------|-------------------|--------------|----------------------------|-------------------------|------------------------------|
| Термокарстовое озеро | 65°52'10,5"/<br>074°52'46,4" | 4,43 | 10,90             | 9,34         | 0,00012                    | 0,10                    | 0,42                         |
| Молодой хасырей      | 65°54'09,9"/<br>074°08'57,2" | 4,54 | 12,20             | 16,94        | 0,00014                    | 0,03                    | 0,13                         |
| Хасырей              | 65°45'31,8"/<br>075°30'51,4" | 4,89 | 7,30              | 7,90         | 0,00015                    | 0,03                    | 0,18                         |
| Старый хасырей       | 65°51'51,5"/<br>075°20'19,1" | 5,05 | 11,40             | 17,27        | 0,00014                    | 0,09                    | 0,05                         |

*Примечание.* Анализы выполнены в лаборатории «Геологические науки в окружающей среде» (GET, Тулуза, Франция); ЭП – электропроводность; РОУ – растворенный органический углерод.

Как известно, наиболее активными компонентами круговорота фитомассы и биогенных элементов в болотных сообществах являются зеленые ассимилирующие органы растений – надземная часть, листья, хвоя [11].

В качестве модельного биогеохимического объекта опробования выбран вид *Menyanthes trifoliata* L. – вахта трехлистная (рис. 3), являющийся типично пресноводным (условно пресноводным) олиготрофным гидрогигрофитом, встречающимся во всех флористических провинциях Сибири [12, 13]. Вахта трехлистная наиболее активно по сравнению с другими травянистыми растениями участвует в биогеохимических процессах озерно-болотных экосистем данной территории. При разложении ветоши и корней вахты в течение года теряется до 97% макроэлементов [14].



Рис. 3. Вахта трехлистная в лесотундровой зоне Западной Сибири

После отбора водные растения тщательно промывались водой и помещались в осмотические пакеты фирмы Osmofilm (Франция) для высушивания до воздушно-сухого состояния, избегая различного рода загрязнений.

Подготовку проб к анализу проводили методом кислотного разложения смесью азотной, плавиковой и хлорной кислот в стаканах из фторопласта. Перед разложением высушенные растения растирали в агатовой ступке и доводили до постоянного веса при температуре 105°C в течение 5 ч.

Элементный состав макрофитов и подкисленных проб воды определяли на квадрупольном ICP-MS Agilent 7500 ce (Agilent Technologies, США) с добавлением внутреннего стандарта In + Re. Предел обнаружения 1 нгр/л–1 мг/л в анализируемом растворе; погрешность 0,1 нгр/л.

### Результаты исследования и обсуждение

Термокарстовые озера данной территории характеризуются низкими значениями pH, однако, как видно из табл. 1, этот показатель растет в процессе развития озерных экосистем. Ранее нами было показано [4, 15], что на всех этапах развития термокарстовых озер субарктики Западной Сибири показатель растворенного органического углерода уменьшается, так как доминирующей формой растворенного органического вещества являются аллохтонные фульвокислоты и гуминовые кислоты, поступающие в воду при выщелачивании из торфяной почвы [4].

Нами установлена тенденция увеличения показателя РОУ в конечной стадии развития озер, возможно, это связано со степенью зарастания макрофитами литорали озер и образованием автохтонного органического вещества, вследствие чего происходит увеличение содержания РОУ в озерных водах.

Полученные в результате анализов данные по составу вод термокарстовых озер и макрофитов позволяют говорить о динамике содержания ряда химических элементов (табл. 2).

Изменения содержания химических элементов в водных растениях на примере вахты трехлистной в общем виде представлено на рис. 4.

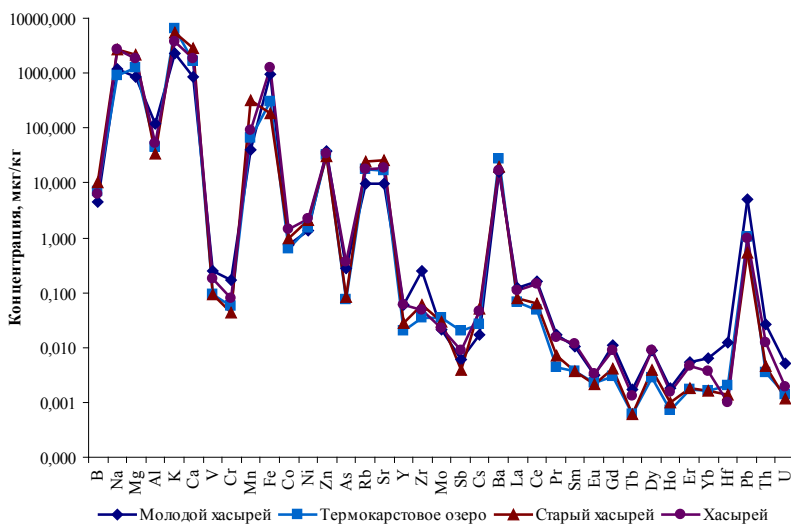


Рис. 4. Содержание химических элементов в траве вахты трехлистной четырех озерных экосистем разных стадий развития

По усредненному содержанию химические элементы в траве вахты трехлистной, произрастающей в экосистемах разных стадий развития, располагаются в следующем порядке:

Для термокарстового озера –  $K > Ca > Mg > Na > Fe > Mn > Al > Zn > Ba > Rb > Sr > B > Ni > Pb > Co > V > As > La > Cr > Ce > Mo > Zr > Cs > Y > Th > Dy > Yb > Hf > U$ .

Т а б л и ц а 2  
Элементный состав озерных вод и вахты трехлистной в четырех озерно-болотных экосистемах севера Западной Сибири

| Хим. элементы | Озерные воды, мкг/л |                      |                |         | Кларк речной воды [16], мкг/л | Вахта трехлистная, мкг/кг сухой массы |                      |                |          |
|---------------|---------------------|----------------------|----------------|---------|-------------------------------|---------------------------------------|----------------------|----------------|----------|
|               | Молодой хасырей     | Термокарстовое озеро | Старый хасырей | Хасырей |                               | Молодой хасырей                       | Термокарстовое озеро | Старый хасырей | Хасырей  |
| 1             | 2                   | 3                    | 4              | 5       | 6                             | 7                                     | 8                    | 9              | 10       |
| B             | 1,600               | 2,200                | 2,900          | 2,000   | 20,000                        | 4,400                                 | 7,000                | 10,100         | 6,300    |
| Na            | 204,400             | 269,000              | 246,300        | 186,300 | 5000,000                      | 1217,000                              | 893,200              | 2694,000       | 2712,000 |
| Mg            | 283,600             | 196,300              | 509,300        | 322,000 | 2900,000                      | 852,200                               | 1286,000             | 2147,000       | 1854,000 |
| Al            | 166,600             | 90,200               | 100,500        | 47,000  | 160,000                       | 119,200                               | 45,400               | 33,800         | 51,700   |
| K             | 11,500              | 63,900               | 119,300        | 28,900  | 2000,000                      | 2289,000                              | 6558,000             | 5407,000       | 3842,000 |
| Ca            | 489,600             | 423,600              | 687,900        | 420,700 | 12000,000                     | 851,100                               | 1651,000             | 2905,000       | 1868,000 |
| V             | 0,200               | 0,450                | 0,150          | 0,160   | 1,000                         | 0,260                                 | 0,095                | 0,090          | 0,180    |
| Cr            | 2,800               | 4,040                | 3,600          | 4,100   | 1,000                         | 0,170                                 | 0,055                | 0,044          | 0,080    |
| Mn            | 17,200              | 14,700               | 31,600         | 6,200   | 10,000                        | 41,100                                | 66,200               | 315,400        | 91,700   |
| Fe            | 742,100             | 136,300              | 200,600        | 151,700 | 40,000                        | 954,800                               | 304,000              | 185,500        | 1278     |
| Co            | 0,690               | 0,380                | 0,490          | 0,160   | 0,300                         | 0,740                                 | 0,620                | 0,960          | 1,400    |
| Ni            | 2,500               | 2,800                | 3,100          | 2,800   | 2,500                         | 1,400                                 | 1,500                | 2,100          | 2,200    |
| Zn            | 20,500              | 9,400                | 9,700          | 7,200   | 20,000                        | 37,100                                | 32,900               | 30,000         | 34,000   |
| As            | 0,870               | 0,410                | 0,530          | 0,480   | 2,000                         | 0,270                                 | 0,073                | 0,083          | 0,360    |
| Rb            | 0,055               | 0,200                | 0,280          | 0,096   | 2,000                         | 9,600                                 | 17,900               | 24,400         | 17,400   |
| Sr            | 4,900               | 4,200                | 4,700          | 3,400   | 50,000                        | 9,900                                 | 17,100               | 25,400         | 18,200   |
| Y             | 0,094               | 0,046                | 0,140          | 0,039   | 0,700                         | 0,058                                 | 0,020                | 0,028          | 0,060    |
| Zr            | 0,300               | 0,130                | 0,260          | 0,110   | 2,600                         | 0,260                                 | 0,035                | 0,060          | 0,048    |

Окончание табл. 2

| 1  | 2     | 3     | 4     | 5     | 6      | 7      | 8      | 9      | 10     |
|----|-------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Mo | 0,057 | 0,097 | 0,061 | 0,065 | 1,000  | 0,021  | 0,036  | 0,030  | 0,022  |
| Sb | 0,048 | 0,056 | 0,044 | 0,041 | 1,000  | 0,006  | 0,020  | 0,004  | 0,009  |
| Cs | 0,012 | 0,019 | 0,012 | 0,011 | 0,030  | 0,017  | 0,026  | 0,050  | 0,046  |
| Ba | 5,800 | 4,300 | 2,500 | 1,700 | 30,000 | 15,800 | 26,800 | 19,200 | 16,900 |
| La | 0,065 | 0,037 | 0,110 | 0,029 | 0,050  | 0,120  | 0,067  | 0,077  | 0,110  |
| Ce | 0,190 | 0,092 | 0,300 | 0,074 | 0,080  | 0,160  | 0,049  | 0,063  | 0,140  |
| Pr | 0,024 | 0,011 | 0,037 | 0,011 | 0,007  | 0,017  | 0,004  | 0,007  | 0,015  |
| Sm | 0,022 | 0,015 | 0,032 | 0,011 | 0,008  | 0,010  | 0,004  | 0,004  | 0,011  |
| Eu | 0,013 | 0,011 | 0,013 | 0,007 | 0,001  | 0,003  | 0,002  | 0,002  | 0,003  |
| Gd | 0,029 | 0,018 | 0,041 | 0,016 | 0,008  | 0,011  | 0,003  | 0,004  | 0,009  |
| Tb | 0,003 | 0,004 | 0,004 | 0,001 | 0,001  | 0,002  | 0,001  | 0,001  | 0,001  |
| Dy | 0,018 | 0,011 | 0,025 | 0,008 | 0,005  | 0,009  | 0,003  | 0,004  | 0,009  |
| Ho | 0,005 | 0,005 | 0,006 | 0,003 | 0,001  | 0,002  | 0,001  | 0,001  | 0,002  |
| Er | 0,012 | 0,014 | 0,017 | 0,006 | 0,004  | 0,006  | 0,002  | 0,002  | 0,005  |
| Yb | 0,012 | 0,008 | 0,016 | 0,006 | 0,004  | 0,007  | 0,002  | 0,002  | 0,004  |
| Hf | 0,032 | 0,026 | 0,030 | 0,025 | —      | 0,012  | 0,002  | 0,001  | 0,001  |
| Pb | 0,170 | 0,076 | 0,059 | 0,063 | 1,000  | 5,100  | 1,000  | 0,540  | 0,980  |
| Th | 0,024 | 0,009 | 0,021 | 0,007 | 0,100  | 0,027  | 0,004  | 0,005  | 0,012  |
| U  | 0,004 | 0,004 | 0,005 | 0,004 | 0,500  | 0,005  | 0,001  | 0,001  | 0,002  |

*Примечание.* Элементный состав проб определяли на квадрупольном ICP-MS Agilent 7500 се (Agilent Technologies, США) с добавлением внутреннего стандарта In + Re. Анализы выполнены в лаборатории «Геологические науки в окружающей среде» (GET, Тулуза, Франция); «—» — отсутствие данных.

Для молодого хасырея –  $K > Na > Fe > Mg > Ca > Al > Mn > Zn > Ba > Sr > Rb > Pb > B > Ni > Co > As > V > Zr > Cr > Ce > La > Y > Th > Mo > Cs > Hf > Dy > Yb > U$ .

Для хасырея –  $K > Na > Ca > Mg > Fe > Mn > Al > Zn > Sr > Rb > Ba > B > Ni > Co > Pb > As > V > Ce > La > Cr > Y > Zr > Cs > Mo > Th > Dy > Yb > U > Hf$ .

Для старого хасырея –  $K > Ca > Na > Mg > Mn > Fe > Al > Zn > Sr > Rb > Ba > B > Ni > Co > Pb > V > As > La > Ce > Zr > Cs > Cr > Mo > Y > Th > Sb > Dy > Yb > Hf > U$ .

Из рис. 4 видно, что общая динамика содержания химических элементов в вахте трехлистной во всех четырех экосистемах одинакова. Однако имеются некоторые различия. Так, в вахте, произрастающей на литорали термокарстового озера, наиболее, по сравнению с другими экосистемами, содержатся элементы K, Sb, Pb и Ba. Вахта, произрастающая в старом хасырее, наиболее богата такими макроэлементами, как Mg, Ca, Mn, Co, Rb, Sr и Cs. Минимальными концентрациями в растениях всех экосистем характеризуются *редкоземельные элементы, малоподвижные в пресных водах и биологически недоступные растениям, а также трех- и четырехвалентные гидролизаты*.

В ходе работы были посчитаны коэффициенты биологического накопления химических элементов в вахте трехлистной относительно воды (Кб) для каждой из четырех стадий развития озерных экосистем (рис. 5).

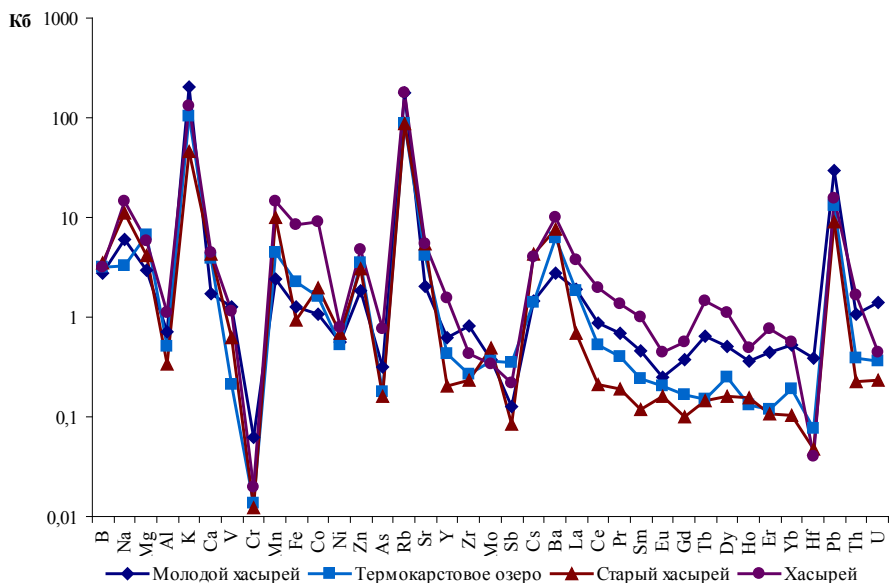


Рис. 5. Значения коэффициента биологического накопления химических элементов в вахте трехлистной относительно воды термокарстовых озер четырех озерных экосистем разных стадий развития

По величине Кб можно составить ряды химических элементов для вахты трехлистной, произрастающей в четырех озерных экосистемах:

*Озеро:*  $K > Rb > Pb > Mg > Ba > Mn > Sr > Ca > Zn > Na > B > Fe > La > Co > Cs > Ce > Ni > Al > Y > Th > Mo > U > Zr > Dy > V > Yb > As > Hf > Cr$ .

*Молодой хасырей:*  $K > Rb > Pb > Na > Mg > B > Ba > Mn > Sr > La > Zn > Ca > Cs > U > Fe > V > Th > Co > Ce > Zr > Al > Y > Ni > Yb > Dy > Hf > Mo > As > Cr$ .

*Хасырей:*  $Rb > K > Pb > Mn > Na > Ba > Co > Fe > Mg > Sr > Zn > Ca > Cs > La > B > Ce > Th > Y > V > Dy > Al > Ni > As > Yb > U > Zr > Mo > Hf > Cr$ .

*Старый хасырей:*  $Rb > K > Na > Mn > Pb > Ba > Sr > Cs > Ca > Mg > B > Zn > Co > Fe > La > Ni > V > Mo > Al > U > Zr > Th > Ce > Y > As > Dy > Yb > Hf > Cr$ .

Высокими значениями Кб для вахты, произрастающей во всех изученных экосистемах, характеризуются макроэлементы, необходимые растениям в процессе жизнедеятельности (K, Mg, Na), значения Кб для которых меняются в зависимости от стадии развития. Так, в ходе развития озерных экосистем уменьшается значение Кб для Mg, но увеличивается роль Na.

Активно накапливаются вахтой трехлистной такие микроэлементы, как Rb, Sr, Ba, Pb, что, вероятно, говорит о специфичности их накопления, а также о возможном загрязнении водоемов. Активное накопление рубидия, наравне с калием, объясняется их физиологической схожестью, так как рубидий может отчасти замещать позиции калия в соединениях, хотя высокие его концентрации довольно токсичны для растений [17].

Mn активно накапливается в растениях, произрастающих в экосистемах конечных стадий развития (хасырей и старый хасырей), что может быть связано с изменениями гидрологического режима местообитаний. Также ранее многими исследователями отмечалось [18, 19], что Mn обладает высокой биогеохимической активностью в тундровых и таежных ландшафтах. Дополнительными факторами повышенной концентрации Mn в макрофитах конечных стадий могут являться повышенный pH воды и более интенсивное протекание фотосинтеза, приводящее к окислению  $Mn^{2+}$  до  $Mn^{4+}$  на поверхности клеток.

Данные по ряду элементов (высокое содержание Mn, Pb и низкое содержание Cr), полученные нами в ходе исследований, согласуются с ранее опубликованными работами [19, 20]. Также высокие содержания Mn, Fe и Pb отмечены для торфа верховых болот севера Западной Сибири [20] и для кустистых лишайников данной территории [21, 22].

## Выводы

1. Термокарстовые озера субарктики Западной Сибири представляют собой мелкокотловинные озера с темным цветом воды, торфяным дном. Они являются стадиями перехода элементов ландшафта от плоскобугристого болота до хасырея (спущенное озеро), в котором впоследствии происходят

промерзание грунта и мерзлотное пучение с возобновлением плоскобугристого болота.

2. Во всех исследованных озерных водах складывается благоприятная обстановка для накопления ряда химических элементов (Fe, Cr, Mn, Co, Ni, редкоземельные элементы) до уровня, существенно превышающего кларк речной воды [16].

3. Общая динамика содержания химических элементов в вахте трехлистной во всех четырех экосистемах одинакова, но имеются некоторые различия. Так, в вахте, произрастающей на литорали термокарстового озера, по сравнению с другими экосистемами, наиболее накапливаются элементы K, Sb, Pb и Ba. Вахта, произрастающая в старом хасырее, наиболее богата такими макроэлементами, как Mg, Ca, Co, Rb, Sr, Cs, Mn.

4. Наибольшим коэффициентом накопления характеризуются макроэлементы, а также микроэлементы Rb, Mn и др., что объясняется спецификой биогеохимической обстановки данной территории. В вахте трехлистной в больших количествах накапливаются некоторые тяжелые металлы (Pb, Zn, Sr, Co и др.), источниками которых могут служить как глобальные факторы (атмосферный перенос, водный режим и др.), так и различного рода локальные загрязнения (нефтяные «качалки», «лисьи хвосты» сжигаемого газа и др.) [23].

### Литература

1. Куликова Н.Н., Парадина Л.Ф., Сутурин А.Н. и др. Микроэлементный состав круглогодично вегетирующих макроводорослей каменистой литорали оз. Байкал (Россия) // Альгология. 2008. Т. 18, № 3. С. 244–255.
2. Леонова Г.А. Биогеохимическая индикация загрязнения водных экосистем тяжелыми металлами // Водные ресурсы. 2004. Т. 31, № 2. С. 215–222.
3. Леонова Г.А., Аношин Г.Н., Бычинский В.А. Биогеохимические проблемы антропогенной химической трансформации водных экосистем // Геохимия. 2005. № 2. С. 182–196.
4. Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N. et al. Effect of permafrost thawing on organic carbon and trace element colloidal speciation in the thermokarst lakes of western Siberia // Biogeosciences. 2011. № 8. P. 565–583.
5. Audry S., Pokrovsky O.S., Shirokova L.S. et al. Organic matter mineralization and trace element post-depositional redistribution in Western Siberia thermokarst lake sediments // Biogeosciences Discuss. 2011. № 8. P. 8845–8894. doi:10.5194/bgd-8-8845-2011.
6. Московченко Д.В. Геохимия ландшафтов севера Западно-Сибирской равнины: структурно-функциональная организация вещества геосистем и проблемы экодиагностики : автореф. дис. ... д-ра. геогр. наук. СПб., 2010. 33 с.
7. Кирпотин С.Н., Полищук Ю.М., Брыксина Н.А. Динамика площадей термокарстовых озер в сплошной и прерывистой криолитозонах Западной Сибири в условиях глобального потепления // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 133. С. 185–189.
8. Кравцова В.И., Быстрова А.Г. Изменение размеров термокарстовых озер в различных районах России за последние 30 лет // Криосфера земли. 2009. Т. XIII, № 2. С. 16–26.
9. Козлов С.А. Оценка устойчивости геологической среды на морских месторождениях углеводородов в Арктике // Нефтегазовое дело. 2005. № 2. С. 15–24.

10. Орехов П.Т. Аквальные природные комплексы северной тайги Западной Сибири // Криосфера Земли. 2010. Т. XIV, № 2. С. 23–28.
11. Бахнов В.К. Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса. Новосибирск : Наука, 1986. 192 с.
12. Свириденко Б.Ф., Мамотнов Ю.С., Свириденко Т.В. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины. Омск : Амфора, 2011. 231 с.
13. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / сост. Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова, К.С. Байков и др. Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
14. Паршина Е.К. Деструкция растительного вещества в болотных экосистемах таежной и лесотундровой зон Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2009. 24 с.
15. Shirokova L.S., Pokrovsky O.S., Kirpotin S.N., Dupre B. Heterotrophic bacterio-plankton in thawed lakes of the northern part of Western Siberia controls the CO<sub>2</sub> flux to the atmosphere // International Journal of Environmental Studies. 2009. № 66. P. 433–445.
16. Справочник по геохимическим поискам полезных ископаемых / под ред. А.П. Соловова. М. : Недра, 1990. 335 с.
17. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях : пер. с англ. М. : Мир, 1989. 439 с.
18. Глазовская М.А. Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР. М. : Высш. шк., 1988. 328 с.
19. Московченко Д.В., Моисеева И.Н., Хозяинова Н.В. Элементный состав растений Уренгойских тундр // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2012. № 12. С. 130–136.
20. Московченко Д.В. Биогеохимические особенности верховых болот Западной Сибири // География и природные ресурсы. 2006. № 1. С. 63–70.
21. Московченко Д.В., Валеева Э.И. Содержание тяжелых металлов в лишайниковом покрове на севере Западной Сибири // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2011. № 11. С. 162–172.
22. Страховенко В.Д., Щербов Б.Л., Хожина Е.Н. Распределение радионуклидов и микроэлементов в лишайниковом покрове различных регионов Западной Сибири // Геология и геофизика. 2005. Т. 46, № 2. С. 206–216.
23. Леонова Г.А., Аношин Г.Н., Андросова Н.В. и др. Экологическая экспертиза состояния озер Ямало-Ненецкого автономного округа методом биогеохимической индикации // Экология Сибири, Дальнего Востока и Арктики : тез. докл. междунар. конф. Томск, 2001. С. 153.

Поступила в редакцию 18.04.2012 г.

Rinat M. Manasypov<sup>1,2</sup>, Sergey N. Kirpotin<sup>1</sup>, Oleg S. Pokrovsky<sup>3,4</sup>,  
Liudmila S. Shirokova<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

<sup>2</sup>Université de Toulouse, UPS, Toulouse, France

<sup>3</sup>Géoscience Environnement Toulouse, Université de  
Toulouse, CNRS-IRD-OMP, Toulouse, France

<sup>4</sup>Institute of Ecological Problems of the North, Russian  
Academy of Science, Arkhangelsk, Russia

### FEATURES OF THE ELEMENTAL COMPOSITION OF LAKE WATERS AND MACROPHYTES IN THERMOKARST SUBARCTIC ECOSYSTEMS OF WEST SIBERIA

With increasing anthropogenic impact on the environment, including local contamination as a result of human activities as well as global pollution through long-range atmospheric transport, the question of accumulation trace elements on all levels of aquatic ecosystems is becoming increasingly important. Thermokarst lakes of the northern regions of Western Siberia as objects of hydrochemical and biogeochemical researches remained, up to present time, insufficiently studied: there are only fragmentary data on the hydrochemical composition of lake water and the biogeochemical processes occurring in the thermokarst lakes. In this work, we studied thermokarst lakes with coasts composed of peat sphagnum moss, peat sediments and detritus. As a biological model we selected the plant macrophyte *Menyanthes trifoliata* L. The general dynamics of chemical elements concentrations in *Menyanthes trifoliata* L. in all four ecosystems are very similar. However, there are some differences, in plants growing in the intertidal zone of thermokarst lakes most in comparison with other ecosystems, with respect to concentrations of K, Sb, Pb and Ba. Plants growing in the old khasyrei are mostly enriched by major elements such as Mg and Ca and trace elements Mn, Co, Rb, Sr, Cs. Minimal concentrations in plants of all ecosystems are typical for rare earth elements, immobile in fresh waters and biologically unavailable for plants, as well as for three- and tetravalent hydrolysates. In the course of work were calculated the coefficients of biological accumulation of chemical elements in *Menyanthes trifoliata* L. relative to water (Kb) for all the four stages of lake ecosystems development. High values of Kb are exhibited by macronutrients which are necessary for plants' life cycle (K, Mg, Na); these values vary dependent on the stage of lake development. In particular with the lake maturation we observe the decrease of Kb value for Mg, but also the increases the Kb of Na. The elements actively accumulating in *Menyanthes trifoliata* L. are Rb, Sr, Ba, Pb, which may be partially linked to possible contamination of the water reservoir (Pb). Data on the number of other elements obtained in the course of the work are in agreement to previously published works by other authors (i.e., high content of Mn, Pb, and low content of Cr). Another heavy metals strongly accumulating in grass *Menyanthes trifoliata* L. are Pb, Zn, Sr, Co, which may indicate various sources of long-range atmospheric pollution or local leaching from thawing peat.

**Key words:** Thermokarst subarctic ecosystems of Western Siberia; elemental composition; lake water; *Menyanthes trifoliata* L.; coefficient of biological accumulation.

Received April 18, 2012

УДК 579.68

doi: 10.17223/19988591/19/16

**О.С. Покровский<sup>1,2</sup>, Л.С. Широкова<sup>2</sup>, С.Н. Кирпотин<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Национальный центр научных исследований Франции (г. Тулуза, Франция)*

<sup>2</sup> *Институт экологических проблем Севера УроРАН (г. Архангельск)*

<sup>3</sup> *Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)*

## **МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ ЦИКЛ УГЛЕРОДА В ТЕРМОКАРСТОВЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Работа выполнена в рамках ФЦП (ГК № 14.740.11.0935, шифр 2011-1.5-505-008) и при финансовой поддержке РФФИ-Франция (грант 08-05-92496-НЦНИЛ\_а).

*Представлены результаты совместных российско-французских исследований, проводящихся с 2008 г. в различных регионах Западной Сибири, в ходе которых были выявлены концептуально новые закономерности биогеохимических процессов трансформации углекислоты в системе тундровых болот и озер, позволяющие более детально прогнозировать развитие арктического региона. Выяснилось, что трансформация органического углерода почв (торфа) в углекислоту наиболее эффективно происходит в водной среде. В этой связи основными факторами выделения  $\text{CO}_2$  в атмосферу выступают так называемые термокарстовые озера, формирующиеся в ходе природных процессов таяния мерзлых болот. Учитывая высокое покрытие площади субарктической зоны Западной Сибири термокарстовыми озерами (до 80%), поток  $\text{CO}_2$  в атмосферу с поверхности этих озер почти на порядок превышает общий транспорт растворенного органического углерода всеми Сибирскими реками в Северный Ледовитый океан. Неожиданным результатом явилось установление доминирующей роли в выделении  $\text{CO}_2$  и метана в атмосферу очень малых озер и термокарстовых просянок площадью менее  $100 \text{ м}^2$  ( $< 0,01 \text{ га}$ ). Эти объекты, практически не идентифицируемые из космоса и незадокументированные на картах, вносят огромный вклад в общее покрытие территории водой и общую эвaziю парниковых газов с поверхности суши.*

**Ключевые слова:** термокарстовые озера; биогеохимический цикл углерода; таяние вечной мерзлоты; эмиссия; микробиологическая деструкция органического вещества.

### **Введение**

Известно, что экосистемы Арктики, являясь наиболее подверженными влиянию глобальных (потепление климата) и локальных (загрязнение) факторов окружающей среды, в свою очередь, во многом определяют климат всей планеты, прежде всего через их воздействие на биогеохимический цикл углерода и, соответственно, уровень концентрации углекислоты – мощнейшего парникового газа – в атмосфере. Повышение температуры многолетней

мерзлоты, сопровождаемое размораживанием и высвобождением захороненного органического углерода, является одним из важнейших элементов сценария глобального изменения климата [1]. Хотя самые холодные зоны распространения мерзлоты нагреваются быстрее всего, основные изменения будут происходить, скорее всего, в области прерывистой и островной мерзлоты, где средние годовые температуры выше  $-2^{\circ}\text{C}$  [2]. По сравнению со значительными усилиями исследований, посвященных характеристике биогеохимии континентальных водных систем в зоне сплошной мерзлоты [3–5], детальные исследования в области прерывистой и островной мерзлоты, особенно в России, практически отсутствуют.

Этот недостаток информации не позволяет предсказывать потоки обмена углекислоты между сушей и атмосферой, а также моделировать эволюцию химического состава поверхностных вод и потоков углерода и сопряженных элементов в сценарии изменения климата. В этой связи Западная Сибирь представляет особый интерес, так как данный регион содержит зоны распространения как сплошной, так и прерывистой мерзлоты, развитой на достаточно гомогенном литологическом субстрате, перекрытом массивными залежами торфа и расположенной в относительно незатронутой хозяйственной деятельностью человека и доступной территории.

Многочисленные наблюдения за таянием мерзлоты в субарктической Аляске [6], Канаде [7–8] и Швеции [9] подтверждают общий тренд увлажнения экосистем по мере исчезновения мерзлоты. Аналогично происходящие процессы таяния мерзлоты в Западной Сибири, скорее всего, приводят к увеличению поверхности открытой воды так называемых термокарстовых озер. Это, в свою очередь, способствует мобилизации органического углерода (ОУ) из почв в реки и далее в океан, изменяя потоки метана и углекислоты в атмосферу [10–12]. Годовые потоки эмиссии  $\text{CO}_2$  с термокарстовых озер Западной Сибири ( $45 \pm 27$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [13];  $8,9 \pm 4,5$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [14]) близки к таковым в термокарстовых озерах и реках северо-востока Европейской России ( $5\text{--}9$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [15]), обладая такими же порядками величин, как аэробное дыхание в водной толще арктических и умеренных озер ( $0,6\text{--}10$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [16]), озер Аляски ( $12$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [17]) и термокарстовых болот ( $16$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [18]). В то же время эти величины существенно выше, чем потоки эмиссии  $\text{CO}_2$  в атмосферу из канадских торфяников ( $0,73$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [8];  $0,4\text{--}1,4$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [19]) и малых бореальных немерзлотных озер ( $3,5$  моль  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [20]). Особое значение термокарстовых озер в балансе углерода в высоких широтах состоит в том, что типичная эмиссия  $\text{CO}_2$  с поверхности озера в атмосферу ( $110 \pm 50$  г  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [14; 21–23]) сравнима с типичными величинами поглощения углерода в торфяниках (например,  $106\text{--}110$  г  $\text{C}/\text{м}^2/\text{год}$  [15]). Близость величин потерь углерода с эмиссией с поверхности термокарстовых озер Западной Сибири в атмосферу ( $24\text{--}66$  г  $\text{C}/\text{м}^2$ ) в течение бесснежного периода ( $\sim 120$  дней) и чистого захвата углерода в торфяниках Сибири ( $43\text{--}64$  г  $\text{C}/\text{м}^2$  [24–25]) уже была

отмечена [13]. Тем не менее годовая эмиссия  $\text{CO}_2$  с поверхности озер должна неизбежно перевешивать захват углекислоты почвой и растительностью, учитывая: а) высокие эпизодические эмиссии в течение весеннего снеготаяния [26–27]; б) продолжающееся гетеротрофное потребление органического вещества в озерах подо льдом, когда вся почва находится в замерзшем состоянии. Принимая во внимание высокую долю недавно образованных озер в Западной Сибири (до 48% от площади поверхности водосборов [3, 28–29] и до 60–80% в бассейнах рек Пур, Таз и Надым [30]), не остается сомнений, что термокарстовые озера Западной Сибири, скорее всего, действуют как очень важный и достаточно слабооцененный на сегодняшний день источник углекислоты в атмосфере.

В зоне сплошной мерзлоты таяние мерзлоты способствует мобилизации органического углерода почв в водные резервуары, где биodeградация органического вещества образует постоянный поток углекислоты в атмосферу. В то же время биогеохимическая эволюция водных экосистем, находящихся в зоне прерывистой и островной мерзлоты, все еще остается плохо изученной. Центральная часть Западной Сибири дает уникальную возможность исследования этой переходной зоны благодаря достаточно гомогенным физико-географическим и ландшафтным условиям (торфяная почва, осадочные подстилающие породы, типичная растительность тундры и тайги). Другой важный фактор, делающий эту область крайне привлекательной для комплексных биогеохимических натурных наблюдений, – это наличие, благодаря развитой инфраструктуре дорожной сети, относительно легкого наземного доступа к озерам, расположенным на водоразделах рек. Такая возможность отсутствует в других районах вечной мерзлоты Сибири и Аляски, где работы проводятся либо по долинам рек, либо в их устьевой дельтовой части (р. Лена, Колыма и Макензи).

По сравнению с большим количеством работ, посвященных биогеохимии  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$  в почвах и водах мерзлотной зоны, относительно мало данных о микроэлементах, где представлены немногочисленные измерения макрокомпонентов и некоторых металлов (Fe, Al, Mn) в озерах северо-западных территорий Канады [31–35], Канадского арктического архипелага [36–39], Арктической Аляски [40]; Центральной Якутии [41–42] и Северной Евразии [43–44].

Недавно нами была описана эволюция концентрации и форм нахождения коллоидных микроэлементов в водной толще и осадках сукцессии термокарстовых озер северной части Западной Сибири в зоне сплошного распространения мерзлоты (район Нового Уренгоя) [45–46]. Основные изменения в биогеохимии микроэлементов были связаны с гетеротрофным дыханием бактериопланктона, который использовал аллохтонное (почвенное), растворенное и коллоидное ОВ. Тем не менее для того, чтобы экстраполировать полученные результаты в области других бореальных зон, менее подверженных мерзлотным процессам, и в различных типах ландшафтов – лес, болото

и тундра, – необходимы дальнейшие исследования, проводимые в рамках настоящих проектов.

В Западной Сибири, так же как и в других регионах, подверженных действию многолетней мерзлоты, наблюдается систематическая эволюция деградации плоскобугристых болот (пальзы) начиная с малых депрессий и просядок, которые трансформируются в небольшие озера и, в итоге, в хасыреи, после чего начинается новый цикл [47–49]. В ходе этой эволюции ландшафта наибольшие изменения в химическом и микробиологическом составе воды происходят на первых, начальных этапах протаивания, в малых термокарстовых озерах площадью 0,01–0,1 га [45], которые не учитываются в глобальной базе данных озер (свыше 0,1 га) [46]. Необходимо учесть, что эти малые водные тела вносят огромный вклад в общий гидрологический баланс пресной воды [53], а также в запасы и резервуары РОУ и металлов, равно как и в потоки углекислоты и метана в атмосферу с водной поверхности.

Ожидается, что, учитывая гораздо более высокие концентрации РОУ в начале таяния мерзлоты, по сравнению со зрелыми экосистемами [14, 45], концентрации и потоки  $\text{CO}_2$  в этих малых водных телах также будут аномально высокими, исходя из: 1) хорошо установленной пропорциональной зависимости между РОУ и  $\text{pCO}_2$  в бореальных озерах [51–52] и 2) установленного возрастания концентрации  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$  с уменьшением площади поверхности озера в немерзлотных обстановках [20]. Таким образом, оценка эволюции концентраций растворенных  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ , РОУ и связанных с ним металлов в зависимости от площади водных объектов составляет вторую задачу настоящей работы.

Наконец, коллоидный статус большинства растворенных микроэлементов является давно известной характеристикой бореальных рек и озер [53–56]. До настоящего времени подавляющее большинство этих исследований в озерах проводилось в немерзлотной умеренной зоне [57–58] или же в реках, дренирующих зоны сплошной мерзлоты [59].

Неизвестно, до какой степени коллоидный статус МЭ сохраняется в термокарстовых озерах и каким образом относительная доля коллоидных комплексов металлов зависит от площади озера, концентрации РОУ и физико-географического контекста (лесные, тундровые или болотные озера). Это является третьей задачей настоящего проекта. В целом, можно ожидать, что получение количественных биогеохимических характеристик ОБ и микроэлементов в различных типах термокарстовых озер представительной территории Западной Сибири в сочетании со спутниковыми наблюдениями позволит перейти к количественному крупномасштабному моделированию резервуаров и потоков химических элементов всей зоны распространения многолетней мерзлоты.

Цель исследований заключалась в установлении и изучении основных микробиологических факторов, контролирующих цикл углерода в термокарстовых озерах Западной Сибири.

### Материалы и методики исследования

Исследуемые водные объекты располагаются в центральной и северной части Западной Сибири (62,5–66°N), районе Нового Уренгоя и Ноябрьска в лесных, лесотундровых и тундровых ландшафтах, развитых на сплошной, прерывистой и островной зонах мерзлоты. Подстилающими породами являются неогеновые пески и глинистые отложения, перекрытые 0,5–2,0 м торфа. Основная часть исследованных просадок и термокарстовых озер имеет мерзлотное происхождение, образуется при таянии мерзлоты и представляет собой различные стадии эволюции плоскобугристых болот (пальзы) от малых термокарстовых просадок и депрессий до зрелых озер и остатков хасыреев [14, 47–49]. Детальное описание отбора проб, фильтрации, диализа и химических анализов приведено в предыдущих работах [45, 60–61]. Ультратонкие методы пробоотбора были использованы в настоящей работе [14]. Образцы воды были отобраны в июле – августе 2008 и 2010 гг. с берегов маленьких просадок и понижений либо с надувной лодки ПВХ и немедленно отфильтрованы через стерильный одноразовый фильтр Minisart® (Sartorius, ацетат целлюлозы) с размером пор 0,45 мкм. Растворенный кислород, pH и Eh измерялись на месте с погрешностью 5%, 0,02 единицы и 2 мВ соответственно с помощью оксиметра с полярографическим зондом (WTW, Германия) и портативного pH-метра с комбинированными pH и Eh электродами (HANNA, Германия). Концентрации растворенного органического углерода (POY),  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ , щелочности, катионов и микроэлементов измерялись стандартными методами, используемыми в лаборатории г. Тулузы [45, 60–61]. Во всех фильтрованных пробах после фиксации бидистиллированной азотной кислотой марки «осч.» (катионы, микроэлементы) или без фиксации (анионы, щелочность, растворенный органический углерод (POY)) проводились измерения концентраций ионов основного солевого состава, DOC и около 40 микроэлементов методами жидкостной хроматографии HPLC Dionex (Agilent, Германия), атомной абсорбции AAS Perkin Elemer 5000 (Perkin Elemer, Германия), каталитического сжигания POY на платиновом катализаторе при 900°C с инфракрасным детектором  $\text{CO}_2$  Shimadzu TOC 6000 (Shimadzu, Япония) и масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой ICP-MS Agilent 8000 (Agilent, Германия) соответственно. Пределы обнаружения для большинства микроэлементов составляли 0,01–0,001 мкг/л, погрешность анализа – от 5 до 10%. Правильность анализов проверяли по международному стандарту SLRS-4, представляющему собой сертифицированную озерную воду (SLRS-4, Канада). Расхождение между измеренными и сертифицированными концентрациями 40 макро-и микрокомпонентов не превышало 20%.

Пробы воды для микробиологических анализов отбирали в стерильные флаконы объемом 250 мл с соблюдением всех асептических правил отбора. Время хранения проб не превышало 2 ч в переносном холодильнике. В по-

севах, инкубируемых при температуре 20°C, проводился учет эвтрофных (ЭБ) и олиготрофных (ОБ) бактерий. Для определения численности бактерий использовали прямой посев на твердые питательные среды глубинным способом. Для определения эвтрофных бактерий использовали мясопептонный питательный агар (Nutrient agar (Fluka-70148)), для олиготрофных бактерий – голодный агар Дифко (Difco Bacto Agar). Озерную воду засеивали на чашки Петри от 0,1 до 1 мл в трех повторностях.

Для измерения концентрации  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$  отбиралось 60 мл воды без пузырьков в пенициллиновые стеклянные флаконы с добавлением 0,2 мл насыщенного раствора  $\text{HgCl}_2$ . Метан и углекислота анализировались в 0,5 мл в 2–3 повторностях с использованием газового хроматографа Agilent. Международные сертифицированные образцы систематически измерялись каждые 5–10 проб; погрешность анализов 5%.

В нескольких типичных озерах, представляющих различные стадии развития термокарста, производились измерения первичной продукции и минерализации органического вещества кислородным методом Винклера с измерением кислорода полярографическим зондом (оксиметр WTW) с погрешностью 10% и пределом обнаружения 0,03 мг С/л/сут.

### Результаты исследования

*Растворенная двуокись углерода и метан.* Все изученные водные объекты, от малых термокарстовых просадок до больших термокарстовых озер, находятся в равновесии с атмосферным кислородом (насыщение  $100 \pm 10\%$ ). Графики зависимости концентрации  $\text{CO}_2$  и метана как функция площади исследованных водных объектов представлены на рис. 1 и 2 соответственно. Концентрации  $\text{CO}_2$  остаются относительно постоянными в озерах (30–70 моль/л), но увеличиваются почти на порядок в малых понижениях и просадках мерзлоты, на самой начальной стадии образования озер. Все изученные водные объекты являются пересыщенными по отношению к атмосферной  $\text{CO}_2$ , характеризуясь концентрациями РОУ выше 5–6 мг/л, эмпирический порог, выше которого озеро является пересыщенным по углекислоте по сравнению с атмосферой [62]. Для зрелых озер с площадью более 100–1000 м<sup>2</sup> не обнаруживается зависимости между  $\text{CO}_2$  и площадью поверхности, в то время как для малых озер и просадок концентрация  $\text{CO}_2$  сильно увеличивается с уменьшением размера водного объекта (рис. 1).

Похожий тренд увеличения концентрации с уменьшением площади озер и просадок наблюдается и для метана (рис. 2) с наиболее высокими концентрациями (0,5–5 ммоль/л), отмеченными в свежих просадках и депрессиях, и гораздо меньшими величинами (от 0,05 до 1 ммоль/л), отмеченными в средних и больших термокарстовых озерах, все же пересыщенных по метану по отношению к атмосфере.

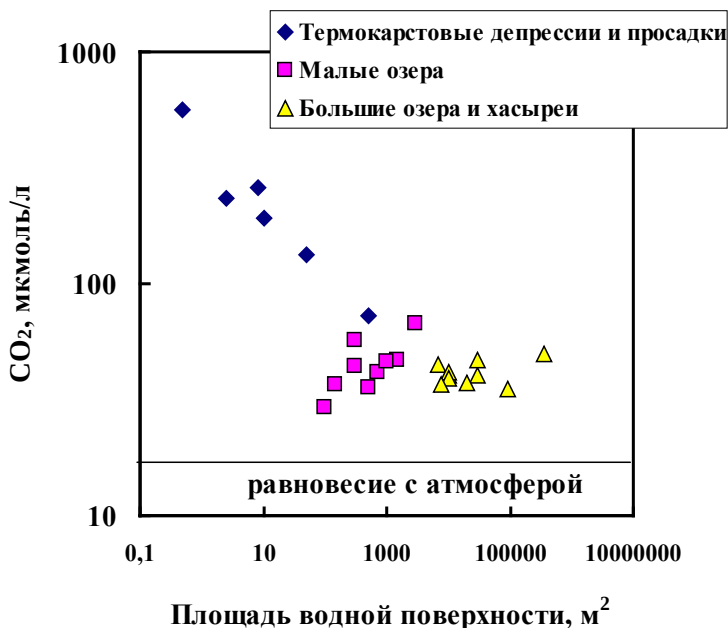


Рис. 1. Корреляционные связи между площадью водной поверхности и концентрациями углекислого газа в водных объектах Западной Сибири

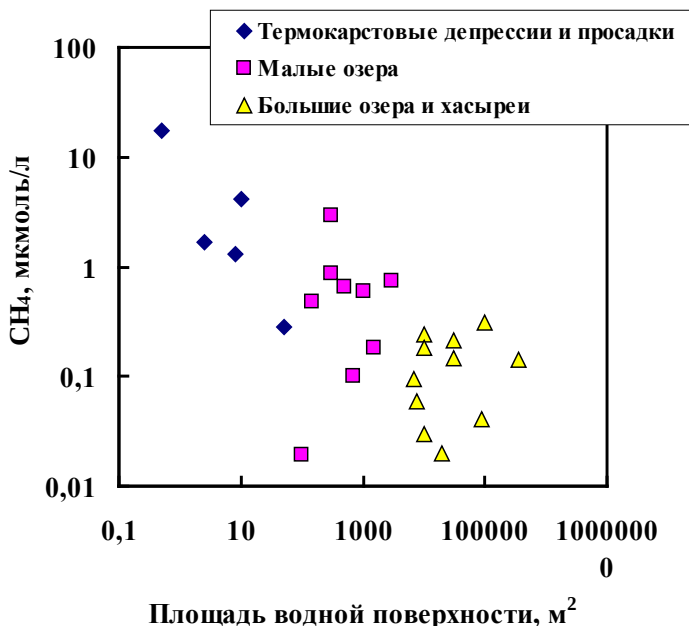


Рис. 2. Зависимость между площадью водной поверхности и концентрациями метана в водных объектах зон сплошной и островной мерзлоты Западной Сибири

*Растворенный органический углерод и макрокомпоненты.* Так, наблюдается эволюция формирования термокарстовых озер от таяния мерзлых бугров на пальзе через малые депрессии до мелководных больших зрелых озер километрового размера. В соответствии с этой схемой происходит систематическое снижение концентрации общего растворенного органического углерода ( $< 0,45 \mu\text{m}$ ) в последовательности развития термокарста как функция площади поверхности исследуемых водных объектов. Это иллюстрируется для зоны сплошной и островной мерзлоты на рис. 3.

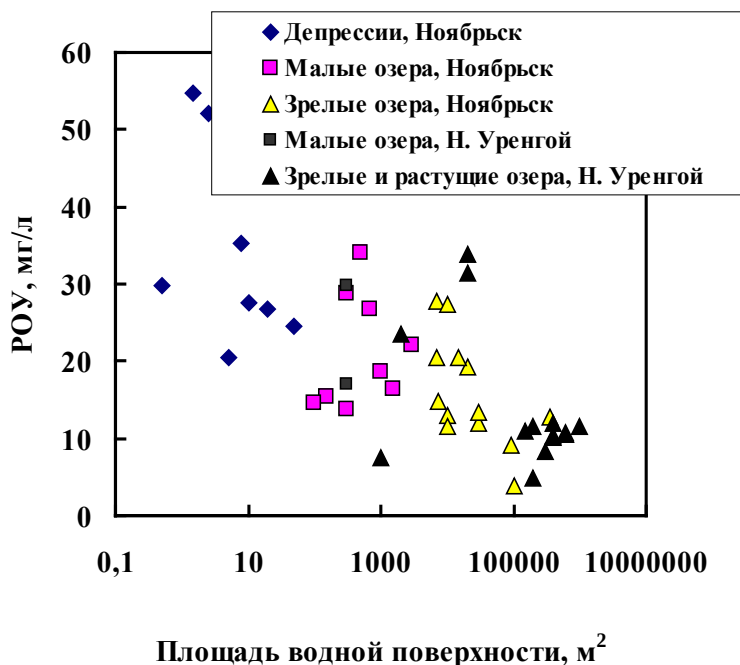


Рис. 3. Зависимость между площадью водной поверхности и концентрациями растворенного органического углерода зон сплошной и островной мерзлоты Западной Сибири

Снижение концентрации РОУ от малых депрессий и просадок до больших термокарстовых озер сопровождается снижением общей солевой нагрузки, или электропроводности, как показано на рис. 4. Наблюдаемые зависимости близки для водных объектов района Нового Уренгоя (зона сплошной мерзлоты) и Ноябрьска (зоны прерывистой и островной мерзлоты).

*Структура и численность бактериального сообщества.* В структуре эколого-трофических групп бактериопланктона отмечена тенденция снижения доли эвтрофной составляющей в процессе развития экосистемы озера с момента образования термокарстовой просадки до формирования зрелой экосистемы озера. Количественные показатели содержания гетеротрофно-

го бактериопланктона в термокарстовых озерах варьировали в пределах 2–6900 КОЕ/мл для эвтрофного и 45–11200 КОЕ/мл – для олиготрофного бактериопланктона. Медианные значения содержания эвтрофного бактериопланктона составили 344 и 765 КОЕ/мл для олиготрофного бактериопланктона соответственно. Необходимо также отметить, что в озерах с глубиной более пяти метров отмечено уменьшение содержания гетеротрофного бактериопланктона с глубиной, с превалированием эвтрофной составляющей. Это, вероятно, обусловлено присутствием и активностью фитопланктонного сообщества, являющегося источником легкоусвояемого органического вещества в растворенной и взвешенной формах, служащего субстратом для гетеротрофных бактерий.

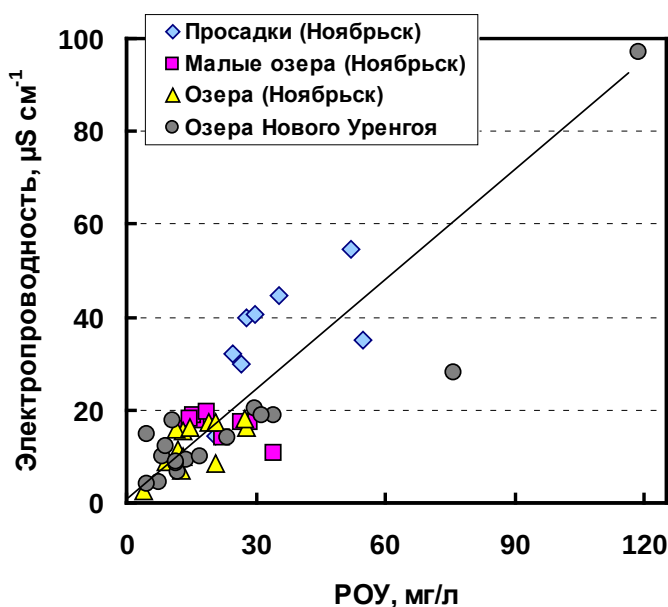


Рис. 4. Зависимость между электропроводностью растворов (общей солевой нагрузки) и концентрацией растворенного органического углерода в термокарстовых депрессиях, малых и больших озерах зон сплошной и островной мерзлоты Западной Сибири

Построена корреляционная зависимость между концентрациями эвтрофного бактериопланктона и растворенным органическим углеродом в различных водных экосистемах Западной Сибири: депрессиях, малых озерах, сформированных озерах, реках района г. Ноябрьска; озерах района города Нового Уренгоя (рис. 5).

Слабая корреляционная связь указывает на то, что растворенный углерод находится в трудноусвояемой форме в «молодых» термокарстовых озерах,

поступающий в водную толщу в основном из донного торфа и при береговой абразии мерзлых торфяников. Однако в целом наблюдается тенденция увеличения концентрации гетеротрофного бактериопланктона с увеличением содержания растворенного органического углерода.

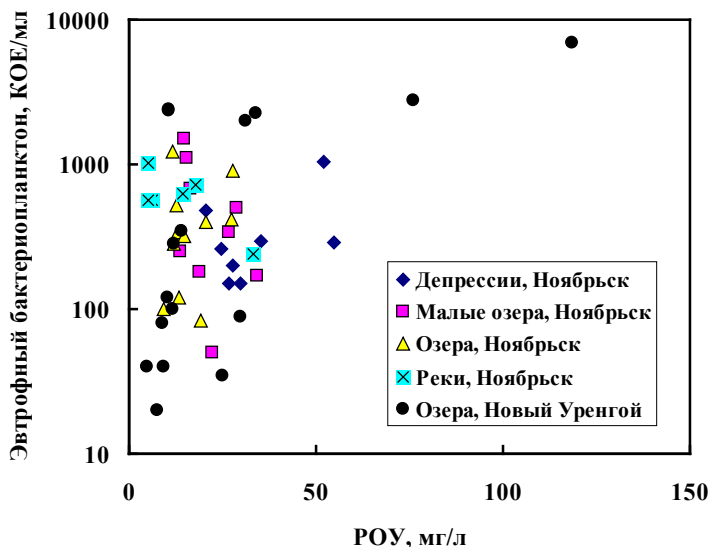


Рис. 5. Зависимость между концентрациями растворенного органического углерода и эвтрофным бактериопланктоном в водных объектах зоны сплошной и островной мерзлоты Западной Сибири

*Процессы минерализации органического вещества.* Интегральные величины аэробной деструкции органического вещества и дыхания бактериопланктоном в районах Нового Уренгоя и Ноябрьска приведены в таблице. Аэробная минерализация ОВ бактериопланктоном варьирует в пределах от 75 до 92% общего потребления кислорода. В зоне прерывистой и островной мерзлоты (район г. Ноябрьска) средняя интенсивность аэробной деструкции ОВ изменяется в пределах от 0,30 до 0,36 мг С/м<sup>3</sup>/сут. Самая высокая скорость минерализации наблюдалась в малом недавно образованном озере, очень богатом РОУ. На рис. 6 представлена зависимость между аэробной деструкцией ОВ и содержанием РОУ в воде озер из двух исследованных районов. Так, отмечается возрастание интенсивности аэробной деструкции ОВ с увеличением концентрации РОУ, хотя коэффициент корреляции ( $r^2 = 0,44$ ) не высок. Скорость деструкции ОВ в термокарстовых озерах значительно ниже таковой в бореальных озерах ледникового происхождения Архангельской области [63].

Важно отметить, что в исследованных водных объектах превалировала деструкция органического вещества, образование первичной продукции не было зафиксировано в пределах обнаружения метода (0,03 мг С/м<sup>3</sup>/сут).

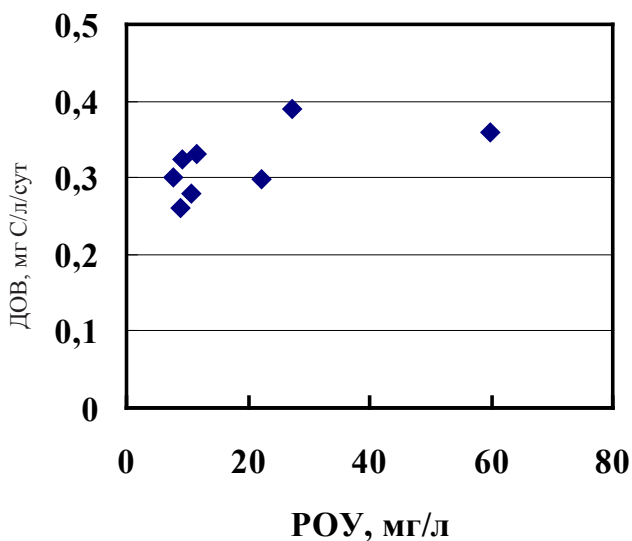


Рис. 6. Зависимость между растворенным органическим углеродом и интенсивностью деструкционных процессов в водных объектах зон сплошной и островной мерзлоты Западной Сибири

**Показатели интенсивности деструкции органического вещества  
в озерах Западной Сибири**

| Озеро                                           | Деструкция органического вещества, мг С/л/сут | Дыхание бактериопланктона, мг С/л/сут | Отношение дыхания бактериопланктона к деструкции ОВ, % | Время удвоения бактериопланктона, ч |
|-------------------------------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------------------------|-------------------------------------|
| Район г. Новый Уренгой                          |                                               |                                       |                                                        |                                     |
| Озеро Широкое                                   | 0,28                                          | Не определялось                       | Не определялось                                        | 36                                  |
| Ямсовой-2 (U-12)                                | 0,33                                          | 0,29                                  | 86,4                                                   | 42                                  |
| Озеро в центре спущенного хасырея (U-13) 0,5 м  | 0,3                                           | 0,29                                  | 95                                                     | 64                                  |
| Озеро в центре спущенного хасырея (U-13) 1,25 м | 0,26                                          | 0,26                                  | 100                                                    | 56                                  |
| Район г. Ноябрьска                              |                                               |                                       |                                                        |                                     |
| Озеро Тяту-Мамонтотай                           | 0,30                                          | 0,22                                  | 75                                                     | Не определялось                     |
| Озеро Чаячье                                    | 0,32                                          | 0,30                                  | 92                                                     | Не определялось                     |
| Озеро Ветряное                                  | 0,39                                          | 0,33                                  | 85                                                     | Не определялось                     |
| Озеро Черное                                    | 0,36                                          | 0,33                                  | 91                                                     | Не определялось                     |

Возможной причиной этого является то, что объектами изучения были в основном несформировавшиеся озерные экосистемы, где фитопланктонные сообщества отсутствовали в силу достаточно низких показателей рН среды, которые варьировали в пределах 3–5. В то же время исследования Н.В. Савченко [64] показали, что современные термокарстовые озера территории тундры и лесотундры имеют неустойчивую экосистему, что сказывается на видовом разнообразии планктонных и бентосных сообществ. Он значительно ниже, чем в глубоководных озерах ледниково-тектонического происхождения и в сравнительно крупных пойменных водоемах. В термокарстовых озерах, как правило, величины первичной продукции значительно превышают скорость деструкции ОВ. В.Г. Дробковой [65] установлено, что для озер характерно уменьшение роли бактерий в процессах деструкции органического вещества при увеличении их биопродуктивности. Однако исследованные нами озера Западной Сибири находятся в стадии развития, формирования сообществ, следовательно, бактериопланктон играет ведущую роль в деструкционных процессах.

### Обсуждение результатов исследования

Концентрации  $\text{CO}_2$  в исследованных озерах района г. Ноябрьска Западной Сибири (30–100 мкмоль/л) сравнимы с величинами, полученными в районах Ханты-Мансийска и Нового Уренгоя (от 22 до 160 мкмоль/л) [13] и многочисленными литературными данными по другим бореальным озерам (25–200 мкмоль/л) [51], включая последние данные по Канадским малым озерам (20–105 мкмоль/л) [66] и Финским торфяным озерам (~160 мкмоль/л, или 810 мкاتم) [67]. Соответственно, концентрации метана в исследованных озерах (0,03–1 мкмоль/л) близки к результатам многочисленных измерений метана в таящих озерах Восточной Сибири [68], озер арктической Аляски [69], Финляндии (0,2–1,8 мкмоль/л) [20] и Швеции (0,1–1,9 мкмоль/л) [70]. Таким образом, практически все исследованные водные объекты существенно пересыщены по отношению к углекислоте атмосферы.

Так, нами отмечено систематическое снижение общей растворенной концентрации углерода ( $<0,45 \mu\text{m}$ ) в ряду: просадки мерзлых бугров – малые депрессии > малые озера > большие и зрелые термокарстовые озера > реки. Такая тенденция находится в согласии с другими данными, полученными в областях прерывистой мерзлоты на Аляске, где термокарстовые депрессии, сформированные в результате таяния мерзлоты, содержали до 37,5 мг/л  $\text{PO}_4$ , что значительно выше по сравнению с реками, дренирующими мерзлотные зоны (2–6 мг/л) [71]. В северной части Западной Сибири депрессии, просадки и растущие малые озера с площадью поверхности менее 1000 м<sup>2</sup> характеризуются концентрациями  $\text{CH}_4$  и  $\text{CO}_2$  в 3–10 раз выше и концентрациями  $\text{PO}_4$  в 2–3 раза выше таковых в больших «обычных» термокарстовых озерах (см. рис. 1). Эти малые водные объекты площадью от 10 до 1000 м<sup>2</sup>,

не учтенные в настоящее время в имеющихся базах данных по мировым озерам [47], могут оказаться важнейшими источниками парниковых газов в атмосферу, а также весьма существенными резервуарами высокомолекулярного, растворенного органического углерода. Более того, самое сильное увеличение концентраций  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$  и РОУ с уменьшением площади поверхности наблюдалось для площадей  $< 1000 \text{ м}^2$ , будучи максимальной в малых депрессиях и просадках мерзлоты – площадью от 1 до  $100 \text{ м}^2$ . Данные и достаточно распространенные малые водные объекты являются практически «невидимыми» спутниковыми методами наблюдений и отсутствуют на имеющихся топографических картах. Они могут оказаться крайне важными «фабриками» трансформации ископаемого плейстоценового углерода торфа в растворенный органический углерод. Образующийся РОУ перерабатывается гетеротрофным аэробным бактериопланктоном в угольную кислоту, выделяющуюся в атмосферу. Важно отметить, что существующие крупномасштабные карты распространения озер [72] не включают озера площадью менее  $0,1 \text{ км}^2$ , и, таким образом, очень сильно недооцениваются количество и площадь покрытия малых термокарстовых озер, чья роль в производстве метана хорошо известна [73].

Все изученные малые и большие термокарстовые озера характеризуются неттогетеротрофным статусом, обеспечивая существенный поток угольной кислоты в атмосферу с поверхности озера вследствие минерализации РОУ бактериопланктоном. Величины гетеротрофного дыхания ( $0,32 \pm 0,04 \text{ г/С/м}^3/\text{сут}$  до  $5 \pm 2,5 \text{ мол/С/м}^2/\text{год}$ ), измеренные в термокарстовых озерах глубиной  $0,25\text{--}0,75 \text{ м}$ , расположенных в зоне прерывистой и островной мерзлоты, сравнимы с показателями в других бореальных и мерзлотных озерах ( $5\text{--}9 \text{ мол/С/м}^2/\text{год}$ ) [15], включая озера области сплошной мерзлоты ( $8,9 \pm 4,5 \text{ мол/С/м}^2/\text{год}$  в больших озерах  $0,5\text{--}1,5 \text{ м}$  глубины) [14].

Поскольку все имеющиеся измерения газообмена с атмосферой проводились на больших водных объектах либо почвенных пробных площадях, малые термокарстовые депрессии не принимались во внимание. В настоящее время наблюдается увеличение доли малых озер и просадок мерзлоты за счет спуска (дренирования) больших озер в речную сеть. В свою очередь, это приведет к усилению микробиологической деструкции ископаемого торфа в термокарстовых просадках и малых озерах и увеличению выделения угольной кислоты и метана в атмосферу в  $5\text{--}10$  раз выше, чем в настоящее время. Имеется два очень опасных последствия существования этих озер. Во-первых, концентрации  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$  в них в  $5\text{--}10$  раз выше, чем в обычных зрелых экосистемах, изучаемых до настоящего времени. Во-вторых, по мере продолжающегося таяния мерзлоты будет происходить увеличение доли малых озер и просадок мерзлоты за счет спуска (дренирования) больших озер в речную сеть. В результате имеющиеся оценки выноса парниковых газов в атмосферу природными процессами могут быть существенно занижены.

### Заключение

Исследования термокарстовых просадок, малых и больших озер и хасыреев, проведенные в зоне островной и прерывистой мерзлоты, выявили систематическое увеличение концентраций растворенных  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ , РОУ, макрокомпонентов и тяжелых металлов с уменьшением размера водных объектов. Наибольшее пересыщение по отношению к атмосферной углекислоте наблюдалось в малых просадках и озерах площадью 1–100 м<sup>2</sup>. Основным механизмом, ответственным за формирование состава воды озер, от начала таяния мерзлоты в пальзе до больших термокарстовых озер, является прогрессивная минерализация растворенного органического вещества торфа азробными гетеротрофными бактериями, вероятно, сопровождаемая фоторазложением. Это предполагает, что в начале процессов таяния мерзлых бугров пальзы концентрация РОУ и парниковых газов в водных объектах будет увеличиваться. Более того, усиливающееся таяние мерзлоты в Западной Сибири может привести к замещению больших (зрелых) термокарстовых озер, которые дренируются в речную сеть гораздо меньшими по площади, но очень многочисленными просадками и озерами. Эти малые водные объекты площадью 1–100 м<sup>2</sup>, невидимые на топографических картах и при спутниковой съемке и отсутствующие в существующих базах данных по озерам, могут оказаться крайне важными и пока не учитываемыми источниками эмиссии парниковых газов в атмосферу и потока РОУ и растворенных металлов в реки и Северный Ледовитый океан. По сравнению с настоящим состоянием озер, это увеличение может достигать 3–10 раз и будет гораздо сильнее проявлено в зоне островной/прерывистой мерзлоты по сравнению с зоной сплошной мерзлоты на севере Западной Сибири.

### Литература

1. Schuur E.A.G., Bockheim J., Canadel J.P. et al. Vulnerability of permafrost carbon to climate change: Implications for the global carbon cycle // *BioScience*. 2008. Vol. 58. P. 701–714.
2. Romanovsky V.E., Smith S.L., Christiansen H.H. Permafrost thermal state in the polar northern hemisphere during International Polar Year 2007–2009: synthesis // *Permafrost Periglacial Processes*. 2010. Vol. 21. P. 106–116.
3. Zimov S.A., Voropaev Y.V., Semiletov I.P. et al. North Siberian lakes: a methane source fueled by Pleistocene Carbon // *Science*. 1997. Vol. 277. P. 800–802.
4. Десяткин П.В. Почвообразование в термокарстовых котловинах – аласах криолитозоны. Новосибирск : Наука, 2008. 323 с.
5. Desyatkin A.R., Takakai F., Fedorov P. et al.  $\text{CH}_4$  emission from different stages of thermokarst formation in Central Yakutia, East Siberia // *Soil Science and Plant Nutrition*. 2009. Vol. 55. P. 558–570. doi: 10.1111/j.1747-0765.2009.00389.
6. Jorgenson M.T., Racine C.H., Walters, J.C., Osterkamp T.E. Permafrost degradation and ecological changes associated with a warming in central Alaska // *Climate Change*. 2001. Vol. 48. P. 551–579.
7. Payette S., Delwaide A., Caccianiga M., Beauchemin M. Accelerated thawing of subarctic permafrost over the last 50 years. *Geophys // Geographical Research Letters*. 2004. Vol. 31. L18208. doi: 10.1029/2004GL020358.

8. Turetsky M.R., Wieder R.K., Vitt D.H. Boreal peatland C fluxes under varying permafrost regimes // *Soil Biology & Biochemistry*. 2002. Vol. 34. P. 907–912.
9. Christensen T.R., Johansson T., Akerman H.J. et al. Thawing sub-arctic permafrost: Effects on vegetation and methane emissions // *Geophysical Research Letters*. 2004. Vol. 31. L04501. doi: 10.1029/2003GL018680.
10. Smith L.C., Sheng Y., McDonald G.M., Hinzman L.D. Disappearing Arctic lakes // *Science*. 2005. Vol. 308. P. 1429.
11. Walter K.M., Zimov S.A., Chanton J.P., Verbyla D., Chapin III F.S. Methane bubbling from Siberian thaw lakes as a positive feedback to climate warming // *Nature*. 2006. Vol. 443. P. 71–75.
12. Walter K.M., Smith L.C., Chapin F.S. Methane bubbling from northern lakes: present and future contributions to the global methane budget // *Philosophical Transactions of the Royal Society A*. 2007. Vol. 365. P. 1657–1676. doi:10.1098/rsta.2007.2036.
13. Ripo M.E., Huttunen J.T., Naumov A.V. et al. Release of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> from small wetlands lakes in Western Siberia // *Tellus*. 2007. Vol. 59B. P. 788–796. doi: 10.1111/j.1600-0889.2007.00301.x
14. Shirokova L.S., Pokrovsky O.S., Kirpotin S.N., Dupré B. Heterotrophic bacterio-plankton in thawed lakes of northern part of Western Siberia controls the CO<sub>2</sub> flux to the atmosphere // *International Journal of Environmental Studies*, Special Issue “Western Siberia” 66. 2009. Vol. 4. P. 433–445. doi: 10.1080/00207230902758071.
15. Heikkinen J.E.P., Virtanen T., Huttunen J.T. et al. Carbon balance in east European tundra // *Global Biogeochem. Cycles*. 2004. Vol. 18. P. GB1023. doi: 10.1029/2003GB002054.
16. Ramlal P.S., Hesslein R.H., Hecky R.E. et al. The organic carbon budget of a shallow Arctic tundra lake on the Tuktoyaktuk Peninsula, N.W.T., Canada // *Biogeochemistry*. 1994. Vol. 24. P. 145–172.
17. Kling G.W., Kipphut G.W., Miller M.C. The flux of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> from lakes and rivers in arctic Alaska // *Hydrobiologia*. 1992. Vol. 240. P. 23–36.
18. Wickland K.P., Striegl R.G., Neff J.C., Sachs Th. Effects of permafrost melting on CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> exchange of a poorly drained black spruce lowland // *J. Geophysical Research*. 2006. Vol. 111. P. G02011. doi: 10.1029/2005JG000099.
19. Vitt D.H., Halsey L.A., Bauer I.E., Campbell C. Spatial and temporal trends in carbon storage of peatlands of continental western Canada through the Holocene // *Canadian J. Earth Sciences*. 2000. Vol. 37(5). P. 683–693.
20. Kortelainen P., Rantakari M., Huttunen J.T. et al. Sediment respiration and lake trophic state are important predictors of large CO<sub>2</sub> evasion from small boreal lakes // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 1554–1567.
21. Shirokova L.S., Pokrovsky O.S. Biogeochemistry of thermokarst lakes in discontinuous and sporadic permafrost zone of Western Siberia // *Geophysical Research Abstracts*. EGU General Assembly 2010. Vol. 13. P. EGU2011-3714. URL: <http://meetingorganizer.copernicus.org/EGU2011/EGU2011-3714.pdf>
22. Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N., Dupre B. Effect of permafrost thawing on the organic carbon and metal speciation // *Geophysical Research Abstracts*. EGU General Assembly 2010. Vol. 12. P. EGU2010-1694.
23. Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N. et al. Effect of permafrost thawing on the organic carbon and trace element colloidal speciation and microbial activity in thermokarst lakes of Western Siberia // *Biogeosciences Discuss*. 2010. Vol. 7. P. 8041–8086. doi: 10.5194/bgd-7-8041-2010.
24. Arneth A., Kurbatova J., Kolle O., Shibistova O.B., Lloyd J. Comparative ecosystem-atmosphere exchange of energy and mass in a European Russian and central Siberian bog II. Interseasonal and interannual variability of CO<sub>2</sub> fluxes // *Tellus*. 2002. Vol. 54B. P. 514–530.

25. Friborg T., Soegaard H., Christensen T.R. *et al.* Siberian wetlands: Where a sink is a source // *Geophysical Research Letters*. 2003. Vol. 30. P. 2129. doi: 10.1029/2003GL017797.
26. Striegl R.G., Michmerhuizen C.M. Hydrologic influence on methane and carbon dioxide dynamics at two north-central Minnesota lakes // *Limnology and Oceanography*. 1998. Vol. 43. P. 1519–1529.
27. Michmerhuizen C.M., Striegl R.G., McDonald M.E. Potential methane emission from north-temperate lakes following ice melt // *Limnology and Oceanography*. 1996. Vol. 41(5). P. 985–991.
28. Hinkel K.M., Eisner W.R., Bockheim J.G. *et al.* Spatial Extent, Age, and Carbon Stocks in Drained Thaw Lake Basins on the Barrow Peninsula, Alaska // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2003. Vol. 35. P. 291–300.
29. Riordan B., Verbyla D., McGuire A.D. Shrinking ponds in subarctic Alaska based on 1950–2002 remotely sensed images // *J. Geophysical Research*. 2006. Vol. 11. P. G04002. doi: 10.1029/2005JG000150.
30. Zakharova E.A., Kouraev A.V., Kolmakova M.V. *et al.* The modern hydrological regime of the northern part of Western Siberia from in situ and satellite observations // *International Journal of Environmental Studies*. 2009. Vol. 66. P. 447–463. doi: 10.1080/00207230902823578.
31. Pienitz R., Smol J.P., Lean D.R.S. Physical and chemical limnology of 24 lakes located between Yelloknife and Contwoyto Lake, Northwest Territories (Canada) // *Canadian J. Fisheries Aquatic Sciences*. 1997. Vol. 54. P. 347–358.
32. Pienitz R., Smol J.P., Lean D.R.S. Physical and chemical limnology of 59 lakes located between the southern Yukon and the Tuktoyaktuk Peninsula, Northwest Territories (Canada) // *Canadian J. Fisheries Aquatic Sciences*. 1997. Vol. 54. P. 330–346.
33. Rühland K., Smol J.P. Limnological characteristics of 70 lakes spanning Arctic treeline from Coronation Gulf to Great Slave lake in the Central Northwest territories, Canada // *International Review of Hydrobiology*. 1998. Vol. 83. P. 183–203.
34. Lim D.S.S., Douglas M.S.V., Smol J.P. Limnology of 46 lakes and ponds on Banks Island, N.W.T., Canadian Arctic Archipelago // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 545. P. 11–32.
35. Coté G., Pienitz R., Velle G., Wang X. Impact of geese on the limnology of lakes and ponds from Bylot Island (Nunavut, Canada) // *International Review of Hydrobiology*. 2010. Vol. 95. P. 105–129.
36. Lim D.S.S., Douglas M.S.V., Smol J.P., Lean D.R.S. Physical and chemical limnological characteristics of 38 lakes and ponds on Bathurst Island, Nunavut, Canadian High Arctic // *International Review of Hydrobiology*. 2001. Vol. 86. P. 1–22.
37. Michelutti N., Douglas M.S.V., Lean D.R.S., Smol J.P. Physical and chemical limnology of 34 ultra-oligotrophic lakes and ponds near Wanniat Bay, Victoria Island, Arctic Canada // *Hydrobiologia*. 2002. Vol. 482. P. 1–13.
38. Michelutti N., Douglas M.S.V., Muir D.C.G. *et al.* Limnological characteristics of 38 lakes and ponds on Axel Heiberg Island, High Arctic Canada // *International Review of Hydrobiology*. 2002. Vol. 87. P. 385–399.
39. Antoniadou D., Douglas M.S.V., Smol J.P. The physical and chemical limnology of 24 ponds and one lake from Isachsen, Ellef Ringnes Island // *International Review of Hydrobiology*. 2003. Vol. 88. P. 519–538.
40. Kling G.W., O'Brien W.J., Miller M.C., Hershey A.E. The biogeochemistry and zoogeography of lakes and rivers in arctic Alaska // *Hydrobiologia*. 1992. Vol. 240. P. 1–14.
41. Kumke T., Ksenofontova M., Pestryakova L. *et al.* Limnological characteristics of lakes in the lowlands of Central Yakutia, Russia // *J. Limnology*. 2007. Vol. 66. P. 40–53.
42. Wetterich S., Herzsuh U., Meyer H. *et al.* Evaporation effects as reflected in freshwaters and ostracod calcite from modern environments in Central and Northeast Yakutia (East Siberia, Russia) // *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 614. P. 171–195.

43. Duff K.E., Laing T.E., Smol J.P., Lean D.R.S. Limnological characteristics of lakes located across arctic treeline in northern Russia // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 391. P. 205–222.
44. Solovieva N., Jones V.J., Nazarova L. et al. Palaeolimnological evidence for recent climatic change in lakes from the northern Urals, arctic Russia // *J. Paleolimnology*. 2005. Vol. 33. P. 463–482.
45. Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N. et al. Effect of permafrost thawing on the organic carbon and metal speciation in thermokarst lakes of Western Siberia // *Biogeosciences*, Special issue Siberian Arctic Land-Shelf-Atmosphere Interface. 2011. Vol. 8. P. 565–583. doi:10.5194/bg-8-565-2011.
46. Audry S., Pokrovsky O.S., Shirokova L.S. et al. Early diagenesis processes and their effect on organic matter mineralization and trace element post-depositional redistribution in Western Siberia thermokarst lakes // *Biogeosciences Discuss.* 2011. Vol. 8. P. 8845–8894. doi:10.5194/bgd-8-8845-2011.
47. Downing J.A., Prairie Y.T., Cole J.J. et al. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments // *Limnology and Oceanography*. 2006. Vol. 51(5). P. 2388–2397.
48. Курпотин С.Н., Полищук Ю.М., Брыксина Н.А. Динамика площадей термокарстовых озер в зонах сплошной и прерывистой криолитозон зоны Западной Сибири в условиях глобального потепления // *Вестник Томского государственного университета*. 2008. № 311. С. 185–189.
49. Kirpotin S., Polishchuk Yu., Zakharova E. et al. One of possible mechanisms of thermokarst lakes drainage in West-Siberian North // *International Journal of Environmental Studies*. 2008. Vol. 65. P. 631–635.
50. Kirpotin S.N., Berezin A., Bazanov V. et al. West Siberian wetlands as indicator and regulator of climate change on the global scale // *International Journal of Environmental Studies*, Special Issue “Western Siberia”. 2009. Vol. 66. P. 409–421. doi: 10.1080/00207230902753056.
51. Sobek S., Algesten G., Bergstrom A.-K. et al. The catchment and climate regulation of pCO<sub>2</sub> in boreal lakes // *Global Change Biology*. 2003. Vol. 9. P. 630–641.
52. Larsen S., Andersen T., Hessen D.O. The pCO<sub>2</sub> in boreal lakes: Organic carbon as a universal predictor? // *Global Biogeochem Cycles*. 2011. Vol. 25. P. GB2012. doi: 10.1029/2010GB003864.
53. Ingri J., Widerlund A., Land M. et al. Temporal variations in the fractionation of the rare earth elements in a boreal river; the role of colloidal particles // *Chemical Geology*. 2000. Vol. 166. P. 23–45.
54. Pokrovsky O., Schott J. Iron colloids/organic matter associated transport of major and trace elements in small boreal rivers and their estuaries (NW Russia) // *Chemical Geology*. 2002. Vol. 190. P. 141–179.
55. Andersson K., Dahlgvist R., Turner D. et al. Colloidal rare earth elements in a boreal river: Changing sources and distributions during the spring flood // *Geochimica et. Cosmochimica Acta*. 2006. Vol. 70. P. 3261–3274.
56. Stolpe B., Hassellöv M. Nanofibrils and other colloidal biopolymers binding trace elements in coastal seawater: Significance for variations in element size distributions // *Limnology and Oceanography*. 2010. Vol. 55(1). P. 187–202.
57. Hamilton-Taylor J., Smith E.J., Davison W., Sugiyama M. Resolving and modeling the effects of Fe and Mn redox cycling on trace metal behavior in a seasonally anoxic lake // *Geochimica et. Cosmochimica Acta*. 2005. Vol. 69. P. 1947–1960.
58. Achterberg E.P., Van den Berg C.M.G., Boussemart M., Davison W. Speciation and cycling of trace metals in Esthwaite Water: A productive English lake with seasonal deep-water anoxia // *Geochim. Geochimica et. Cosmochimica Acta*. 1997. Vol. 61. P. 5233–5253.
59. Pokrovsky O.S., Schott J., Dupré B. Trace element fractionation and transport in boreal rivers and soil porewaters of permafrost-dominated basic terrain in Central Siberia // *Geochimica et. Cosmochimica Acta*. 2006. Vol. 70. P. 3239–3260.

60. Vasyukova E.V., Pokrovsky O.S., Viers J. et al. Trace elements in organic- and iron-rich surficial fluids of the Boreal zone: Assessing colloidal forms via dialysis and ultrafiltration // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2010. Vol. 74. P. 449–468.
61. Pokrovsky O.S., Viers J., Shirokova L.S. et al. Dissolved, suspended, and colloidal fluxes of organic carbon, major and trace elements in Severnaya Dvina River and its tributary // *Chemical Geology*. 2010. Vol. 273. P. 136–149.
62. Prairie Y.T. Carbocentric limnology: looking back, looking forward // *Canadian J. Fisheries Aquatic Sciences*. 2008. Vol. 65. P. 543–548.
63. Широкова Л.С., Воробьева Т.Я., Забелина С.А. и др. Характеристика продукционно-деструкционных процессов малых озер Архангельской области // *Современные проблемы науки и образования*. 2008. № 5. С. 17–24.
64. Савченко Н.В. Гидробиологический мониторинг озер Западной Сибири и особенности их экологической устойчивости // *Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее : материалы II Международной конференции*. 20–24 сентября 2010 г. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2009. С. 242–247.
65. Дробкова В.Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. Л. : Наука, 1981. 212 с.
66. Laurion I., Vincent W.F., MacIntyre S. et al. Variability in greenhouse gas emissions from permafrost thaw ponds // *Limnology and Oceanography*. 2010. Vol. 55. P. 115–133.
67. Rantakari M., Kortelainen P. Controls of organic and inorganic carbon in randomly selected Boreal lakes in varied catchments // *Biogeochemistry*. 2008. Vol. 91. P. 151–162. doi: 10.1007/s10533-008-9266-8.
68. Semiletov I.P., Pipko I.I., Pivovarov N.Ya. et al. Atmospheric carbon emission from North Asian Lakes: a factor of global significance // *Atmospheric Environment*. 1996. Vol. 30. P. 1657–1671.
69. Kling G.W., Kipphut G.W., Miller M.C. The flux of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> from lakes and rivers in arctic Alaska // *Hydrobiologia*. 1992. Vol. 240. P. 23–36.
70. Bastviken D., Cole J., Pace M., Tranvik L. Methane emissions from lakes: Dependence on lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate // *Global Biogeochemical Cycles*. 2004. Vol. 18. P. GB4009. doi:10.1029/2004GB002238.
71. Balcarczyk K.L., Jones Jr. J.B., Jaffé R., Maie N. Stream dissolved organic matter bioavailability and composition in watersheds underlain with discontinuous permafrost // *Biogeochemistry*. 2009. Vol. 94. P. 255–270. doi: 10.1007/s10533-009-9324-x.
72. Lehner B., Doll P. Development and validation of a global database of lakes, reservoirs and wetlands // *J. Hydrology*. 2004. Vol. 296. P. 1–22.
73. Walter K.M., Smith L.C., Chapin F.S. Methane bubbling from northern lakes: present and future contributions to the global methane budget // *Philosophical Transactions of the Royal Society A*. 2007. Vol. 365. P. 1657–1676. doi:10.1098/rsta.2007.2036.

Поступила в редакцию 01.06.2012 г.

Oleg S. Pokrovsky<sup>1,2</sup>, Liudmila S. Shirokova<sup>1</sup>, Sergey N. Kirpotin<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Géoscience Environnement Toulouse, Université de Toulouse,  
CNRS-IRD-OMP, Toulouse, France

<sup>2</sup> Institute of Ecological Problems of the North, Russian Academy  
of Science, Arkhangelsk, Russia

<sup>3</sup> Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

## MICROBIOLOGICAL FACTORS CONTROLLING CARBON CYCLE IN THERMOKARST WATER BODIES OF WESTERN SIBERIA

Results of French-Russian collaborative research that have been conducted since 2008 in different regions of Western Siberia are presented. We have identified new features of biogeochemical cycle of carbon transformation in the system of tundra lakes and bogs which allow better prediction of the development of the Arctic region. It has been established that the transformation of organic carbon of soil (peat) into carbon dioxide is most efficient in aqueous solution. In this regard, the main factors of CO<sub>2</sub> evasion to the atmosphere in Western Siberia will be so-called thermokarst lakes that are formed during natural processes of frozen bogs thawing. Given very high coverage of the subarctic zone of Western Siberia by thermokarst lakes (up to 80%), the flux of CO<sub>2</sub> to the atmosphere from the surface of these lakes is almost an order of magnitude higher than the total transport of dissolved organic carbon by all Siberian rivers to the Arctic ocean. There is a significant increase in dissolved CO<sub>2</sub> and methane (CH<sub>4</sub>) concentration with decreasing water body surface area, with the largest supersaturation with respect to atmospheric CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> in small (< 100 m<sup>2</sup>) permafrost depressions filled with thaw water. Dissolved organic carbon (DOC), conductivity, and metal concentrations also progressively increase from large lakes to thaw ponds and depressions. As such, small water bodies with surface areas of 1–100 m<sup>2</sup> that are not accounted for in the existing lake and pond databases may significantly contribute to CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> fluxes to the atmosphere, as well as to the stocks of dissolved metals and organic carbon. An unexpected result is the establishment of dominant role in CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emission to the atmosphere of very small lakes and permafrost depressions less than 100 m<sup>2</sup> surface area (< 0.01 ha). These water bodies, almost non-identified from the space and non-documented on topographic maps, contribute significantly to the total area coverage by water and in total evasion of greenhouse gases from the land surface to the atmosphere. As a consequence, upon future permafrost thaw, the increase in the number of small water bodies, accompanied by the drainage of large thermokarst lakes to the hydrological network, will likely favor i) the increase of DOC and colloidal metal stocks in surface aquatic systems, and ii) the enhancement of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> fluxes from the water surface to the atmosphere. According to a conservative estimation that considers that the total area occupied by water bodies in Western Siberia will not change, this increase in stocks and fluxes could be as high as a factor of ten.

**Key words:** thermokarst lakes; biogeochemistry; permafrost; CO<sub>2</sub>; heterotrophic bacterioplankton.

Received June 01, 2012

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ**

**Аднагулов Эдуард Вильевич** – научный сотрудник лаборатории экологии животных Института водных и экологических проблем ДО РАН (г. Хабаровск).

E-mail: [rfe\\_herps@mail.ru](mailto:rfe_herps@mail.ru)

**Бабенко Андрей Сергеевич** – профессор, доктор биологических наук, зав. кафедрой защиты растений Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [quality\\_tsu@mail.ru](mailto:quality_tsu@mail.ru)

**Большаков Михаил Алексеевич** – доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета; старший научный сотрудник отдела физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН (г. Томск).

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

**Борило Галина Августиновна** – научный сотрудник лаборатории радиационной физиологии и биохимии ОСП «НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета» (г. Томск).

E-mail: [gaborilo@sibmail.com](mailto:gaborilo@sibmail.com)

**Бушов Юрий Валентинович** – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, зав. кафедрой физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [bushov@bio.tsu.ru](mailto:bushov@bio.tsu.ru)

**Ганюшкин Лев Васильевич** – аспирант кафедры ботаники Сургутского государственного университета (г. Сургут).

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

**Гудкова Полина Дмитриевна** – аспирант кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Гулик Елена Сергеевна** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории радиационной физиологии и биохимии ОСП «НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета» (г. Томск).

E-mail: [gulik59@sibmail.com](mailto:gulik59@sibmail.com)

**Дорогина Ольга Викторовна** – доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией редких и исчезающих видов растений Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).

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

**Есенжолова Ажар Жумановна** – соискатель кафедры эколого-химических и географических дисциплин Семипалатинского государственного педагогического института (г. Семей, Республика Казахстан).

E-mail: [zhymanova.13@mail.ru](mailto:zhymanova.13@mail.ru)

**Жаркова Любовь Петровна** – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета; инженер Отдела физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН (г. Томск).

E-mail: [Zharkova\\_Lubov@mail.ru](mailto:Zharkova_Lubov@mail.ru)

**Жмудь Елена Викторовна** – кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории редких и исчезающих видов растений Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).

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

**Зверев Андрей Анатольевич** – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Зиннер Надежда Сергеевна** – аспирант кафедры агрономии Биологического института Томского государственного университета; младший научный сотрудник лаборатории интродукции лекарственных растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [zinnerns@sibmail.com](mailto:zinnerns@sibmail.com)

**Иванов Владимир Владимирович** – кандидат биологических наук, доцент кафедры биохимии и молекулярной биологии Сибирского государственного медицинского университета; старший научный сотрудник НИИ онкологии ТНЦ СО РАМН (г. Томск).

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

**Керей Анна Викторовна** – магистрант кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [kereya21@mail.ru](mailto:kereya21@mail.ru)

**Керчев Иван Андреевич** – аспирант, младший научный сотрудник лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: [ikea86@mail.ru](mailto:ikea86@mail.ru)

**Кирпотин Сергей Николаевич** – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Биологического института, проректор по международным связям Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [kirp@ums.tsu.ru](mailto:kirp@ums.tsu.ru)

**Князева Ирекле Рашидовна** – кандидат биологических наук, доцент кафедры нормальной физиологии Сибирского государственного медицинского университета; ведущий инженер отдела физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН (г. Томск).

E-mail: [kir@rubl.tomsk.ru](mailto:kir@rubl.tomsk.ru)

**Комачкова Ирина Владимировна** – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории почвоведения и экологии почв Биолого-почвенного института ДО РАН (г. Владивосток).

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

**Костеша Николай Яковлевич** – доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией радиационной физиологии и биохимии ОСП «НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета» (г. Томск).

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

**Кравченко Инесса Вячеславовна** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории витаминов, микроэлементов и обмена веществ Научно-исследовательского Института природопользования и экологии Севера Сургутского государственного университета (г. Сургут).

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

**Кутенков Олег Петрович** – ведущий инженер-электроник отдела физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН (г. Томск).

E-mail: [Kutenkov@lfe.hcei.tsc.ru](mailto:Kutenkov@lfe.hcei.tsc.ru)

**Кучеров Илья Борисович** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург).

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

**Мазур Виктория Васильевна** – старший преподаватель кафедры экологического образования и безопасности жизнедеятельности Сыктывкарского государственного университета (Республика Коми, г. Сыктывкар).

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

**Манасыпов Ринат Мратович** – аспирант кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск); докторант университета Поля Сабатье (Тулуза, Франция).

E-mail: [rmmanassypov@gmail.com](mailto:rmmanassypov@gmail.com)

**Нужных Светлана Анатольевна** – кандидат биологических наук, научный сотрудник Сибирского ботанического сада; доцент кафедры защиты растений Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [zuzelica@sibmail.com](mailto:zuzelica@sibmail.com)

**Олонова Марина Владимировна** – доктор биологических наук, профессор кафедры экологического менеджмента Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Панин Михаил Семенович** – доктор биологических наук, профессор химии, академик, зав. кафедрой эколого-химических и географических дисциплин, проректор по научной работе и международным связям Семипалатинского государственного педагогического института (г. Семей, Республика Казахстан).

E-mail: [pur@sgpi.kz](mailto:pur@sgpi.kz)

**Покровский Олег Сергеевич** – кандидат геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории пресноводных и морских экосистем Института экологических проблем Севера УрО РАН (г. Архангельск); научный сотрудник Национального центра научных исследований (г. Тулуза, Франция).

E-mail: [oleg@get.obs-mip.fr](mailto:oleg@get.obs-mip.fr)

**Пуртова Людмила Николаевна** – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории почвоведения и экологии почв Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток).

E-mail: [purtova@ibss.dvo.ru](mailto:purtova@ibss.dvo.ru)

**Ростов Владислав Владимирович** – доктор физико-математических наук, зав. отделом физической электроники Института сильноточной электроники СО РАН; профессор кафедры физики плазмы Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [rostov@lfe.hcei.tsc.ru](mailto:rostov@lfe.hcei.tsc.ru)

**Русанова Галина Владимировна** – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела почвоведения Института биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар).

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

**Светлик Михаил Васильевич** – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры медицинской и биологической кибернетики Сибирского государственного медицинского университета (г. Томск).

E-mail: [mihav@ibmail.com](mailto:mihav@ibmail.com)

**Филимонова Марина Вячеславовна** – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории комплексного мониторинга загрязнения окружающей среды Научно-исследовательского института природопользования и экологии Севера Сургутского государственного университета (г. Сургут).

E-mail: [felis75@ru](mailto:felis75@ru)

**Шакhtarова Ольга Валерьевна** – аспирант отдела почвоведения Института биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар).

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

**Шепелева Людмила Федоровна** – доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой ботаники и экологии растений Сургутского государственного университета (г. Сургут).

E-mail: [botany\\_surgu@mail.ru](mailto:botany_surgu@mail.ru)

**Широкова Людмила Сергеевна** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории пресноводных и морских экосистем Института экологических проблем Севера УрО РАН (г. Архангельск).

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

**Ярцев Вадим Вадимович** – аспирант кафедры зоологии позвоночных и экологии, младший научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории биоиндикации и экологического мониторинга Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» был выделен в самостоятельное периодическое издание из общенаучного журнала «Вестник Томского государственного университета» в 2007 г.

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых оригинальных исследований (*теоретические и экспериментальные статьи*) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании. Кроме того, публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам, рецензии и хроника.

Все статьи, поступающие в редакцию журнала, подлежат обязательному рецензированию. В настоящее время публикации в журнале осуществляются на некоммерческой основе. Полнотекстовые версии вышедших номеров размещены на сайте журнала: <http://vestnik.tsu.ru/biology>.

Основные требования к представляемым статьям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных, правильное оформление рукописи.

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» является реферируемым, рецензируемым, 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».

Журнал 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.), ему присвоен международный стандартный номер серийного издания (ISSN 1998-8591).

«Вестник Томского государственного университета. Биология» выходит ежеквартально и распространяется по подписке, его подписной индекс 44024 в объединенном каталоге «Пресса России».

**Адрес редакции:** 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, ГОУ ВПО «Томский государственный университет», Биологический Институт.

Председатель редакции журнала – д-р биол. наук, профессор С.П. Кулижский  
Тел. раб. 8–(382–2)–529–853  
Факс (382–2)–529–853  
E-mail: [decan@bio.tsu.ru](mailto:decan@bio.tsu.ru)

Ответственный секретарь редакции журнала – канд. биол. наук Е.Е. Акимова  
Факс (382–2)–529–853  
E-mail: [vestnictsubiology@sibmail.com](mailto:vestnictsubiology@sibmail.com)

The scientific journal “**Tomsk State University Journal of Biology**” publishes the results of the completed original researches (theoretic and experimental articles) in different areas of contemporary biology which have not been published before in this or any other edition. Besides it includes descriptions of conceptually new methods of research, round-up articles on particular topics, reviews and chronicle.

The decision on publication is taken by the scientific editorial board after reviewing, considering its correspondence to the subject area of the journal, topicality of the problem, scientific and practical novelty and value, professionalism of work execution including statistical treatment of data research materials and quality of material preparation and presentation.

The main requirements to the articles are novelty and validity of factual material, clarification and brevity of the summary, reproducibility of experimental data and appropriate presentation of the manuscript (to know more about the requirements to the rules of material presentation, please, see “Presentation rules”). **The medium term of publication is 1–2 years after receiving a paper variant of the package of documents.**

The scientific journal “Tomsk State University Journal of Biology” is read and reviewed and is included on “The list of the leading reviewed scientific journals and editions where the main scientific results of candidate’s or doctoral thesis are to be published” (Decision of the State Commission for Academic Degrees and Titles as of February 19, 2010, № 6/6 – <http://vak.ed.gov.ru/ru/news/allnews/index.php?id4=2571>). The journal is registered in Russian Federal Service for Supervision in the Sphere of Mass Communication, Communications and the Protection of Cultural Heritage (certification of registration: PI № FS 77-29499 as of September 27, 2007). It is given an international standard serial edition number (ISSN 1998-8591).

All articles received by the editorial board are to be reviewed. Publications in the journal are free (on non-commercial basis).

“Tomsk State University Journal of Biology” is issued quarterly and is **distributed by subscription only**; its subscription index can be found in the unified catalogue “The Press of Russia”. Full-text versions of the issued editions are available at “Archives”.

**Address:** Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., Tomsk, 634050, Russia.

Chairman – Sergey P. Kulizhskiy, Doctor of Biology, Professor  
Phone 8–(382–2)–529–853  
Fax (382–2)–529–853  
E-mail: *decan@bio.tsu.ru*

Executive secretary – Elena E. Akimova, Candidate of Biology  
Fax (382–2)–529–853  
E-mail: *vestnictsubiology@sibmail.com*

Научный журнал

**ВЕСТНИК**

Томского государственного университета

**БИОЛОГИЯ**

2012. № 3 (19)

Редактор  
Корректор  
Оригинал-макет  
Дизайн обложки

К.В. Полькина  
Н.А. Афанасьева  
А.И. Лелоюр  
Я. Якобсона  
(проект «Пресс-интеграл»,  
факультет журналистики ТГУ)

---

Подписано в печать 15.09.2012 г. Формат 70х108 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Усл. печ. л. 19,6. Тираж 500 экз. Заказ № .

---

Отпечатано на оборудовании  
Учебно-производственной типографии  
Томского государственного университета  
634000, г. Томск, пр. Ленина, 66