

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2018

№ 42

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

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

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

Учредитель – Томский государственный университет

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

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

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

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

E-mail: kulizhskiy@yandex.ru

Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)

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

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

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

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

Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

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

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

Волокитина А.В. (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск); **Воробьев Д.С.** (Томский государствен­ный университет, Томск);

Дюкарев А.Г. (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок)

Сазонов А.Э. (Сибирский государственный медицинский университет, Томск); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск); **Штерншис М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

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

Издательство: Издательский дом Томского государственного университета

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

Подписано в печать 15.06.2018 г. Формат 70x108¹/₁₆. Усл. печ. л. 19,6. Тираж 50 экз. Заказ № 3235. Цена свободная.

Дата выхода в свет 15.06.2018 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. 8+(382-2)-52-98-49. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

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

Founder – Tomsk State University

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

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

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Publication timeframe: 3-6 months

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

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

Contact the Journal

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation

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

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

Co Editor-in-Chief - Oleg S Pokrovsky, National Centre for Scientific Research (Toulouse, France)

EDITORIAL COUNCIL

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

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

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

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

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

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

Loyko SV - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Volokitina AV (Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, Russia); **Vorobiev DS** (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Dukarev AG** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Krivets SA** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia),

Mineeva NM (Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia); **Sazonov AE** (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), **Stepanov VA** (The Research Institute of Medical Genetics, SB RAMS, Tomsk, Russia), **Shternshis MV** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

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

PUBLISHER:

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

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

Passed for printing 15.06.2018. Format 70x108¹/₁₆. Conventional printed sheets 19,6. Circulation is 50 copies. Orders N 3235.

Free price. Date of publication 15.06.2018.

36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-52-98-49. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Макушкин Э.О.** Сравнительная оценка биологической активности почв верхней дельты р. Селенга по содержанию ферментов 6
- Холопов Ю.В., Хайдапова Д.Д., Лаптева Е.М.** Физико-механические свойства автоморфных таежных почв Республики Коми (по данным реологических исследований)..... 24

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

- Кондакова О.Э., Гродницкая И.Д.** Оценка биологической активности музейных культур микроорганизмов-антагонистов и их использование для предпосевной обработки семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) *in vitro* ... 54

БОТАНИКА

- Артемов И.А.** Флора Природного парка «Белуха» (Республика Алтай) 69
- Веселкин Д.В., Коржиневская А.А., Подгаевская Е.Н.** Состав и численность адвентивных и инвазивных кустарников и деревьев подлеска в лесопарках г. Екатеринбурга 102
- Воронова О.Г., Дьяченко А.П.** Флора мхов территорий месторождений углеводородного сырья Ямало-Ненецкого автономного округа 119
- Горошкевич С.Н.** Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов 140

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Васфилова Е.С., Воробьева Т.А.** Особенности накопления глюкофруктанов у видов рода *Allium* L. (Amaryllidaceae)..... 160
- Фархутдинов Р.Г., Сайтова З.Р., Шпирная И.А., Зайцев Д.Ю., Шарипова Г.В.** Гормональный и антиоксидантный статус популяций *Physcia stellaris* (L.) Nyl. произрастающих в разных природных зонах Республики Башкортостан..... 176

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

- Маснавиева Л.Б., Кудяева И.В.** Вариабельность показателей иммунной системы при различной ингаляционной нагрузке диоксидом азота воздушной среды 192
- Омурзакова Н.Т., Курманбекова Г.Т., Бейшеналиева С.Т., Табылдиева Э.К., Кыдыралиева Б.У.** Активность тканевых ферментов у коров (*Bos taurus*) и яков (*Bos grunniens*), содержащихся в разных экологических условиях 207

ЭКОЛОГИЯ

- Курьина И.В., Веретенникова Е.Э., Головацкая Е.А., Бляхарчук Т.А., Смирнов С.В.** Динамика уровня обводненности болот в южнотаежной подзоне Западной Сибири в среднем и позднем голоцене 218

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Makushkin EO.** A comparative assessment of the biological activity of soils in the Selenga river upper delta according to the content of enzymes.....6
- Kholopov YuV, Khaydapova DD, Lapteva EM.** Physico-mechanical properties of automorphic taiga soils of the Komi Republic (according to rheological studies).....24

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

- Kondakova OE, Grodnitskaya ID.** Biological activity assessment of museum cultures of antagonist microorganisms and their use for presowing treatment of Scots pine seeds (*Pinus sylvestris* L.) (*in vitro*)54

БОТАНИКА

- Artemov IA.** Flora of Belukha Nature Park (Altai Republic).....69
- Veselkin DV, Korzhinevskaya AA, Podgayevskaya EN.** The species composition and abundance of alien and invasive understory shrubs and trees in urban forests of Yekaterinburg.....102
- Voronova OG, Dyachenko AP.** Bryophyte flora of hydrocarbon deposit sites in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug119
- Goroshkevich SN.** Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity140

PLANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

- Vasfilova ES, Vorob'eva TA.** Peculiarities of accumulation of glucofructans in *Allium* L. (Amaryllidaceae) species.....160
- Farkhutdinov RG, Saitova ZR, Shpirnaya IA, Zaitsev DY, Sharipova GV.** Hormonal and antioxidant status of *Physcia stellaris* (L.) Nyl. populations growing in different natural zones of the Republic of Bashkortostan.....176

HUMAN & ANIMALS PHYSIOLOGY

- Masnavieva LB, Kudaeva IV.** Variability of the immune system parameters under different inhalation loads with nitrogen dioxide of the air192
- Omurzakova NT, Kurmanbekova GT, Beyshenalieva ST, Tabyldieva EK, Kydyralieva BU.** Activity of tissue enzymes in cows (*Bos taurus*) and yaks (*Bos grunniens*) kept under different environmental conditions207

ECOLOGY

- Kurina IV, Veretennikova EV, Golovatskaya EA, Blyakharchuk TA, Smirnov SV.** Dynamics of the surface wetness of mires in the southern taiga subzone of Western Siberia in the middle and late Holocene218

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.46:627.160:551.482.6(571.54)

doi: 10.17223/19988591/42/1

Э.О. Макушкин

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

Сравнительная оценка биологической активности почв верхней дельты р. Селенга по содержанию ферментов

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта 5.1.1 «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» специализированных отделений РАН.

Почвы верхней дельты р. Селенга формируются в засушливых условиях и испытывают значительную пастбищную нагрузку, что негативно сказывается на их способности выполнять экосистемные функции. Цель исследования – оценить биологическую активность почв дельты, развивающихся в условиях климатических и антропогенных стрессов. В качестве индикаторов степени биологической активности выбраны ферменты каталаза, протеаза и уреазы. Показано, что в период максимального прогревания в почвах всех биотопов наиболее высокое содержание имеет протеаза. Установлено, что для гумусовых горизонтов всех исследованных почв характерно высокое содержание каталазы, а в погребенных гумусовых горизонтах и песчаном аллювии (гор. С) – среднее. По содержанию уреазы почвы характеризуются слабой биологической активностью. Выявлено повышение биологической активности в почвах биотопов, где имело место поступление свежего растительного опада по причине засушливых условий, а в центральной пойме ещё и отходов жизнедеятельности крупнорогатого скота. Почвы понижений в центральной пойме более увлажнены, имеют более высокое содержание гумуса и физической глины, чем почвы островов, поэтому биологическая активность у них выше ($P_U < 0,05$).

Ключевые слова: флювисоли; каталаза; протеаза; уреазы, засушливость; пастбищное использование.

Введение

Дельта р. Селенга (далее – дельта) представляет собой во всех отношениях уникальное природное образование. Это – единственная в мире пресноводная дельтовая экосистема площадью более 1 тыс. км², включенная в список особо охраняемых природных объектов Рамсарской конвенции о водно-болотных угодьях [1]. Существенна роль современной дельты этой реки – главного притока уникального оз. Байкал как естественного природного

фильтра. Сам же Байкал внесен в Список мирового природного наследия ЮНЕСКО в 1996 г. Отсюда актуальность рассматриваемой темы исследования предопределена значимостью данных природных объектов.

В целом для дельты характерен полузасушливый с умеренно теплым летом и умеренно малоснежной зимой тип климата. Причинами временного избыточного увлажнения почв здесь являются близко расположенные грунтовые воды и режим ежегодного затопления всей дельты в многоводный период. Почвенный покров верхней дельты лучше прогревается в вегетационный сезон по сравнению с остальными частями дельты вследствие относительной приподнятости рельефа местности и отдаленности от холодного водоема оз. Байкал [2]. Кроме того, растительный покров биотопов ее центральной поймы подвержен влиянию неконтролируемого пастбищного использования, отразившегося на гумусном состоянии почв [3]. Год исследований для региона характеризовался засушливым летом по причине относительной маловодности и высокой температуры воздуха в Забайкалье [4]. Изменение климата региона в сторону потепления происходит «волнообразно» [5], поэтому можно предположить, что погодные условия года исследований могут стать в будущем климатической нормой.

Примеры использования показателя ферментативной активности (ФА) почв отражены во многих публикациях. Так, в работе S. Marinari et al. [6] ФА является одним из эффективных показателей изменения биохимических свойств пойменных почв при повторяющихся вторжениях соленой озерной воды в районе Равенны (Италия). Есть примеры использования этого показателя для оценки воздействия тяжелых металлов на аллювиальные почвы долины р. Висла (Польша) [7]. В последней из названных работ показано, что максимальная ФА присуща для поверхностных слоев (0–10 см) почв по сравнению с нижележащими горизонтами профилей. Применительно к альпийской пойме показано, что гидрологический режим оказывает более существенное влияние на активность ферментов, чем на функционирование микроорганизмов [8]. При исследовании изменения ФА почв дельты р. Желтая (или Хуанхэ, КНР) под влиянием засоления и различных доз свинца (Pb) показано нижеследующее. В почвах с повышением степени солености выявлено уменьшение количества ферментов (каталазы, уреазы). Повышение солености почвы приводило к большей токсичности при влиянии Pb [9]. Биохимические показатели почв, в том числе ФА по каталазе и уреазе, успешно применены для оценки качества влияния четырех видов мелиорантов на засоленные почвы дельты р. Желтая с целью использования этих почв в сельском хозяйстве [10]. Уреазная активность почв использовалась с целью оценки скорости минерализации органического азота в соленых почвах дельты этой реки при использовании в качестве мелиоранта биоугля [11]. Для этих почв показано, что на активность ферментов влияют соленость почвы и микробный состав сообщества. Активность каталазы, протеазы и уреазы в почве сообщества с доминированием тамарикса (*Tamarix chinensis*

Loug.) значительно выше, чем в растительных сообществах с иными доминантами – сведы (*Suaeda salsa* (L.) Pall.) и тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) [12].

В почвах современной дельты (выдвижения) р. Селенга ранее исследовалась ФА почв [13, 14]. Наряду с дерновой лесной и луговой почвами исследовалась ФА аллювиальной пойменно-луговой и лугово-болотной почв в краевой юго-восточной придельтовой части р. Селенга, хотя в названиях звучит выражение «Selenga river delta» [15, 16]. Авторами работ установлена средняя степень ФА почв по обогащенности их каталазой и уреазой, судя по их численным значениям. Существует необходимость тщательного исследования почвенного покрова дельты по состоянию на данный период времени в связи с прогнозом уменьшения речного стока, которое может быть обусловлено строительством трех ГЭС в Монголии: на р. Селенга и двух ее основных притоках – Эгийн-гол и Орхон [17]. Например, после завершения строительства плотины на р. Сенегал в 1988 г. изменение гидрологического режима реки в сторону иссушения привело к гиперзасолению нижнего лимана [18]. Цель данной работы – исследование биологической активности почв (по содержанию ферментов) островов (о-вов) верхней дельты и центральной поймы (ц. п.) р. Селенга.

Материалы и методики исследования

Материалом для исследований служили образцы почв, отобранные из верхних наиболее биологически активных генетических гумусовых горизонтов в конце второй декады августа 2005 г. в период максимального прогревания почвенного покрова дельты. Объекты исследований – аллювиальные почвы островов и верхней дельты Селенги вблизи с. Мурзино Кабанского района Республики Бурятия. Закладку почвенных разрезов и морфологический анализ профиля осуществляли согласно методическим рекомендациям Б.Г. Розанова [19]. Наименования почв приведены по [20]. Наименования по классификации почв СССР [21] представлены при первом упоминании в табл. 1. По *WRB* эти почвы относятся к флювисолям (*Fluvisols*) [22].

Всего заложено 8 почвенных разрезов – разрезы с 1-05 по 5-05 (июль 2005 г.) на островах и с 6-05 по 8-05 (август 2005 г.) в центральной пойме (рис. 1). Морфологические описания почвенных разрезов, результаты с данными физических и агрохимических свойств изложены в монографии [13] и в статьях [23, 24]. В данных работах показано преимущественное распространение здесь типа аллювиальной гумусовой (дерновой) почвы и слоисто-аллювиальной гумусовой почвы. Учитывая вышеизложенные обстоятельства, в данной статье даются обобщенные формулы морфологического строения профилей почв по субстантивно-генетической классификации [20]. Наименования исследованных почв представлены в заглавной таблице. Ландшафтно-экологические особенности биотопов описаны в работе [13].

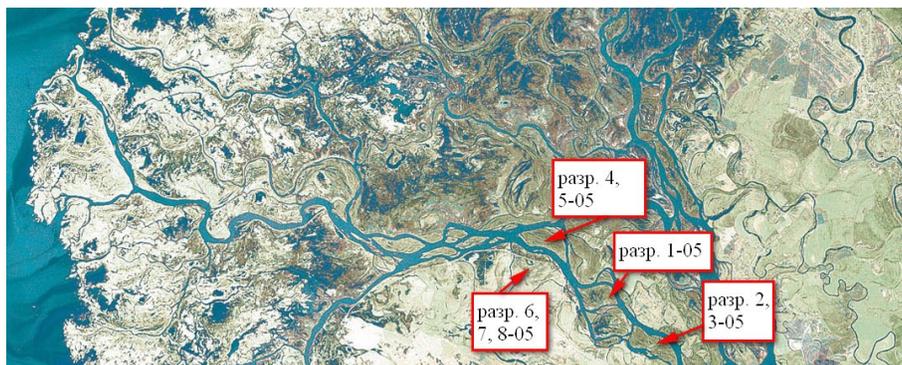


Рис. 1. Местоположения почвенных разрезов в верхней дельте р. Селенга.

Космический снимок взят из Google maps

[Fig. 1. Locations of soil profiles in the upper delta of the Selenga river. Photo was taken from Googlemaps]

Краткая характеристика биотопов островов. Разр. 1-05 заложен на ключевом участке в 800 м выше по течению от с. Мурзино на острове с местным названием Свинячий ($52^{\circ}10'30''\text{N}$ и $106^{\circ}29''\text{E}$), в 6 м от берега реки на прирусловом валу. От уреза воды берег поднимается на 2 м. Растительность представлена осоково-разнотравным сообществом. Присутствует осока двуокрашенная (*Carex dichroa* (Freyn) V. Krecz.), произрастающая на сырых и болотистых лугах, по берегам рек и озер [25]. В разнотравье представлено 10 видов. Высота травостоя до 70 см. Проективное покрытие 100%. Используется как сенокос.

Разр. 2-05 заложен на ключевом участке о-ва Митрошина в 3 км от с. Мурзино выше по течению реки ($52^{\circ}10'20''\text{N}$ и $106^{\circ}30''\text{E}$), на стыке основного русла Селенги со старицей, в 7 м от реки. Низкая пойма. Лугово-разнотравно-клеверное сообщество. Доминанта – клевер ползучий (*Trifolium repens* L.). В луговом разнотравье представлено 6 видов. Высота травостоя 15 см. Проективное покрытие 90%.

Разр. 3-05 заложен на ключевом участке в 30 м от берега основного русла Селенги, на прирусловом валу старицы на о-ве Митрошина ($52^{\circ}10'30''\text{N}$ и $106^{\circ}29'30''\text{E}$). Под разнотравно-хвощово-осоковым растительным сообществом. Доминанта – осока двуокрашенная. Среди разнотравья присутствует 5 видов. Вокруг кустарник из сочетания смородины (*Ribes* sp. L.) и ивняка (*Salix* sp. L.), есть береза повислая (*Betula pendula* Roth). Высота травостоя до 40–50 см. Проективное покрытие 100%. Используется как сенокос.

Разр. 4-05 (13.07.2005 г.) заложен недалеко от с. Мурзино, на правой стороне по течению основного русла Селенги на о-ве Жилище, примерно в 50 м от берега. Здесь прирусловой вал, образованный вслед за широким прирусловым понижением ($52^{\circ}11'20''\text{N}$ и $106^{\circ}29'40''\text{E}$). Относительно урвня

реки участок возвышается примерно на 1,5 м. Растительность представлена мохово-хвощово-осоковым сообществом. Доминанта – осока безжилковая (*C. enervis* С.А. Meyer). Присутствует хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.), высота травостоя 60 см. Проективное покрытие 90%.

Разр. 5-05 (13.07.2005 г.) заложен на ключевом участке примерно в 500 м на северо-запад от разр. 4-05 на том же о-ве. Юго-восточная краевая часть засыхающего затона, соответственно место пониженное (52°11'20"N и 106°29'30"E). Преимущественно под тростниковой растительностью (*Phragmites australis* Gav.) с редким присутствием хвоща речного (*E. fluviatile* L.). Высота травостоя примерно до 200 см. Проективное покрытие 100%.

Краткая характеристика местоположения биотопов центральной поймы.

Разр. 6-05 (14.07.2005 г.) заложен на ключевом участке примерно в 1 км на восток от с. Мурзино (52°11'30"N и 106°29'E), на краю русла затона Селенги, зарегулированного дамбой, а ныне небольшого пруда, в понижении местности. Под разнотравно-осоковым растительным сообществом, сбитым в результате нерегулируемого выпаса крупнорогатого скота (КРС). Доминанта осока двуокрашенная. Среди разнотравья присутствуют: лапчатка бесстебельная (*Potentilla acaulis* L.), клевер ползучий, подорожник прижатый (*Plantago depressa* Schlecht.). Высота травостоя 20 см. Проективное покрытие 80%.

Разр. 7-05 (21.08.2005 г.) заложен на ключевом участке в 200 м от искусственной дамбы восточнее с. Мурзино (52°11'28"N и 106°29'E). В ландшафте рядом преобладает кочкарник. Это ложе крупного старичного русла протоки Селенги. Местность низинная. Под разнотравно-осоковым растительным сообществом. Доминанта – осока двуокрашенная. В разнотравье – те же виды, что и в биотопе с разр. 6-05. Высота травостоя всего 10–15 см в связи с выпасом КРС. Проективное покрытие 80%. Имеет пастбищное значение.

Разр. 8-05 (21.08.2005 г.) заложен **на ключевом участке** в 1,5 км на восток от с. Мурзино, возвышенным, примерно в 500 м от русла реки. С восток в 100 м – старичное русло, зарегулированное дамбой от современной протоки основного русла Селенги (52°11'20"N и 106°29'E). Здесь разнотравно-осоковое растительное сообщество, выбитое КРС. Доминанта – осока безжилковая, распространенная на низкотравных сырых лугах, чаще долинных, нередко засоленных [25]. Среди разнотравья – одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg), лапчатка бесстебельная, подорожник прижатый. Высота травостоя примерно 10 см в связи с интенсивным выпасом КРС. Проективное покрытие примерно 70%.

Температуру почвы измеряли коленчатыми термометрами Савинова. Весовым методом определяли полевую влажность почвенных образцов, высушивая их при 105°C. Эмиссию углекислоты определяли в лабораторных условиях газовой хроматографической методикой на хроматографе «CHROM-4» (ЧССР) с катарометром в качестве детектора.

ФА почв исследовали по стандартным методикам, описанным в практическом руководстве К.Ш. Казеева и соавт. [26]. Согласно методикам использовали свежие воздушно-сухие почвенные образцы, очищенные от камней и растительных остатков и просеянные через сито с диаметром отверстий 1 мм с одинаковой навеской (1 г), при естественных значениях pH и при постоянной температуре 30°C, кроме каталазы – 20°C, активность которой определяется газометрически. Оценку степени обогащенности почв ферментами проводили по шкале Д.Г. Звягинцева, представленной в вышеназванном руководстве. БА почв по количеству выделения CO₂ и содержанию ферментов определяли по шкале, представленной также в данном руководстве. Содержание водорастворимых фракций аммония и нитратов определяли по В.Б. Замятиной [27]; pH – потенциометрически; гранулометрический состав – с использованием 4%-ного пиррофосфата натрия; углерод и гумус в почвенных образцах – по методу И.В. Тюрина, описанному Н.П. Бельчиковой [27].

Данные обработаны в StatSoft STATISTICA 5.0 и Microsoft Excel 2010. Результаты по содержанию ферментов представлены в виде средней арифметической с доверительными интервалами, повторность пятикратная. Статистически значимые различия выборок по исследуемым показателям сравнительно между почвами островов и центральной поймы оценивали по критерию *U* (Вилкоксона–Манна–Уитни) [28].

Результаты исследования и обсуждение

Доминирующими растительными сообществами в исследованных биотопах являются разнотравно-хвощово-осоковые, мохово-хвощово-осоковые, осоково-разнотравные и лугово-разнотравно-клеверные. В целом биотопы ц.п. уступают биотопам о-вов по видовому разнообразию растений, по высоте травостоя и по проективному покрытию. Налицо влияние пастбищного использования участков ц.п. дельты. По содержанию каталазы исследованные горизонты почв почти всех биотопов имели высокую степень БА (пределы 10–30 см³ O₂ за 1 мин на 1 г) по применяемой шкале (далее – шкала) (см. табл. 1). Исключение составили песчаный гор. С ~g,@ (7–25,5 см) разр. 4-05 и гор. [AYg,@] (8–13,5 см) в разр. 7-05, в которых средняя степень БА по шкале. В первом случае почва по гранулометрическому составу – песок рыхлый, в котором содержание гумуса не определялось, во втором – супесь, с содержанием гумуса, подпадающим под градацию «малое» по шкале Д.С. Орлова и соавт. [29] (далее – шкала Орлова). Соответственно полевая влажность в первом случае минимальная, а во втором – значительно выше (табл. 2).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Эмиссия CO₂, ферментативная активность и содержание аммонийной и нитратной форм азота в аллювиальных почвах верхней дельты р. Селенга 20 августа 2005 г.

[CO₂ emission, enzyme activity and the content of ammonium and nitrate forms of nitrogen in alluvial soils of the Selenga river upper delta, 20 August 2005]

Номер разреза, глубина взятия образца, см [Profile number, depth of sample taking, cm]	Выделение CO ₂ мг / 10 г почвы в сутки [CO ₂ emission mg/10g of soil per day]	Ферментативная активность [Enzyme activity]			NH ₄ ⁺ мг / 100 г почвы [NH ₄ ⁺ mg / 100 g of soil]	NO ₃ ⁻ мг / 100 г почвы [NO ₃ ⁻ mg / 100 g of soil]
		Каталаза, см ³ O ₂ за 1 мин на 1 г [Catalase, cm ³ O ₂ for 1 min per 1 g]	Протеаза, мг аминного азота / 10 г почвы за 24 часа [Protease, Mg of amine nitrogen / 10 g of soil for 24 h]	Уреаза, мг NH ₃ / 10 г почвы за 24 ч [Urease, mg NH ₃ / 10 g of soil for 24 h]		
1	2	3	4	5	6	7
Почвы островов [Soils of islands]						
* аллювиальная гумусовая (глееватая, криотурбированная) [alluvial humus (gley, cryoturbated)], ** аллювиальная дерновая кислая слоистая [alluvial sod acid layered], разр. 1-05 [profile]						
IAYg.@ (1,5–6)	4,76±0,12	19,23±0,46	5,4±0,2	5,15±0,13	0,6±0,04	1,54
ПАУg.@ (6–14,5)	5,41±0,15	16,93±0,43	5,7±0,2	5,06±0,13	0,96±0,03	1,98
* слоисто-аллювиальная гумусовая (глееватая, криотурбированная) [layered-alluvial humus (gley, cryoturbated)], ** аллювиальная дерновая насыщенная слоистая примитивная [alluvial sod saturated layered primitive], разр. 2-05 [profile]						
IW@ (1–4)	5,07±0,12	18,2±0,43	6,7±0,3	5,45±0,13	0,74±0,03	1,8
ПWg.@ (4–11)	4,77±0,11	13,8±0,43	5,1±0,2	4,86±0,12	0,51±0,04	1,47
* слоисто-аллювиальная гумусовая (криотурбированная), сформированная на погребенной аллювиальной гумусовой (криотурбированной) почве [layered-alluvial humus (cryoturbated), formed on buried alluvial humus (cryoturbated) soil], ** аллювиальная дерновая насыщенная слоистая примитивная [alluvial sod saturated layered primitive], разр. 3-05 [profile]						
W@ (1–4)	5,94±0,16	20,43±0,56	0,71±0,03	6,45±0,13	0,84±0,03	1,56
[W@] (6–10)	5,13±0,16	18,9±0,5	0,52±0,02	5,05±0,13	0,79±0,04	1,64
* аллювиальная гумусовая (криотурбированная, поверхностно-оглеенная) [alluvial humus (cryoturbated, surface-gleyed)], ** аллювиальная дерновая насыщенная слоистая примитивная [alluvial sod saturated layered primitive], разр. 4-05 [profile]						
AY@ (0–7)	4,12±0,12	12,2±0,4	4,5±0,2	4,65±0,12	1,01±0,03	1,39
C~g.@ (7–25,5)	2,24±0,09	5,6±0,3	2,2±0,2	2,84±0,11	0,84±0,04	0,82
* аллювиальная гумусовая (глееватая, криотурбированная) [alluvial humus (gleyed, cryoturbated)], ** аллювиальная лугово-болотная оторфованная [alluvial meadow-bog peat], разр. 5-05 [profile]						
AY@ (0–10)	4,42±0,12	16,86±0,46	5,1±0,2	5,77±0,13	0,98±0,03	1,73
C~@ (10–21)	3,15±0,11	12,6±0,4	3,6±0,2	3,98±0,11	0,76±0,04	0,68
Почвы центральной поймы [soils of the central floodplain]						
* слоисто-аллювиальная гумусовая (криотурбированная) [layered-alluvial humus (cryoturbated), formed on alluvial humus soil], сформированная на аллювиальной гумусовой почве, ** аллювиальная болотная иловато-глеевая [alluvial bog silty-gleyed], разр. 6-05 [profile]						
W@ (0–3,5)	5,51±0,15	22,56±0,56	7,4±0,3	6,18±0,13	1,17±0,04	1,41

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Номер разреза, глубина взятия образца, см [Profile number, depth of sample taking, cm]	Выделение CO ₂ мг / 10 г почвы в сутки [CO ₂ emission mg/10g of soil per day]	Ферментативная активность [Enzyme activity]			NH ₄ ⁺ мг / 100 г почвы [NH ₄ ⁺ mg / 100 g of soil]	NO ₃ ⁻ мг / 100 г почвы [NO ₃ ⁻ mg / 100 g of soil]
		Каталаза, см ³ O ₂ за 1 мин на 1 г [Catalase, cm ³ O ₂ for 1 min per 1 g]	Протеаза, мг аминного азота / 10 г почвы за 24 часа [Protease, Mg of amine nitrogen / 10 g of soil for 24 h]	Уреаза, мг NH ₃ 10 г почвы за 24 ч [Urease, mg NH ₃ / 10 g of soil for 24 h]		
[AYg,@] (3,5–22,5)	4,72±0,11	13,46±0,46	4,8±0,2	4,94±0,12	0,98±0,03	0,93
* слоисто-аллювиальная гумусовая (глеватая, криотурбированная), сформированная на аллювиальной гумусовой почве [layered-alluvial humus (gleyed, cryoturbated), formed on alluvial humus soil], ** аллювиальная луговая насыщенная слоистая примитивная [alluvial meadow saturated layered primitive], разр. 7-05 [profile]						
IWg,@(0–3/5)	6,77±0,22	22,46 ±0,63	7,7±0,3	7,07±0,13	0,98±0,04	1,19
IIWg,@ (3/5–8)	4,27±0,12	12,26±0,4	5,9±0,2	5,67±0,12	0,74±0,03	1,01
[AYg,@] (8–13,5)	2,75±0,11	8,53±0,33	2,8±0,1	3,76±0,11	1,04±0,04	2,54
* аллювиальная гумусовая (квасиглеватая, криотурбированная) [alluvial humus (quasigleyed, cryoturbated)], **аллювиальная луговая насыщенная слоистая примитивная [alluvial meadow saturated layered primitive], разр. 8-05 [profile]						
IAYq,@(0–5,5)	8,13±0,25	25,06±0,7	8,1±0,2	8,71±0,13	0,71±0,03	1,59
IIAYq,@ (5,5–14,5)	5,16±0,18	20,46±0,66	6,1±0,2	6,97±0,13	0,82±0,04	1,03

Примечание. $m \pm SD$ – средняя арифметическая величина \pm стандартное отклонение; *по новой классификации почв России [20], идентифицированы в работах [23, 24]; **по классификации почв 1977 г. [21], идентифицированы Э.О. Макушкиным и соавт. [13].
[Note. $m \pm SD$ - Arithmetic mean \pm Standard Deviation; *according to new classification of soils in Russia [20], identified in works [23, 24]; **according to classification of soils of 1977 [21], identified by EO Makushkin and coauthors [13].]

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Влажность, температура, pH водной вытяжки, содержание физической глины и гумуса аллювиальных почв верхней дельты р. Селенга
[Humidity, temperature, pH of water extract, the content of physical clay and humus alluvial soils of the Selenga river upper delta]

Горизонты [Horizons], см	Полевая влажность [Field humid- ity], %	Температура [Temperature], °C	pH _{водн} [Water pH]	Содержание частиц < 0,01 мм [Particle content 0.01 mm], %	Содер- жание гумуса [Humus content], %
1	2	3	4	5	6
Почвы островов [Soils of islands]					
Разр. 1-05 [profile]					
IAYg,@ (1,5–6)	10,9	25	5,6	20,5	2,1
IIAYg,@ (6–14,5)	8,9	24	6,1	12,7	1,3
Разр. 2-05 [profile]					
IW@ (1–4)	9,6	24	6,9	9,2	0,9
IIWg,@ (4–11)	18,8	23	7,2	10,3	0,5

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Горизонты [Horizons], см	Полевая влажность [Field humid- ity], %	Температура [Temperature], °C	pH _{водн} [Water pH]	Содержание частиц < 0,01 мм [Particle content 0.01 mm], %	Содер- жание гумуса [Humus content], %
Разр. 3-05 [profile]					
W@(1-4)	10,9	26	6,6	9,6	0,9
[W@](6-10)	7,9	25	6,7	8,9	1,4
Разр. 4-05 [profile]					
AY@(0-7)	12,3	25	6,6	25,7	1,9
C~g,@(7-25,5)	4,1	24	6,8	4,8	–
Разр. 5-05 [profile]					
AY@(0-10)	14,8	24	7,3	39,4	4,3
C~@(10-21)	4,7	23	7,2	2,0	0,5
Почвы центральной поймы [soils of the central floodplain]					
Разр. 6-05 [profile]					
W@(0-3,5)	27,8	23	7,6	2,2	2,1
[AYg,@](3,5-22,5)	28,9	22	7,6	3,7	1,1
Разр. 7-05 [profile]					
IWg,@(03-5)	21,7	24	7,3	24,8	4,8
IIWg,@(3/5-8)	12,3	24	7,1	24,5	1,9
[AYg,@](8-13,5)	21,17	23	7,4	13,4	1,8
Разр. 8-05 [profile]					
IAYq,@(0-5,5)	6,8	26	7,5	15,8	1,1
IIAYq,@(5,5-14,5)	10,3	25	7,8	16,3	1,1

Примечание. «~» – не определялось; температура воздуха (°C) 20.08.2005 г. в биотопах с разрезами составила: разр. 1-05 – 28°C, разр. 2-05 – 27°C, разр. 3-05 – 28°C, разр. 4-05 – 29°C, разр. 5-05 – 27°C, разр. 6-05 – 26°C, разр. 7-05 – 29°C, разр. 8-05 – 31°C. Максимальные величины – в биотопах возвышенных участков (разрезы 1-05, 3-05, 4-05 и 8-05).

[*Note.* - not identified; air temperature (°C), 20.08.2005, in biotopes with profiles was: profile 1-05 - 28°C, profile 2-05 - 27°C, profile 3-05 - 28°C, profile 4-05 - 29°C, profile 5-05 - 27°C, profile 6-05 - 26°C, profile 7-05 - 29°C, profile 8-05 - 31°C. Maximum values are in biotopes of elevated areas (profiles 1-05, 3-05, 4-05 and 8-05)].

По содержанию протеазы все почвы имели очень высокую степень БА по шкале (пределы >3 мг аминного азота / 10 г почвы за 24 ч). В двух поверхностных горизонтах почв ц.п. так же, как и в первом случае, БА по данному ферменту выше, чем в почвах о-вов ($P_U < 0,05$). По содержанию уреазы все почвы имели слабую БА по шкале (пределы 3–10 мг NH_3 на 10 г почвы за 24 ч). И в этом случае показатели выше в почвах ц.п., чем в почвах о-вов ($(P_U < 0,05)$; см. табл. 1). По содержанию исследованных ферментов эти почвы не отличаются от почв островов устьевых частей левобережья и правобережья дельты [13, 14].

Наиболее высокая температура воздуха зафиксирована в биотопах возвышенных участков, что отражено в примечании под табл. 2. Соответственно и температура почвы выше в них, чем в почвах понижений ландшафта. Очевидно, что закономерными являются максимальные величины эмиссии CO_2 , характерные для образцов почв возвышенного островного участка р. 3-05

со слабокислой реакцией среды и для образцов почвы р. 8-05 центральной поймы со слабощелочной реакцией среды сравнительно с образцами почв остальных почвенных разрезов соответственно о-вов и центральной поймы (см. табл. 1). Показана значимость повышения температуры для усиления эмиссии CO_2 при инкубации почвенных образцов от 20 до 50°C интервалом через каждые 10°C [30]. Интенсивность дыхания почв повышается в пойме от русла реки к повышению рельефа местности, существенно активизируется их ферментативная и микробиологическая активность [31]. Кроме того, Сарула и соавт. [32] показано, что «умеренный выпас, так же как и сенокосение, могут способствовать поглощению углерода, и чем дольше отсутствует выпас, тем меньше накапливается углерода в типичных степях Китая». Таким образом, авторы данной работы свидетельствуют о благотворном влиянии умеренного пастбищного использования на почвенный покров. Отмечают «чрезвычайно сложное влияние на экосистему пастбищ, биомассу, гранулометрический состав почвы, пористость, влажность и круговорот питательных веществ через стравливание, вытаптывание и поступление экскрементов животных». В статье Э.О. Макушкина и Н.Д. Сорокина [14], посвященной ферментативной активности почв о-вов правобережья дельты Селенги, отмечалось, что «выделение CO_2 микроорганизмами и корнями является интегральным показателем минерализации органического вещества и ускоренного поглощения минеральных элементов растениями». Г.Н. Копчик и соавт. [32] также отмечают, что «эмиссия CO_2 (или дыхание почвы) отражает суммарную продукцию диоксида углерода в результате автотрофного (корни растений) и гетеротрофного (почвенные микроорганизмы и животные) дыхания». Авторами показано, что в результате техногенного загрязнения тяжелыми металлами снижается доля корневого дыхания почв. И чем дальше участки от места выбросов загрязнений, тем больше становится доля корневого дыхания с увеличением массы мелких корней.

Сравнение выборок значений выделения CO_2 из образцов как дневных горизонтов, так и следующих под ними горизонтов почв ц.п. и о-вов верхней дельты по U -критерию выявило статистически значимое различие в пользу почв ц.п. (соответственно, $P_U = 0,05$ и $0,01 < P_U < 0,05$). Причем во втором случае различия более существенны, чем в первом случае.

Содержание аммония максимально в почве разр. 6-05. И здесь достаточно хорошо выражена протеазная и уреазная активность почвы (см. табл. 1). При относительно высокой, по сравнению с почвами других биотопов, полевой влажности. Очевидно, что лучшие условия увлажненности почвы (см. табл. 2) способствовали процессу биотрансформации азотсодержащего ОВ до аммония с некоторым торможением процесса окисления до нитратов. И наоборот, засушливые условия в биотопе р. 8-05 определили большее образование нитратов при окислении аммиака в дневном горизонте. Здесь сравнительно выше содержание ферментов по сравнению с почвами других биотопов. В целом следует отметить, что по содержанию аммония аллюви-

альные почвы верховьев уступали в среднем в 2,4 раза более увлажненным почвам островов низовий дельты около залива Провал. А содержание нитратов, наоборот, примерно в 7–9 раз выше, чем в указанных почвах дельты [14]. Следовательно, при иссушении почв верховьев дельты усиливался процесс окисления аммония до нитратов. Ранее отмечалось, что избытки азота, находящиеся в почвах дельты в виде нитратов и нитритов, активно денитрифицируются микроорганизмами [13].

С учетом наибольшей выраженности ферментативной активности дневных горизонтов исследованных почв проведен корреляционный анализ между рядами их значений по эмиссии CO_2 , содержанию ферментов, аммония и нитратов, с одной стороны, и другими агрохимическими и физическими показателями – с другой (табл. 3).

Можно видеть, что имела место функциональная зависимость между рядами данных по влажности и протеазе. Коэффициенты корреляции и детерминации между ними равны 1. Выявлена сильная корреляционная связь между рядами данных полевой влажности и рядами данных NH_4^+ при высоком значении коэффициента детерминации. Отсюда можно предполагать о стимулировании процесса разложения органического вещества с участием протеазы почв до аммиака при сухости почв. А обратная средней степени корреляция между данными ряда температуры и ряда данных NH_4^+ при ниже среднем отрицательном коэффициенте детерминации предполагает негативное влияние температурного фактора на данный процесс. В то же время выявлена обратная корреляция средней степени между рядами данных по влажности и рядами данных по NO_3^- , что говорит о затруднении процесса нитрификации при сухости почв. Температура почв предполагает усиление этого процесса, судя по прямой слабой степени корреляции между рядами данных температуры и NO_3^- , хотя коэффициент детерминации мал.

Не выявлено корреляционной связи между рядами данных температуры почв и рядами данных других исследованных параметров почв, что показано как по коэффициентам корреляции, так и по коэффициентам детерминации (R^2). Отметим среднюю степень корреляции ряда данных по содержанию NO_3^- с рядом данных по содержанию обменного K_2O при ниже средней степени коэффициента детерминации между ними.

Слабая степень прямолинейной корреляции выявлена между рядами данных по выделению CO_2 , с одной стороны, и, с другой стороны, рядами данных по температуре, $\text{pH}_{\text{водн}}$, содержанию катиона Mg^{2+} и сильная степень корреляции с рядом данных по содержанию катиона Na^+ . В последнем случае коэффициент детерминации близок к 0,8. И средней степени – с данными по содержанию подвижного фосфора, но при этом коэффициент детерминации незначителен. Остальные исследованные агрохимические параметры почв не имели корреляционной связи с выделением CO_2 .

Преимущественно слабая степень обратной корреляции выявлена между рядами данных по эмиссии CO_2 и содержания ферментов, с одной стороны,

и рядом данных по содержанию частиц < 0,01 мм – с другой. Это закономерно, учитывая преимущественно супесчаный характер почв.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Значения коэффициентов корреляции (r) и детерминации (R^2) между показателями дневных горизонтов почв верхней дельты р. Селенга [The values of correlation (r) and determination* (R^2) coefficients between indicators of the daily horizons of soils of the Selenga river upper delta]

Показатели [Indicators]	CO ₂	Каталаза [Catalase]	Протеаза [Protease]	Уреаза [Urease]	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
Полевая влажность [Field humidity], %	-0,05	0,18/0,03*	1,00/1,00*	0,20/0,04*	0,81/0,65*	-0,55/ -0,30*
Температура [Temperature], °C	0,36/0,13*	0,07	0,04	-0,18/ -0,03*	-0,61/ -0,37*	0,29/0,08*
pH _{водн.} [Water pH]	0,36/0,13*	0,43/0,18*	0,54/0,29*	0,40/0,16*	0,60/0,36*	-0,11
Содержание частиц < 0,01 мм [Particle content < 0.01 mm]	-0,27/ -0,07*	-0,44/ -0,19*	-0,59/ -0,35*	-0,16/ -0,02*	0,03	0,18/0,03
Содержание гумуса [Humus content], %	-0,12	-0,05	-0,23/ -0,05*	0,36/-0,13*	0,25/0,06	-0,26/-0,07
N	-0,09	-0,16	-0,12	0,37/0,14*	-0,01	0,08
Ca ²⁺	-0,01	-0,13	-0,21/0,04*	0,33/0,10*	0,09	-0,06
Mg ²⁺	0,16/0,02*	0,23/0,05*	0,35/0,12*	0,79/0,62*	0,30/0,09*	-0,38/ -0,14*
Na ⁺	0,89/0,79*	0,67/0,44*	0,63/0,39*	0,37/0,14*	-0,17/ -0,03*	-0,23/0,05*
P ₂ O ₅	0,49/0,24*	0,49/0,24*	0,43/0,18*	0,41/0,17*	-0,15/-0,02	0,16/0,02*
K ₂ O	0,03	-0,03	-0,16/ -0,02*	0,10/0,01*	-0,03	0,67/0,44*

Примечание. * – значения коэффициентов детерминации, без звездочки – коэффициентов корреляции; для вычисления корреляции использованы показатели общего азота, катионов Ca²⁺, Mg²⁺ и Na⁺, подвижного P₂O₅, обменного K₂O, взятые из монографии Э.О. Макушкина и соавт. [13].

[Note. * determines values, without * are values of correlation; to calculate correlation, values of total nitrogen values, cations Ca²⁺, Mg²⁺ and Na⁺, mobile P₂O₅, and exchange K₂O were used, taken from the monograph of EO Makushkin and coauthors [13]].

Заключение

В изученных почвах выявлена высокая биологическая активность по содержанию каталазы, очень сильная – по содержанию протеазы и слабая по содержанию уреазы. Установлена полная прямая корреляция ($r = +1,0$) меж-

ду рядами значений протеазы и полевой влажности почв. Выявлена сильная прямая корреляция ($r = +0,84$) между рядами значения полевой влажности почв и содержания NH_4 при выше средней степени коэффициента детерминации ($R^2 = 0,65$). Это говорит о высокой степени трансформации в почвах азотсодержащего органического вещества до аммиака. У почв центральной поймы биологическая активность выше, чем у почв островов ($P_U < 0,05$) по причине лучших показателей по содержанию гумуса, физической глины, увлажнения и поступления отходов жизнедеятельности крупнорогатого скота при неконтролируемом пастбищном использовании.

Литература

1. Тулохонов А.К. О геоморфологической индикации режима новейших тектонических движений // Доклады Академии наук. 2008. Т. 423, № 4. С. 511–515.
2. Трофимова И.Е. Структура мезоклиматов Усть-Селенгинской котловины // География и природные ресурсы. 2005. № 2. С. 46–52.
3. Макушкин Э.О. Сравнительная оценка гумусного состояния почв пастбищ и фоновых участков дельты р. Селенга // Агрохимия. 2015. № 12. С. 28–36.
4. Доклад Гидрометцентра Читинского ЦГМС России, Забайкальского УГМС России / сост. Л.И. Бенкова: [сайт]. URL: <http://method.hydromet.ru/cvent/dec05/doklad/> (дата обращения: 05.12.2005).
5. Последствия изменения климата: прогноз для регионов Сибири [сайт]. URL: <http://inعا.ru/Environmental consulting/> (дата обращения: 28.06.2016).
6. Marinari S., Carbone S., Vittori Antisari L., Vianello G., Grego S. Microbial activity and functional diversity in psamment soils forested coastal dune-swale system // Geoderma. 2012. № 173–174. PP. 249–257.
7. Kobierski M., Piotrowska A. Profile distribution of heavy metals and enzymatic activity in fluvisols of Vistula river valley // Fresenius Environmental Bulletin. Special edition SI. 2010. Vol. 19, № 2A. PP. 303–311.
8. Freimann R., Bürgmann H., Findlay S.E.G., Robinson C.T. Hydrologic linkages drive spatial structuring of bacterial assemblages and functioning in alpine floodplains // Frontiers in Microbiology. 03 November 2015. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01221>.
9. Zheng L., Zhang M., Xiao R., Chen J., Yu F. Impact of salinity and Pb on enzyme activities of a saline soil from the Yellow River delta: A microcosm study // Physics and Chemistry of the Earth. 2017. № 97. PP. 77–87.
10. Wang R., Sun J., Lu Z.H. Effect of soil ameliorants on the biochemical properties of coastal saline-alkali soil in the Yellow River Delta // Shengtai Xuebao / Acta Ecologica Sinica. 2017. Vol. 37, № 2. PP. 425–431.
11. Luo X., Chen L., Zheng H., Wang Z., Xing B. Biochar addition reduced net N mineralization of a coastal wetland soil in the Yellow River Delta, China // Geoderma. 2016. № 282. PP. 120–128.
12. Cao D., Shi F., Koike T., Lu Z., Sun J. Halophyte plant communities affecting enzyme activity and microbes in saline soils of the Yellow River Delta in China // Clean-Soil, Air, Water. Vol. 42, №10. PP. 1433–1440.
13. Макушкин Э.О., Сорокин Н.Д., Корсунов В.М. Состояние микробных сообществ почв в различных условиях их поемности в дельте Селенги. Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2007. 160 с.

14. Макушкин Э.О., Сорокин Н.Д. Ферментативная активность почв островов правобережья дельты Селенги (Байкальский регион) // Сибирский экологический журнал. 2013. № 5. С. 703–715.
15. Baldanov N.D., Korsunova Ts.D., Chimitdorzieva G.D., Milheev E.U. Destruction of organic substance and biological activity of alluvial plain soils in Selenga river delta // Science for Watershed Conservation: Multidisciplinary Approaches for Natural Resource Management: Abstracts of the International Conference. Ulan-Ude (Russia) – Ulan Bator (Mongolia). Sept. 1-8. Ulan-Ude : Publishing House of the Buryat Scientific Center, SB RAS. 2004. Vol. 2. PP. 104–105.
16. Korsunova Ts.D., Baldanov N.D. About ureasa activity in valley soils of Selenga river delta // Science for Watershed Conservation: Multidisciplinary Approaches for Natural Resource Management: Abstracts of the International Conference. Ulan-Ude (Russia) – Ulan Bator (Mongolia). Sept. 1-8. Ulan-Ude : Publishing House of the Buryat Scientific Center, SB RAS. 2004. Vol. 2. PP. 113–114.
17. Великая эпоха. Строительство ГЭС в Монголии грозит исчезновением Байкала [сайт, дата обновления: 24.05.2016]. URL: epochtimes.ru/stroitelstvo-ges-v (дата обращения: 05.11.2016).
18. Sakho I., Dupont J.P., Cisse M.T., Sanae El. Janyani, Soda L. Hydrological responses to rainfall variability and dam construction: a case study of the upper Senegal River basin // Environmental Earth Sciences. 2017. № 76. P. 253. doi:10.1007/s12665-017-6570–481.
19. Розанов Б.Г. Морфология почв : учебник для высшей школы. М. : Академический проект, 2004. 432 с.
20. Полевой определитель почв России / ред. К.Т. Острикова (зав. ред.-изд. группой). М. : Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
21. Классификация и диагностика почв СССР / сост. В.В. Егоров, В.М. Фридланд, Е.Н. Иванова, Н.Н. Розов и др. М. : Колос, 1977. 223 с.
22. Мировая коррелятивная база почвенных ресурсов: основа для международной классификации и корреляции почв / сост. и науч. ред. В.О. Таргульян, М.И. Герасимова ; пер. М.И. Герасимовой. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2007. 278 с.
23. Макушкин Э.О. Диагностика почв верховьев дельты р. Селенги // Вестник КрасГАУ. 2012. Вып. 10. С. 34–38.
24. Макушкин Э.О. Диагностика слоисто-аллювиальных гумусовых почв первичного ствола почвообразования дельты р. Селенги // Вестник КрасГАУ. 2014. Вып. 9. С. 58–62.
25. Определитель растений Бурятии / сост. О.А. Аненхонов, Т.Д. Пыхалова, К.И. Осипов, И.Р. Эзулич, Н.К. Бадмаева, Б.Б. Намзалов, Л.В. Кривобоков, М.С. Мункуева, А.В. Суткин, Д.Б. Тубшинова, Д.Я. Тубанова. Улан-Удэ : Изд-во ИОЭБ СО РАН, 2001. 672 с.
26. Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов н/Д : Изд-во РГУ, 2003. 204 с.
27. Агрохимические методы исследования почв / ред. А.В. Соколов. М. : Наука, 1975. 656 с.
28. Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л. : Медицина, 1973. 141 с.
29. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Розанова М.С. Дополнительные показатели гумусного состояния почв и их генетических горизонтов // Почвоведение. 2004. № 8. С. 918–926.
30. Chevallier T., Cournac L., Hamdi S., Gallali T., Bernoux M. Temperature dependence of CO₂ emissions rates and isotopic signature from a calcareous soil // Journal of Arid Environments. 2016. № 135. PP. 132–139.
31. Bodmer P., Freimann R., von Fumetti S., Robinson C.T., Doering M. Spatio-temporal relationships between habitat types and microbial function of an upland floodplain // Aquatic Sciences. 2016. Vol. 78, № 2. PP. 241–254.

32. Сарула, Чэнь Х., Хоу С., Убугунов Л.Л., Вишнякова О.В., У С., Рен В., Дин Ю. Запасы углерода в типичной степи при различном управлении выпасом // Почвоведение. 2014. № 11. С. 1365–1374.
33. Копчик Г.Н., Кадулин М.С., Захарова А.И. Влияние техногенного загрязнения на эмиссию диоксида углерода почвами в Кольской субарктике // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76, № 1. С. 48–62.

Поступила в редакцию 07.09.2017 г.; повторно 12.01.2018 г.; 15.04.2018 г.; принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.

Макушкин Эдуард Очирович – доцент, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биохимии почв Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Россия, 670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6).
E-mail: makushkin@bk.ru

For citation: Makushkin EO. A comparative assessment of the biological activity of soils in the Selenga river upper delta according to the content of enzymes. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:6-23. doi: 10.17223/19988591/42/1 In Russian, English Summary

Eduard O. Makushkin

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

A comparative assessment of the biological activity of soils in the Selenga river upper delta according to the content of enzymes

Soils of the Selenga river upper delta main tributary of the freshwater Lake Baikal experience arid conditions, as well as the influence of uncontrolled pasture use by cattle in the areas of the central floodplain (hereinafter “floodplain”). The aim of the study was to compare the biological activity (hereinafter “activity”) of soils of hard-to-reach islands and floodplains according to the degree of enrichment with catalase, protease and urease.

In August 2005, soil samples from the upper horizons of 8 soil profiles were selected for the study in the same period. Three soil profiles (prof. 1-05-3-05) were laid on two islands upstream from the village of Murzino, Kabansky district of the Republic of Buryatia. Two were on the island “Residence”, opposite Murzino, on the other side of the river (prof. 4-05 and prof. 5-05). In the floodplain near Murzino 3 incisions were laid. Profile 6-05 was on the edge of the Selenga river bed, regulated by a dam, and now a small pond. Profile 7-05 was 200 m from an artificial dam east of Murzino. Profile 8-05 was on the elevated terrain, about 500 m from the river bed. The geographic coordinates of biotopes are given in the paper. The enzymatic activity of soils was investigated according to the standard methods described in the practical guide of KSh Kazeeva et al. (2003). Other methods of soil investigation were used from the classic manual “Agrochemical Methods of Soil Research” (1975).

The most pronounced activity of soils is the degree of enrichment with protease, a very high degree. The activity was high according to the content of catalase. According to urease, the activity was weak in all soils (See Table 1). In arid conditions in biotopes with an increasing terrain, the activation of soil enzymes was influenced by the arrival of fresh plant litter, and in the floodplain, in addition, the supply of cow's waste products from the livelihoods. The soils of the lowlands of the floodplain are more

moistened than the soil of the islands, they have better parameters for the content of humus and physical clay (See Table 2), therefore, the activity of enzymes is higher than that of island soils (differences are statistically significant, $P_U < 0.05$). Correlation analysis was performed comparing the series of values of the enzyme content, water-soluble ammonia, nitrates in the day horizons of delta soils with a series of values of physical and agrochemical parameters (See Table 3). A complete direct correlation was found between the soil moisture content and the protease content ($r = +1.00$). With these parameters and the contents of water-soluble ammonia, there is a strong correlation ($r = +0.81$). With the same soil indices and catalase ($r = +0.18$), urease ($r = +0.20$) there is a weak degree of correlation. The inverse of the average degree of correlation is also with the moisture values and the series of values of the nitrate content ($r = -0.55$). Positive correlation between pH values of water and values of all enzymes: with catalase ($r = +0.43$), with protease ($r = +0.54$), and with urease ($r = +0.4$). Positive correlation is determined between the values of cations Mg^{2+} , Na^{2+} and mobile phosphorus (P_2O_5), on the one hand, and the contents of enzymes and CO_2 emission values, on the other hand (See Table 3). In general, the biological activity of soils in the floodplain is higher than that of soils of less humidified islands.

The paper contains 1 Figure, 3 Tables and 33 References.

Key words: fluvisols; catalase; protease; urease; aridity; pasture use.

Funding: This work was supported by the Project 5.1.1 “Fundamental Basics of Biological Resource Management” of the specialized departments of the Russian Academy of Sciences.

References

1. Tulokhonov AK. O geomorfologicheskoy indikatsii rezhima noveyshikh tektonicheskikh dvizheniy [On the geomorphological indication of the regime of the newest tectonic movements]. *Doklady Akademii Nauk*. 2008;423(4):511-515. In Russian
2. Trofimova IE. Struktura mezoklimatov Ust'-Selenginskoy kotloviny [Structure of mesoclimates of the Ust-Selenga depression]. *Geografiya i prirodnye resursy*. 2005;2:46-52. In Russian
3. Makushkin EO. The comparative estimation of the humus state of soils on pascual and baseline areals of Selenga river delta. *Agrokhimiya*. 2015;12:28-36. In Russian
4. *Doklad Hidromettsentra Chitinskogo TsGMS Rossii, Zabaykal'skogo UGMS Rossii* [Report of Chita Hydrometeorological Center, Central HMC of Russia, Trans-Baikal HMC of Russia]. Benkova LI, editor. [Electronic resource]. Available at: <http://method.hydrmet.ru/cvent/dec05/doklad/> (access 05.12.2005). In Russian
5. *Posledstviya izmeneniya klimata: prognoz dlya regionov Sibiri* [Consequences of climate change: the forecast for regions of Siberia [Electronic resource]. Available at: http://ineca.ru/Environmental_consulting/ [(access 28.06.2016)]. In Russian
6. Marinari S, Carbone S, Vittori Antisari L, Grego S, Vianello G. Microbial activity and functional diversity in psamment soils forested coastal dune-swale system. *Geoderma*. 2012;173-174:249-257. doi: [10.1016/j.geoderma.2011.12.023](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.12.023)
7. Kobierski M, Piotrowska A. Profile distribution of heavy metals and enzymatic activity in fluvisols of Vistula river valley. *Fresenius Environmental Bulletin*. 2010;19(2A):303-311.
8. Freimann R, Bürgmann H, Findlay SEG, Robinson CT. Hydrologic linkages drive spatial structuring of bacterial assemblages and functioning in alpine floodplains. *Frontiers in Microbiology*. 2015;6:1221. doi: [10.3389/fmicb.2015.01221](https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01221)
9. Zheng L, Zhang M, Xiao R, Chen J, Yu F. Impact of salinity and Pb on enzyme activities of a saline soil from the Yellow River delta: A microcosm study. *Physics and Chemistry of the Earth*. 2017;97:77-87. doi: [10.1016/j.pce.2016.11.001](https://doi.org/10.1016/j.pce.2016.11.001)

10. Wang R, Sun J, Lu ZH. Effect of soil ameliorants on the biochemical properties of coastal saline-alkali soil in the Yellow River Delta. *Acta Ecologica Sinica*. 2017;37(2):425-431. doi: [10.5846/stxb201508031633](https://doi.org/10.5846/stxb201508031633) In Chinese, English Summary
11. Luo X, Chen L, Zheng H, Chang J, Wang H, Wang Z, Xing B. Biochar addition reduced net N mineralization of a coastal wetland soil in the Yellow River Delta, China. *Geoderma*. 2016;282:120-128. doi: [10.1016/j.geoderma.2016.07.015](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.07.015)
12. Cao D, Shi F, Koike T, Lu Z, Sun J. Halophyte plant communities affecting enzyme activity and microbes in saline soils of the Yellow River Delta in China. *Clean - Soil, Air, Water*. 2014;42(10):1433-1440. doi: [10.1002/clen.201300007](https://doi.org/10.1002/clen.201300007)
13. Makushkin EO, Sorokin ND, Korsunov VM. Sostoyanie mikrobnnykh soobshestv pochv v razlichnykh usloviyakh ikh poemnosti v del'te Selengi [The state of microbial communities of soils in different conditions of their floodplain in the Selenga river delta]. Ulan-Ude: BNTs SO RAN Publ.; 2007. 160 p. In Russian
14. Makushkin EO, Sorokin ND. Enzymatic activity of soils from islands located near the right bank of the delta of the Selenga river (Baikal Region). *Contemporary Problems of Ecology*. 2013;6(5):532-541. doi: [10.1134/S1995425513050090](https://doi.org/10.1134/S1995425513050090)
15. Baldanov ND, Korsunova TsD, Chimitdorzieva GD, Milheev EU. Destruction of organic substance and biological activity of alluvial plain soils in the Selenga river delta. In: *Science for Watershed Conservation: Multidisciplinary Approaches for Natural Resource Management*. Int. Conf. Abstracts (Ulan-Ude (Russia)-Ulan Bator (Mongolia), 1-8 September, 2004). Ulan-Ude: Publishing House of the Buryat Scientific Center, SB RAS; 2004. Vol. 2. pp. 104-105. In Russian
16. Korsunova TsD, Baldanov ND. About ureasa activity in valley soils of the Selenga river delta. In: *Science for Watershed Conservation: Multidisciplinary Approaches for Natural Resource Management*. Int. Conf. Abstracts (Ulan-Ude (Russia)-Ulan Bator (Mongolia), 1-8 September 2004). Ulan-Ude: Publishing House of the Buryat Scientific Center, SB RAS; 2004. Vol. 2. pp. 113-114. In Russian
17. *Velikaya epokha. Stroitel'stvo GES v Mongolii grozit ischeznoveniem Baykala* [The Great Era. Construction of a hydroelectric power station in Mongolia threatens the disappearance of Lake Baikal]. [Electronic resource]. Available at: epochtimes.ru/stroitelstvo-ges-v (access 05.11.2016). In Russian
18. Sakho I, Dupont JP, Cisse MT, Janyani SEJ, Loum S. Hydrological responses to rainfall variability and dam construction: A case study of the upper Senegal River basin. *Environmental Earth Sciences*. 2017;76:253. doi: [10.1007/s12665-017-6570-481](https://doi.org/10.1007/s12665-017-6570-481)
19. Rozanov BG. Morfologiya pochv: Uchebnik dlya vysshey shkoly [Morphology of Soils: A Handbook for High Schools]. Moscow: Akademicheskii proekt Publ.; 2004. 432 p. In Russian
20. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field Determinant of Soils in Russia]. Ostriukova KT, editor. Moscow: Pochvennyy institut im. VV Dokuchaeva; 2008. 182 p. In Russian
21. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR* [Classification and Diagnostics of Soils in the USSR]. Egorov VV, Fridland VM, Ivanov EN and Rozov NN, editors. Moscow: Kolos Publ.; 1977. 223 p. In Russian
22. *World Reference Base for Soil Resources 2006: A Framework for International Classification, Correlation and Communication (World Soil Resources Reports)*. Gerasimova MI translator; Targul'yan VO and Gerasimova MI, editors. Food and Agriculture Organization of the United Nations; 2007. 142 p.
23. Makushkin EO. Diagnostika pochv verkhov'ev del'ty r. Selengi [Soils diagnostics in the Selenga River Delta upper reaches]. *The Bulletin of KrasGAU*. 2012;10:34-38. In Russian
24. Makushkin EO. Diagnostika sloisto-allyuvial'nykh gumusovykh pochv pervichnogo stvola pochvoobrazovaniya del'ty r. Selengi [The diagnostics of the layered-alluvial humic soils of the soil formation primary trunkin in the Selenga river delta]. *The Bulletin of KrasGAU*. 2014;9:58-62. In Russian

25. *Opredelitel' rasteniy Buryatii* [Key for plants of Buryatia]. Anenkhonov OA, Pykhalova TD, Osipov KI, Sekulich IR, Badmaeva NK, Namzalov BB, Krivobokov LV, Munkueva MS, Sutkin AV, Tubshinova DB and Tubanova DYa. Ulan-Ude: IOEB SO RAN Publ.; 2001. 672 p. In Russian
26. Kazeev KSh, Kolesnikov SI, Val'kov VF. *Biologicheskaya diagnostika i indikatsiya pochv: metodologiya i metody issledovaniy* [Biological diagnostics and indication of soils: methodology and methods of research]. Rostov n/D: RGU Publ.; 2003. 204 p. In Russian
27. *Agrokhimicheskie metody issledovaniya pochv* [Agrochemical Methods of Soil Research]. Sokolov AV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 656 p. In Russian
28. Gubler EV, Genkin AA. *Primenenie neparametricheskikh kriteriev statistiki v mediko-biologicheskikh issledovaniyakh* [Application of non-parametric criteria of statistics in biomedical research]. Leningrad: Meditsina Publ.; 1973. 141 p.
29. Orlov DS, Biryukova ON, Rozanova MS. Revised system of the humus status parameters of soils and their genetic horizons. *Eurasian Soil Science*. 2004;37(8):798-805. In Russian
30. Chevallier T, Cournac L, Hamdi S, Gallali T, Bernoux M. Temperature dependence of CO₂ emissions rates and isotopic signature from a calcareous soil. *Journal of Arid Environments*. 2016;135:132-139.
31. Bodmer P, Freimann R, von Fumetti S, Robinson CT, Doering M. Spatio-temporal relationships between habitat types and microbial function of an upland floodplain. *Aquatic Sciences*. 2016;78(2):241-254. doi: [10.1007/s00027-015-0420-9](https://doi.org/10.1007/s00027-015-0420-9)
32. Sarula CH, Hou X, Wu X, Ren W, Ubugunov L, Vishnyakova OV. Carbon storage under different grazing management in the typical steppe. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(11):1152-1160. doi: [10.1134/S1064229314110106](https://doi.org/10.1134/S1064229314110106)
33. Koptsik GN, Kadulin MS, Zakharova AI. Impact of industrial pollution on emission of carbon dioxide by soils in the Kola Subarctic Region. *Zhurnal Obshechey Biologii*. 2015;76(1):48-62. In Russian, English Summary

Received 07 September 2017; Revised 12 January 2018 and 15 April 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Makushkin Eduard O, Assoc. Prof., Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Soil Biochemistry, Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakhyanova Str., Ulan-Ude 670047, Russian Federation.

E-mail: makushkin@bk.ru

УДК 631.44: 631.43

doi: 10.17223/19988591/42/2

Ю.В. Холопов¹, Д.Д. Хайдапова², Е.М. Лаптева¹

¹Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия
²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

Физико-механические свойства автоморфных таежных почв Республики Коми (по данным реологических исследований)

Работа выполнена в рамках госзадания № АААА-А17-117122290011-5 «Выявление общих закономерностей формирования и функционирования торфяных почв на территории Арктического и Субарктического секторов Европейского Северо-Востока России», при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-01111 «Реология почв: исследование межчастичных структуроформирующих взаимосвязей и их устойчивости к деформациям».

Рассмотрены особенности физико-механических свойств в ряду автоморфных почв Республики Коми – дерново-подзолистых и подзолистых текстурно-дифференцированных (Folic Albic Retisol) южной и средней тайги, светлосемов иллювиально-железистых (Folic Albic Stagnosols) северной, крайнесеверной тайги и лесотундры. Установлено, что наиболее прочные межчастичные контакты формируются в горизонтах, отличающихся высоким содержанием подвижных гумусовых веществ фульватной природы и органоминеральных альфегумусовых соединений. Воздействие сезонного промерзания на реологические свойства почв наиболее четко проявляется в профиле светлосемов, где повышенная прочность межчастичных взаимодействий в средней части профиля (на глубине 40–60 см) обусловлена конденсационным уплотнением частиц в результате формирования фронта промерзания с длительным периодом околонулевых температур. К северу отмечается усиление прочности межчастичных почвенных взаимодействий вследствие интенсификации процессов оглеения, а также увеличения глубины промерзания почв. В этом же направлении снижаются значения предела пластичной деформации и диапазона упругой деформации почвенной структуры, что свидетельствует о повышении хрупкости межчастичных взаимодействий. Прочные, но хрупкие межчастичные почвенные контакты обладают низкой структурной устойчивостью, быстро разрушаясь и медленно восстанавливаясь при превышении предельных механических нагрузок.

Ключевые слова: реология; структурообразование; светлосемы иллювиально-железистые; подзолистые текстурно-дифференцированные почвы; Folic Albic Retisol; Folic Albic Stagnosols.

Введение

Многолетними почвенными исследованиями на территории Республики Коми установлены закономерности образования, функционирования и про-

дуктивности подзолистых почв, получен обширный материал, характеризующий особенности протекания в них почвенных процессов [1]. Общими свойствами подзолистых почв являются: высокая кислотность почвенного профиля, выщелоченность обменных оснований, фульватный тип гумуса, обеднение подзолистого горизонта илистой фракцией и полуторными оксидами. В результате заторможенности биохимических процессов в условиях Севера гумусовые вещества таежных почв отличаются агрессивностью, подвижностью, высоким содержанием ненасыщенных низкомолекулярных органических кислот [2]. Эти соединения могут мигрировать по профилю почвы на значительную глубину за счет образования органоминеральных комплексных соединений с железом и алюминием [3–5]. Основная роль в формировании подзональных подтипов таежных подзолистых почв принадлежит биоклиматическому фактору. Наиболее ярко подзональные особенности в строении и свойствах проявляются в ряду автоморфных подзолистых почв, формирующихся на пылевато-суглинистых почвообразующих породах [3]. К северу от территории распространения типичных подзолистых почв становятся более выраженными процессы поверхностного оглеения, усиливается потечность гумуса. В южном направлении в результате развития травяного яруса под пологом леса в профиле почв отмечается дерново-аккумулятивный процесс, сопровождающийся образованием менее агрессивного гуматно-фульватного типа гумуса с возрастанием содержания фракции гуминовых кислот, связанных с кальцием [6]. В соответствии с этим в рамках классификации почв 1977 г. [7] и региональной классификации [1, 3] в типе подзолистых почв, приуроченных к автоморфным позициям рельефа, исследователи традиционно выделяли подтипы дерново-подзолистых почв, представленных в подзоне южной тайги, типичных подзолистых – средней тайги, глееподзолистых – северной тайги.

Как показали исследования последних лет [8, 9], генезис и распространение подзолистых почв имеют более сложный характер. На их подзональные особенности может накладываться определенный отпечаток специфика распространения водно-ледниковых отложений пылевато-суглинистого гранулометрического состава. В условиях Севера на таких почвообразующих породах формируются почвы, в профиле которых отсутствуют признаки текстурной дифференциации. Таким образом, с позиций новой классификации почв России [10, 11] таежные автоморфные почвы, формирующиеся под влиянием подзолистого процесса, подразделяются на более высоком таксономическом уровне. Почвы, развитые на тяжелых покровных суглинках под пологом южно- и среднетаежных еловых лесов, в соответствии со спецификой их морфологического строения относятся к отделу текстурно-дифференцированных почв (дерново-подзолистые и подзолистые). Почвы северной, крайнесеверной тайги и лесотундры, приуроченные к более легким суглинистым отложениям, – к отделу криометаморфических почв (светлоземы иллювиально-железистые). Профиль текстурно-дифференцированных почв

характеризуется наличием элювиального (EL) горизонта в верхней части и текстурного с хорошо выраженной призматической структурой (BT) – в средней части профиля. Профиль светлоземов формируется под влиянием подзолистого процесса в сочетании с криометаморфическим оструктурированием минеральной массы, в ходе которого образуется специфичная угловато-крупитчатая структура (CRM-горизонт). Текстуальный горизонт может быть либо слабо выражен, либо вообще отсутствовать [8]. Текстуально-дифференцированные почвы в отличие от светлоземов характеризуются более значимой дифференциацией профиля по содержанию илистой фракции и полуторных оксидов. Следует отметить, что диагностика и классификация криометаморфических почв (светлоземов), в частности CRM-горизонта, являются достаточно сложной задачей в силу отсутствия четких физико-химических признаков их выделения. Таким образом, несмотря на достаточно хорошую изученность, проблемы генезиса подзолистых почв не теряют своей актуальности. В этой связи исследование физико-механических свойств текстурно-дифференцированных почв (дерново-подзолистых, подзолистых) и криометаморфических (светлоземов иллювиально-железистых) позволит более четко охарактеризовать их специфические особенности и выявить дополнительные диагностические показатели. Физико-механические свойства почв предлагается исследовать с помощью реологического подхода, который хорошо зарекомендовал себя в работах многих авторов [12–19]. Реологические исследования позволяют оценить характер межчастичных взаимодействий в почвах, а также выявить их деформационные свойства – прочность, упругость, пластичность, вязкость.

Цель настоящей работы – оценить с помощью реологических методов физико-механические свойства дерново-подзолистых и подзолистых текстурно-дифференцированных почв, а также светлоземов иллювиально-железистых, формирующихся в хорошо дренированных условиях под пологом еловых лесов на пылевато-суглинистых почвообразующих породах.

Материалы и методики исследований

Территория исследований располагается в пределах северо-восточной части Восточно-Европейской равнины на территории Республики Коми. Климат региона исследований умеренно континентальный умеренно холодный [20]. Активная циклоническая деятельность в регионе обуславливает выпадение достаточно большого количества атмосферных осадков (489–622 мм в год), основная часть которых (338–440 мм) поступает в теплый период [20, 21]. Значительная протяженность территории с юго-запада на северо-восток, а также близость Арктического бассейна определяют возрастание при продвижении в направлении от южной тайги к лесотундре холодности и влажности климата. К северу снижается среднегодовая температура воздуха (от +1°C в подзоне южной тайги до –4,1°C в лесотундре), значительно

увеличивается количество дней с отрицательными температурами (от 172 до 221), возрастает коэффициент увлажнения (от 1,1–1,2 до 2,0–2,5).

Объектами исследования послужили почвы, формирующиеся в автоморфных условиях под пологом еловых лесов на пылевато-суглинистых почвообразующих породах. Для изучения реологических свойств таежных почв выбраны 5 ключевых участков, расположенных в различных подзонах тайги, а также в лесотундре. Краткая характеристика ключевых участков представлена в табл. 1, морфологическое строение почв – на рис. 1. Таким образом, на ключевом участке, выделенном в подзоне южной тайги, исследовали свойства дерново-подзолистой текстурно-дифференцированной почвы, средней – подзолистой текстурно-дифференцированной с микропрофилем подзола, северной – светлосема иллювиально-железистого поверхностно-глееватого, крайнесеверной тайги и лесотундры – светлосемов иллювиально-железистых потечно-гумусовых глееватых. Названия почв даны в соответствии с принципами диагностики и классификации почв России 2004 г. [10] и системой классификации WRB [22].

Физико-химические свойства почв исследовали стандартными методами [23]. Величину рН солевой (KCl) суспензии определяли потенциометрически со стеклянным электродом, содержание общего углерода и азота – газохроматографическим методом на CNHS-анализаторе EA-1100 «Carlo Erba», обменных катионов – вытеснением NH_4Cl с последующим атомно-абсорбционным определением на Shimadzu AA-6300, оксалатрастворимых форм соединений железа и алюминия – по Тамму, дитионитрастворимых – по Джексону, гранулометрический состав – методом Качинского. Результаты аналитических исследований приведены в табл. 2.

Наблюдения за температурным режимом почв проводили с помощью цифровых логгеров «НОВО-U12» (США). Температурные датчики устанавливали на глубину 0, 20, 50 и 100 см от поверхности почвы, период измерений – через каждые 3 ч с 2012 по 2013 г.

Реологические исследования образцов почв выполняли на базе модульного реометра MCR-302 «Anton Paar» (Австрия) методом амплитудной развертки (колебательный метод) с измерительными системами «плита-плита». Подробное описание методики проведения исследований представлено в работах [12, 13, 15, 17, 19]. В ходе проведенных испытаний получены следующие параметры (рис. 2), характеризующие реологические свойства почв: G' (Pa) – модуль упругости (мера энергии деформации, сохраненной образцом в процессе сдвига); G'' (Pa) – модуль вязкости (мера энергии деформации, израсходованной во время процесса сдвига и потерянной для образца); LVE-range (%) – диапазон упругой деформации (отражает область с постоянными величинами или с незначительными изменениями модуля упругости G''); CROSSOVER (%) – диапазон пластичной деформации, определяемый по точке пересечения модулей упругости и вязкости ($G' = G''$), которая фиксирует полное разрушение структурных связей с переходом системы из состояния гель в золь или из твердого в текучее.



Рис. 1. Морфологическое строение дерново-подзолистой почвы южной тайги (а), подзолистой с микропрофилем подзола средней тайги (б), светлосево иллювиально-железистых северной (с), крайнесеверной (д) тайги и лесотундры (е).

Авторы фото: а, б, с, д – Е.М. Лаптева; е – Ю.В. Холопов

Fig. 1. Morphological structure of sod-podzolic soils in the southern taiga (a), podzolic with podzol microprofile in the middle taiga (b), ferrous-illuvial svetlozem in the northern taiga (c), and far northern taiga (d) and forest tundra (e) (Photos a, b, c, d by EM Lapteva; e by YV Holopov)

Значение модуля упругости G' в начале деформационного процесса отражает величину прочности межчастичных почвенных контактов. Статистическую обработку данных проводили в программном пакете «IBM SPSS Statistic».

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Краткая характеристика объектов исследования
[Brief description of the research objects]

Показатель [Parameter]	Ключевой участок [Key site]				
	КУ-I	КУ-II	КУ-III	КУ-IV	КУ-V
Зона, подзона [Zone, subzone]	Южная тайга [Southern taiga]	Средняя тайга [Middle taiga]	Северная тайга [North- ern taiga]	Крайнесеверная тайга [Far north- ern taiga]	Лесотундра [Forest tundra]
Координаты [Coordinate system]	59°38'N 49°22'E	66°39'N 50°41'E	64°51'N 57°37'E	65°53'N 60°30'E	66°39'N 62°29'E
Бассейн реки [River basin]	р. Луза [Luza river]	р. Вычегда [Vycheгда river]	р. Печора [Pechora river]	р. Уса [Usa river]	р. Уса [Usa river]
Рельеф [Relief element]	Водно-ледниковая равнина [Fluvio-glacial plain]	Моренная равнина [Morainic plain]	Водно-ледниковая равнина [Fluvio-glacial plain]	Водно-ледниковая равнина [Fluvio-glacial plain]	Моренная равнина [Morainic plain]
Абсолютная высота (м над ур.м.) [Altitude above sea level]	183	170	224	160	153
Растительность [Vegetation]	Ельник кислично-зелено-мошный [Oxalis green moss spruce forest]	Ельник чернично-зелено-мошный [Myrtillus green moss spruce forest]	Ельник чернично-зелено-мошный [Myrtillus green moss spruce forest]	Ельник чернично-зелено-мошный [Myrtillus green moss spruce forest]	Ельник лишайниково-зелено-мошный [Lichen-green moss spruce forest]
Состав древостоя [Stand composition]	8Е2Б+Ос+П	8Е2Б+Ос+П	8Е2Б+К+П	8Е2Б	8Е2Б
Бонитет [Bonitet]	III-II	III	III	IV-V	V
Номер почвенного разреза [No. of soil pit]	Л-2	Р-1-П	Р-3	Р-39	Р-4-1

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Ключевой участок [Key site]					
Показатель [Parameter]	КУ-I	КУ-II	КУ-III	КУ-IV	КУ-V
Тип, подтип почвы* [Soil type, soil subtype]*	Дерново-подзолистая текстурно-дифференцированная тяжело-суглинистая [Folic Albic Retisol]	Подзолистая с микропрофилем подзола текстурно-дифференцированная средне-суглинистая [Folic Albic Retisol]	Светлозем иллювиально-железистый поверхностно-глееватый легко-суглинистый [Folic Albic Stagnosol]	Светлозем иллювиально-железистый потечно-гумусовый глееватый среднесуглинистый [Folic Albic Stagnosol]	
Тип, подтип почвы** [Soil type, soil subtype]**	Folic Albic Retisol		Folic Albic Stagnosols		
Формула строения профиля [Structure of the soil profile]	Oao-AY-EL-BEL-BT-BC-C	O-EL[e-hf]-ELf-BEL-BT-BC-C	O-Eg-BHF-BF-Bcrn-CRM-BC-C	O-Eg,hi-BHF-CRM-CRMg-Dg	O-Eg,hi-BF-Bcrn-CRM-BCg-Cg

Примечание. * Название почвы приведено в соответствии с классификацией почв России [10]; ** название почвы приведено в соответствии с системой классификации WRB [22].
 Note. * [The name of the soil is given in accordance with the classification of soils of Russia [10]; ** the name of the soil is given in accordance with the WRB classification system [22].

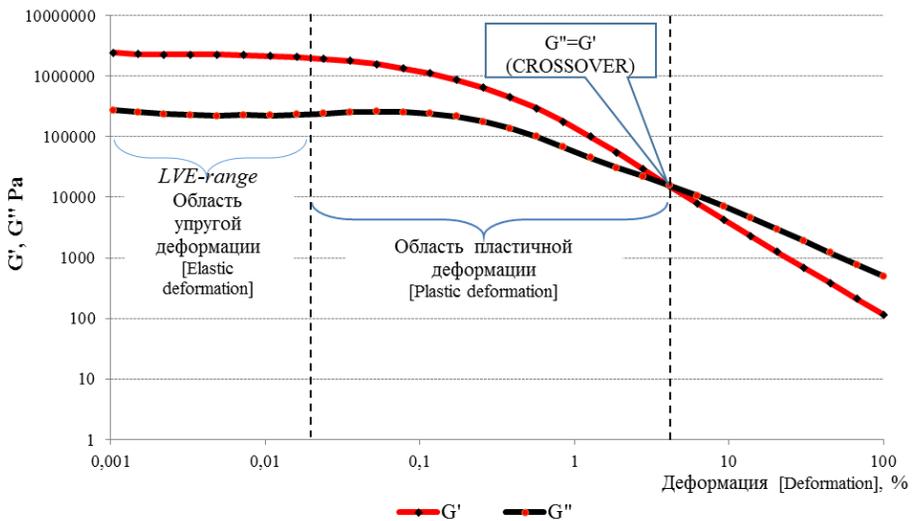


Рис. 2. Кривая зависимости модуля упругости (G') и вязкости (G'') от величины деформации на примере данных, полученных для элювиального горизонта Eg светлозема иллювиально-железистого поверхностно-глееватого северной тайги (разрез P-3)

Fig. 2. Elastic (G') and viscosity (G'') modulus versus deformation curve (horizon Eg of soil profile P-3)
 On the Y-axis - Strain value; on the X-axis - Energy of shear (Deformation)

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Физико-химические показатели почв
[Physico-chemical properties of soils]

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	pH (KCl)	Собщ., %, мас. [C _{total} , %, mas]	C/N	Обменные катионы [Exchangeable bases]		Fe ₂ O ₃ Тамм [According to Tamm], %	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃ Джексон [According to Jackson], %	Содержание частиц [Sum of particles], %	
					Ca ²⁺ смоль/кг [cmol/kg]	Mg ²⁺				< 0,01 мм	< 0,01 мм
Лесотундра. Разрез Р-4-1. Светлозем иллювиально-железистый потечно-гумусовый глееватый среднесуглинистый [Forest tundra. Profile P-4-1. Follic Albic Stagnosols]											
O1	0-3	3,48±0,10*	42,7±1,4*	33,0	15,8±1,2*	3,64±0,27*	—	—	—	—	—
O2	3-5	3,34±0,10	36,2±1,2	32,0	7,3±0,5	2,87±0,21	—	—	—	—	—
Eg _{hi}	5-10(15)	3,71±0,10	1,03±0,18	21,5	0,40±0,07	0,206±0,021	0,55±0,08*	0,29±0,07*	0,71	13	24
BF	10(15)-14(27)	4,00±0,10	0,87±0,20	15,9	0,40±0,07	0,20±0,04	1,10±0,16	0,52±0,12	1,19	17	28
Berm	14(27)-45	3,86±0,10	0,43±0,13	11,1	0,40±0,07	0,263±0,026	0,64±0,10	0,41±0,10	0,69	20	27
CRM	45-80	3,89±0,10	0,30±0,09	8,3	0,46±0,08	0,34±0,03	0,58±0,09	0,41±0,10	0,68	20	31
BCg	80-110	3,79±0,10	0,23±0,07	8,1	0,97±0,17	0,85±0,09	0,57±0,09	0,39±0,09	0,67	23	35
Dg	110-140	3,87±0,10	0,17±0,05	6,6	0,80±0,14	0,64±0,06	0,64±0,10	0,22±0,05	0,75	7	15
Крайнесеверная тайга. Разрез Р-39. Светлозем иллювиально-железистый потечно-гумусовый глееватый среднесуглинистый [Far northern taiga. Profile P-39. Follic Albic Stagnosols]											
O1	0-1	3,80±0,10	43,8±1,4	24,7	0,57±0,10	0,143±0,029	—	—	—	—	—
O2	1-4	3,46±0,10	41,8±1,3	22,5	0,43±0,07	0,100±0,020	—	—	—	—	—
Eg _{hi}	4-8(14)	3,60±0,10	2,0±0,4	15,2	—	—	0,45±0,07	0,35±0,08	0,52	15	29
BHF	7-14	3,98±0,10	2,6±0,5	13,5	0,18±0,03	0,040±0,008	1,32±0,20	0,71±0,17	1,96	21	38
BF	14-17(19)	4,22±0,10	1,47±0,26	12,1	0,16±0,03	0,036±0,007	0,95±0,14	0,93±0,22	1,42	23	38
Berm	17(19)-30	4,25±0,10	1,58±0,13	26,0	0,110±0,019	0,039±0,008	0,39±0,13	0,65±0,16	0,85	21	35
CRM1	33-46	4,15±0,10	0,36±0,11	7,2	0,090±0,015	0,021±0,004	0,39±0,13	0,52±0,13	0,86	21	34
CRM2	46-60	4,06±0,10	0,29±0,09	6,5	0,105±0,018	0,026±0,005	0,39±0,13	0,46±0,11	0,91	23	37
CRM3	70-83	3,90±0,10	0,28±0,08	5,2	0,132±0,023	0,052±0,010	0,45±0,07	0,45±0,11	1,13	28	46
Dg	83-87	3,92±0,10	0,20±0,06	5,2	0,18±0,03	0,069±0,014	0,46±0,07	0,26±0,06	0,81	20	36
Северная тайга. Разрез Р-3. Светлозем иллювиально-железистый поверхностно-глееватый легкосуглинистый [Northern taiga. Profile P-3. Follic Albic Stagnosols]											

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continuation)]

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	pH (KCl)	Собщ., %, мас. [Ctotal, %, mas]	C/N	Обменные катионы [Exchangeable bases]		Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	Содержание частиц [Sum of particles], %	
					Ca ²⁺	Mg ²⁺				Джексон [According to Jackson], %	< 0,001 мм
O1	0-4	3,49±0,10	46,1±1,5	36,8	—	—	—	—	—	—	—
O2	4-8	2,55±0,10	44,8±1,4	40,5	—	—	—	—	—	—	—
Eg	8-13	2,76±0,10	1,54±0,28	22,5	0,71±0,12	0,250±0,025	0,070±0,024	0,20±0,05	0,13	10	20
BHF	13-15	3,46±0,10	2,20±0,40	23,3	0,71±0,12	0,210±0,021	1,38±0,021	0,67±0,16	1,42	15	24
BF	15-18	3,82±0,10	1,09±0,20	21,2	0,61±0,10	0,17±0,03	1,11±0,17	0,86±0,21	1,00	12	22
Berm	18-33	3,81±0,10	0,71±0,16	13,8	0,64±0,11	0,200±0,020	0,83±0,12	0,68±0,16	0,96	17	24
CRM1	33-40	3,82±0,10	0,39±0,12	11,4	0,66±0,11	0,240±0,024	0,65±0,10	0,54±0,13	0,89	15	23
-2-	40-50	3,82±0,10	0,30±0,09	11,7	0,76±0,13	0,31±0,03	0,56±0,08	0,47±0,11	0,81	15	21
-2-	50-60	3,82±0,10	0,27±0,08	10,5	0,75±0,13	0,37±0,04	0,53±0,08	0,49±0,12	0,86	15	23
CRM2	60-70	3,80±0,10	0,24±0,07	9,3	0,90±0,15	0,44±0,04	0,41±0,06	0,45±0,11	0,66	15	22
CRM3	70-80	3,81±0,10	0,21±0,06	8,2	1,10±0,10	0,57±0,06	0,35±0,12	0,41±0,10	0,62	15	21
-2-	80-90	3,81±0,10	0,19±0,06	7,4	1,28±0,12	0,64±0,06	0,31±0,11	0,35±0,08	0,61	14	19
-2-	93-115	3,77±0,10	0,16±0,05	6,2	1,60±0,14	0,83±0,08	0,3±0,10	0,32±0,08	0,60	14	20
BC	115-130	3,72±0,10	0,16±0,05	6,2	2,10±0,19	1,06±0,11	0,41±0,06	0,33±0,08	0,68	19	23
C	130-145	3,74±0,10	0,16±0,05	6,2	2,18±0,20	1,14±0,11	0,38±0,13	0,29±0,07	0,69	15	20
Средняя тайга. Разрез P-1-P. Подзолистая с микропрофилем подзола текстурно-дифференцированная среднесуглинистая [Middle taiga. Profile P-1-P. Folic Albic Retisol]											
O	0-5	4,50±0,10	33,50±1,40	25,2	30,5±2,3	19,1±1,4	—	—	—	—	—
EL[e]	7-10	3,94±0,10	0,31±0,07	18,1	0,60±0,10	1,10±0,10	0,31±0,10	0,15±0,04	0,36	5	17
EL[hf]	10-15	3,87±0,10	0,70±0,16	16,0	0,60±0,10	0,200±0,020	0,56±0,08	0,23±0,05	0,58	9	18
ELf	15-25	3,86±0,10	0,16±0,04	10,4	0,90±0,15	0,60±0,06	0,37±0,13	0,14±0,03	0,54	5	20
BEL	35-42	3,64±0,10	0,14±0,03	7,8	1,80±0,16	0,80±0,08	0,46±0,07	0,17±0,04	0,69	14	28
-2-	45-60	3,53±0,10	0,38±0,09	7,6	4,7±0,4	2,40±0,18	0,76±0,11	0,39±0,09	1,08	34	51
BT1	62-80	3,72±0,10	0,20±0,05	6,7	9,0±0,7	2,60±0,20	0,41±0,06	0,28±0,07	0,81	34	40
BT2	80-100	4,00±0,10	0,16±0,04	5,8	11,3±0,8	2,20±0,17	0,33±0,11	0,24±0,06	0,75	31	37
BT3	100-120	4,50±0,10	0,18±0,04	7,5	11,3±0,8	3,20±0,24	0,41±0,06	0,26±0,06	0,81	27	34
BC	130-150	5,75±0,10	0,17±0,04	6,6	11,2±0,8	3,70±0,28	0,24±0,08	0,17±0,04	0,66	26	36

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

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	pH (KCl)	Собщ., %, мас. [C _{total} , %, mas]	C/N	Обменные катионы [Exchangeable bases]		Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	Содержание частиц [Sum of particles], %	
					Ca ²⁺	Mg ²⁺				Джексон [According to Jackson], %	< 0,001 мм
-2-	150-170	6.63±0.10	0.17±0.04	6.6	Ca ²⁺ смоль/кг [cmol/kg]	Mg ²⁺	0.20±0.07	0.18±0.04	0.71	22	34
Южная тайга. Разрез Л1-2 Дерново-подзолистая текстурно-дифференцированная тяжелосуглинистая [Southern taiga. Profile Л1-2. Folic Albic Retisol]											
O	0-1	4.80±0.10	42.3±1.5	34.0	33.7±2.5	6.0±0.5	-	-	-	-	-
Oa0	1-4	4.33±0.10	32.7±1.2	34.7	30.0±2.2	3.81±0.29	-	-	-	-	-
AY	4-12	3.55±0.10	1.17±0.27	16.2	0.82±0.14	0.38±0.04	1.39±0.21	0.29±0.07	1.81	11	30
EL	12-23	3.81±0.10	0.30±0.07	11.3	0.63±0.11	0.38±0.04	0.55±0.08	0.23±0.05	0.76	9	27
BEL	23-34	3.78±0.10	0.25±0.06	9.4	1.81±0.16	1.57±0.16	0.38±0.13	0.29±0.07	0.86	14	33
-2-	34-47	3.64±0.10	0.23±0.05	8.7	7.1±0.5	4.8±0.4	0.43±0.06	0.36±0.09	1.20	29	41
BT1	47-62	3.59±0.10	0.24±0.06	7.8	10.2±0.8	7.2±0.5	0.31±0.11	0.37±0.09	1.30	36	50
-2-	62-75	3.58±0.10	0.20±0.04	6.9	11.8±0.9	8.2±0.6	0.27±0.09	0.30±0.07	1.28	38	50
BT2	75-92	3.63±0.10	0.19±0.04	6.3	12.4±0.9	8.6±0.6	0.26±0.09	0.31±0.08	1.23	39	49
-2-	92-110	3.69±0.10	0.22±0.05	7.8	13.6±1.1	9.6±0.7	0.21±0.07	0.24±0.06	1.35	37	50
-2-	110-120	3.79±0.10	0.19±0.04	6.2	14.5±1.1	10.2±0.8	0.22±0.08	0.24±0.06	1.30	37	53
BC	120-130	3.83±0.10	-	-	13.0±1.0	9.1±0.7	0.25±0.09	0.24±0.06	1.22	-	-
C	135-145	3.97±0.10	-	-	6.6±0.5	3.81±0.29	0.21±0.07	0.13±0.03	1.15	-	-

Примечание. * Здесь и далее приведены средние арифметические значения показателя и границы доверительного интервала погрешности его определения (p=0,05). Знак «-» показывает, что показатель в данных пробах не определяли.

[Note. * Hereinafter, the mean values and the limits of the confidence interval of its determination error are given (p = 0.05). - indicates that the value in these samples was not determined].

Результаты исследования и обсуждение

Реологические свойства почв зависят от нескольких базовых составляющих: гранулометрического и минералогического состава почв, содержания органических веществ, насыщенности почвенно-поглощающего комплекса основаниями [19, 24–26]. Для выявления влияния биоклиматических факторов на реологические свойства почв нами подобраны объекты, сформированные на крупнопылеватых суглинистых отложениях водно-ледникового (КУ-I, КУ-III, КУ-IV) и моренного (КУ-II, КУ-V) происхождения. Почвы южной и средней тайги развиты на тяжелых и средних крупнопылеватых суглинках, почвы северной, крайнесеверной тайги и лесотундры – на средних и легких крупнопылеватых суглинках (см. табл. 2). Некоторое облегчение гранулометрического состава исследуемых почв в направлении к северу может быть обусловлено особенностями седиментации водно-ледниковых и переотложения моренных пород [8, 9].

Морфологическое строение текстурно-дифференцированных почв южной (КУ-I) и средней (КУ-II) тайги характеризуется наличием тяжелого текстурного горизонта ВТ в средней части профиля с хорошо выраженной призматической структурой, глинистыми кутанами и белесыми скелетанами. Общая мощность текстурных горизонтов в исследуемых почвах достигает 70–75 см. Отличительным морфологическим признаком дерново-подзолистой почвы, кроме текстурного горизонта, является наличие в верхней части профиля гумусо-аккумулятивного горизонта АУ (4–12 см) с хорошо выраженной зернисто-порошистой структурой, переходящего в белесый листоватый элювиальный горизонт ЕL без признаков оглеения. К специфической особенности морфологического строения среднетаежной почвы следует отнести формирование вложенного микропрофиля подзола в верхней части профиля, что характерно для хорошо дренированных подзолистых почв [8].

Профиль почв ключевых участков, выделенных в подзонах северной (КУ-III), крайнесеверной (КУ-IV) тайги и лесотундры (КУ-V), отличается по морфологическому строению от вышеописанных почв. В их профиле под подзолистым горизонтом ELg(hi), как правило, диагностируется иллювиально-гумусово-железистый горизонт ВНF (или ВF), образующийся в результате глее-альфегумусовых процессов [8, 27, 28]. Усиление процессов промерзания почв к северу сопряжено с развитием в средней части профиля почв специфичной угловато-крупитчатой структуры (криометаморфическое оструктуривание) при отсутствии или слабой выраженности текстурного горизонта ВТ. Это позволяет отнести почвы участков КУ-III, КУ-IV, КУ-V к отделу криометаморфических, типу светлосеземов иллювиально-железистых [10, 11]. Роль криогенного фактора в формировании такого типа структуры (CRM) отмечена в работах многих авторов [27, 29–32]. Наиболее предрасположены по своим свойствам к мерзлотному оструктуриванию легкосуглинистые почвообразующие породы [8]. Присутствие в них фракции крупной

пыли способствует более активному дроблению твердой фазы почвы при промораживании, благодаря созданию системы достаточно крупных пор [33]. Именно в них в первую очередь начинает замерзать вода при температурах, близких к нулевым (чем тоньше поры, тем ниже температура замерзания воды). Общая мощность горизонтов с криометаморфическим оструктурированием в исследуемых светлоземах достигает 95 см. Поверхностный застой влаги, усиливающийся в направлении к северу, определяет развитие в светлоземах процессов оглеения и потечности гумуса, диагностируемых по соответствующим морфохроматическим признакам в горизонтах E_g (серо-сизые пятна, ржаво-коричневые мелкие конкреции), E_gh_i (серо-сизые пятна, конкреции, буровато-коричневое прокрашивание на контакте с органомным горизонтом), и процессов оглеения в нижней части профиля – на контакте с подстилающей породой (КУ-IV, КУ-V).

Физико-химические свойства исследованных почв во многом близки (см. табл. 2), однако имеют некоторые особенности, связанные с влиянием биоклиматических зональных и подзональных условий. Почвы характеризуются повышенной кислотностью, минимальные значения величины рН КСl-вытяжки отмечаются в подстильно-торфяном (2,55–3,80 ед. рН) и подзолистом (2,76–3,60 ед. рН) горизонтах светлоземов (разрезы Р-3, Р-39, Р-4-1), что может быть связано с высоким содержанием здесь ненасыщенных низкомолекулярных органических кислот [3]. В дерново-подзолистой почве (разрез Л-2) эти соединения частично нейтрализуются зольными элементами, поступающими при разложении травянистой растительности напочвенного покрова, поэтому кислотность здесь немного ниже (4,33–4,80 ед. рН).

Дерново-подзолистая (Л-2) и подзолистая почвы (Р-1-П) характеризуются четкой дифференциацией профиля по содержанию частиц илстой фракции и содержанию обменных оснований (см. табл. 2). В светлоземах содержание обменных оснований крайне низкое по всему профилю, что может быть следствием специфики минералогического и химического состава почвообразующих пород. К северу, вследствие более суровых климатических условий, усиливается фульватный характер почвенного органического вещества и возрастает потечность гумусовых соединений [1, 3]. Значительная часть высоко- и низкомолекулярных органических кислот, поступающих из подстилки, осаждается ниже по профилю в форме алюмо- и железо-гумусовых соединений. Это диагностируется по максимальному содержанию оксалат- и дитионитрастворимых соединений железа в горизонте ВНФ микропрофиля подзола.

Данные реологических исследований представлены в табл. 3. В дерново-подзолистой текстурно-дифференцированной почве южной тайги наиболее прочные межчастичные контакты со значениями G^1 до $1,23 \cdot 10^6$ Па формируются в верхнем гумусово-аккумулятивном горизонте АУ (4–12 см), отличающемся повышенным содержанием гумусовых веществ и органоминеральных альфегумусовых соединений (см. табл. 2).

Таблица 3 [Table 3]

Реологические свойства почв [Rheological properties of soils]

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	Влажность максимального набухания [Maximum swelling humidity], %	Диапазон упругой деформации LVE-range [Elastic deformation range LVE-range], %	Модуль упругости G [Modulus of elasticity G], Pa	Предел пластичной деформации CROSSOVER [Limit of plastic deformation CROSSOVER], %
Лесотундра. Разрез Р-4-1. Светлозем иллювиально-железистый потечно-гумусовый глееватый среднесуглинистый [Forest tundra. Profile P-4-1. Folic Albic Stagnosols]					
Eg,hi	5-10(15)	24,2±2,9	0,00149±0,00020	2,6·10 ⁶ ±0,3·10 ⁶	0,97±0,11
BHf	10(15)-14(27)	23,1±2,8	0,00151±0,00020	1,65·10 ⁶ ±0,21·10 ⁶	2,6±0,3
Bcm	14(27)-45	22,3±2,6	0,00147±0,00019	1,85·10 ⁶ ±0,24·10 ⁶	2,44±0,28
CRM	45-80	20,0±2,4	0,00220±0,00029	1,28·10 ⁶ ±0,16·10 ⁶	2,8±0,3
BCg	80-110	19,1±2,3	0,00220±0,00029	1,44·10 ⁶ ±0,18·10 ⁶	3,7±0,4
Dg	110-140	16,2±1,9	0,00151±0,00020	1,25·10 ⁶ ±0,16·10 ⁶	1,74±0,20
Крайнесеверная тайга. Разрез Р-39. Светлозем иллювиально-железистый потечно-гумусовый глееватый среднесуглинистый [Far northern taiga. Profile P-39. Folic Albic Stagnosols]					
Eg,hi	4-8(14)	33±4	0,0033±0,0004	1,15·10 ⁶ ±0,15·10 ⁶	2,34±0,27
BHf	7-14	34±4	0,00149±0,00020	1,84·10 ⁶ ±0,24·10 ⁶	1,01±0,12
BF	14-17(19)	31±4	0,00150±0,00020	1,52·10 ⁶ ±0,19·10 ⁶	1,22±0,14
Bcm	17(19)-30	29±3	0,00220±0,00029	2,24·10 ⁶ ±0,29·10 ⁶	1,03±0,12
CRM1	33-46	26±3	0,00148±0,00019	1,74·10 ⁶ ±0,22·10 ⁶	1,19±0,14
CRM2	46-60	26±3	0,00151±0,00020	2,29·10 ⁶ ±0,29·10 ⁶	1,30±0,15
CRM3	70-83	27±3	0,00220±0,00029	1,37·10 ⁶ ±0,18·10 ⁶	1,27±0,15
Dg	83-87	24,2±2,9	0,00220±0,00029	1,16·10 ⁶ ±0,15·10 ⁶	1,49±0,17
Северная тайга. Разрез Р-3. Светлозем иллювиально-железистый поверхностно-глееватый легкосуглинистый [Northern taiga. Profile P-3. Folic Albic Stagnosols]					
Eg	8-13	51±6	0,0033±0,0004	2,28·10 ⁶ ±0,29·10 ⁶	4,2±0,5
BHf	13-15	47±6	0,0033±0,0004	3,7·10 ⁶ ±0,5·10 ⁶	2,7±0,3
BF	15-18	38±5	0,00148±0,00019	2,5·10 ⁶ ±0,3·10 ⁶	2,03±0,24
Bcm	18-33	40±5	0,00149±0,00020	1,94·10 ⁶ ±0,25·10 ⁶	2,9±0,3
CRM1	33-40	39±5	0,00149±0,00020	1,53·10 ⁶ ±0,20·10 ⁶	2,17±0,25
- ²	40-50	37±4	0,00221±0,00029	2,08·10 ⁶ ±0,27·10 ⁶	3,1±0,4
- ²	50-60	36±4	0,00221±0,00029	1,96·10 ⁶ ±0,25·10 ⁶	1,85±0,22
CRM2	60-70	37±4	0,00221±0,00029	1,59·10 ⁶ ±0,20·10 ⁶	3,8±0,4
CRM3	70-80	36±4	0,00221±0,00029	4,3·10 ³ ±0,5·10 ³	3,4±0,4

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

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	Влажность максимального набухания [Maximum swelling humidity], %	Диапазон упругой деформации LVE-range [Elastic deformation range LVE-range], %	Модуль упругости G [Modulus of elasticity G], Pa	Предел пластичной деформации CROSSOVER [Limit of plastic deformation CROSSOVER], %
-2-	80-90	34±4	0,00148±0,00019	6,5 · 10 ⁵ ±0,8 · 10 ⁵	2,09±0,24
-2-	93-115	34±4	0,00328±0,0004	1,30 · 10 ⁶ ±0,17 · 10 ⁶	2,8±0,3
BC	115-130	37±4	0,00148±0,00019	1,13 · 10 ⁵ ±0,14 · 10 ⁶	2,03±0,24
C	130-145	33±4	0,00148±0,00019	2,6 · 10 ⁵ ±0,3 · 10 ⁵	3,1±0,4
Средняя тайга. P-1-П. Подзолистая с микропрофилем подзола текстурно-дифференцированная среднесуглинистая [Middle taiga. Profile P-1-П. Folic Albic Retisol]					
EL[e]	7-10	8,2±1,0	0,0033±0,0004	1,29 · 10 ⁶ ±0,17 · 10 ⁶	2,8±0,3
EL[hf]	10-15	28±3	0,0033±0,0004	1,36 · 10 ⁶ ±0,17 · 10 ⁶	2,8±0,3
BEL	35-42	25±3	0,0033±0,0004	9,34 · 10 ⁵ ±1,20 · 10 ⁵	2,34±0,27
-2-	45-60	33±4	0,0049±0,0006	8,79 · 10 ⁵ ±1,13 · 10 ⁵	2,34±0,27
BT1	62-80	33±4	0,0049±0,0006	6,7 · 10 ⁵ ±0,9 · 10 ⁵	2,34±0,27
BT2	80-100	32±4	0,0049±0,0006	5,8 · 10 ⁵ ±0,7 · 10 ⁵	2,34±0,27
BT3	100-120	31±4	0,0049±0,0006	4,7 · 10 ⁵ ±0,6 · 10 ⁵	2,34±0,27
Южная тайга. Разрез Л1-2. Дерново-подзолистая текстурно-дифференцированная тяжелосуглинистая [Southern taiga. Profile Л1-2. Folic Albic Retisol]					
AY	4-8	32±4	0,0033±0,0004	1,23 · 10 ⁶ ±0,16 · 10 ⁶	1,57±0,18
EL	8-18	27±3	0,0033±0,0004	1,13 · 10 ⁶ ±0,14 · 10 ⁶	5,2±0,6
BEL	18-34	30±4	0,0033±0,0004	1,16 · 10 ⁶ ±0,15 · 10 ⁶	3,5±0,4
-2-	34-47	33±4	0,0033±0,0004	7,8 · 10 ⁵ ±1,0 · 10 ⁵	4,2±0,5
BT1	47-62	38±5	0,0049±0,0006	6,3 · 10 ⁵ ±0,8 · 10 ⁵	4,2±0,5
-2-	62-75	38±5	0,0049±0,0006	6,4 · 10 ⁵ ±0,8 · 10 ⁵	4,2±0,5
BT2	75-92	36±4	0,0049±0,0006	6,0 · 10 ⁵ ±0,8 · 10 ⁵	4,2±0,5
-2-	92-110	39±5	0,0073±0,0010	5,2 · 10 ⁵ ±0,7 · 10 ⁵	4,2±0,5
-2-	110-120	39±5	0,0073±0,0010	4,7 · 10 ⁵ ±0,6 · 10 ⁵	4,2±0,5

Содержание железа по Тамму в горизонте АУ достигает 1,39%, общего углерода – до 1,17%. Подвижные формы альфегумусовых соединений обволакивают частицы почв, способствуя формированию прочных и жестких «мостиков» в местах контактов между минеральными частицами. Кроме того, существенный вклад в повышение прочности межчастичных контактов в исследуемой почве может вносить сезонное промерзание [34]. Промораживание способствует уплотнению частиц и формированию более прочных конденсационных типов межчастичных контактов в почвах. По данным температурных наблюдений, выполненных в период с 1987 по 1989 г. [6], максимальная глубина промерзания почв на участке КУ-I достигала 10–55 см, продолжительность периода с отрицательными температурами почв составляла 101–128 дней. В условиях происходящих глобальных климатических изменений [35] потепление климата, несомненно, будет сказываться на изменении гидротермического режима почв [36, 37]. Не исключено, что в настоящее время глубина промерзания исследуемой дерново-подзолистой почвы меньше, тем не менее влияние фактора промерзания на ее реологические свойства не следует исключать.

Альфегумусовая пропитка, а так же процессы промерзания способствуют созданию прочных, но более хрупких конденсационных связей, которые легко разрушаются и слабо восстанавливаются при механическом воздействии. На это указывают низкие значения предела пластичной деформации при повышенной прочности межчастичных почвенных связей. Серо-гумусовый горизонт АУ почвы участка КУ-I при максимальных значениях модуля упругости ($G' = 1,23 \cdot 10^6$ Па) характеризуется наиболее низким значением предела пластичности (величина показателя CROSSOVER составляет 1,57%). В нижележащем горизонте ЕL (12–23 см) происходит резкое увеличение значений предела пластичной деформации (CROSSOVER = 5,18%), что может быть обусловлено повышенным трением выветрелых и диспергированных минеральных частиц в процессе оподзоливания и промораживания [29, 38].

В средней и нижней части профиля дерново-подзолистой почвы реологические показатели прочности и пластичности выравниваются и становятся менее динамичными (см. табл. 3). Высокая прочность контактов (G') постепенно ослабляется книзу до $4,7 \cdot 10^5$ Па, величины предела пластичной деформации (CROSSOVER) при этом выходят на средние по профилю значения 4,2%. В то же время значения диапазона упругой деформации (LVE-range), наоборот, увеличиваются от верхней к нижней части профиля с 0,003% (горизонт АУ) до 0,0073% (ВС). Такое изменение реологических свойств обусловлено постепенным ослаблением вниз по профилю Л-2 педогенных факторов и проявлением реологических свойств, в большей степени связанных с гранулометрическим и минералогическим составом почвообразующей породы. Эта связь носит опосредованный характер, так как минеральные глинистые частицы более тяжелого по гранулометрическому

составу текстурного горизонта (ВТ) и материнской почвообразующей породы (С) способствуют повышенному накоплению влаги, которая обволакивает почвенные частицы, увеличивая расстояние между ними и ослабляя тем самым межчастичное взаимодействие [18]. Однако при этом значительно теряется общая жесткость структуры или прочность межчастичных контактов (G'). Не исключено, что повышенный диапазон упругой деформации (LVE-range) в нижней части профиля Л-2 может быть обусловлен различной формой глинистых частиц. Последнее создает дополнительное упругое сопротивление при деформации [39].

В подзолистой с микропрофилем подзола текстурно-дифференцированной почве, формирующейся в условиях средней тайги (КУ-II, разрез Р-1-П), наиболее прочные межчастичные контакты ($G' = 1,29 \cdot 10^6 - 1,36 \cdot 10^6$ Па) зафиксированы в подгоризонтах микропрофиля подзола – EL[e] (5–10 см) и EL[hf] (10–15 см). Повышенная прочность здесь также обусловлена иллювиальной пропиткой и цементацией почвенной массы высоко- и низкомолекулярными органическими веществами в сочетании с влиянием альфегумусовых соединений (см. табл. 2). В этих горизонтах (EL[e]–EL[hf]) выявлено наиболее высокое для минеральной части профиля содержание $C_{\text{общ}}$ (0,31–0,70%) и повышенное – оксалатрастворимых форм соединений железа по Тамму (Fe_2O_3 0,31–0,56%). Повышенная жесткость подгоризонтов микропрофиля подзола может быть обусловлена также дилатантным упрочнением частиц в начале деформационного процесса вследствие низкого содержания здесь частиц илистой фракции. Дополнительным фактором, определяющим формирование контактов с повышенной прочностью в верхних горизонтах почвы участка КУ-II, могут служить процессы промерзания. В зимний период почвы на данном участке промерзают до глубины 40 см [40]. Воздействие всех этих факторов приводит к образованию очень прочных конденсационных взаимодействий с низким диапазоном упругого деформирования (величина LVE-range составляет 0,0033%). Такие контакты, как отмечено ранее, быстро разрушаются при механическом воздействии, медленно и слабо восстанавливаясь впоследствии.

В направлении к нижней части профиля наблюдается ослабление прочности межчастичных контактов с минимальными значениями G' ($4,65 \cdot 10^5$ Па) в нижней части текстурно-дифференцированного горизонта ВТ (100–120 см). При этом значения диапазона упругой деформации, наоборот, несколько увеличиваются (LVE-range 0,0049%), что аналогично поведению реологических свойств почвы южной тайги (разрез Л-2). Ослабление прочности контактов обусловлено постепенным утяжелением гранулометрического состава породы и более гидрофильными свойствами минеральных глинистых частиц. В срединной части профиля, а именно в горизонте BEL (45–60 см), зафиксированы максимальные значения содержания оксалатрастворимых форм железа по Тамму (0,76%) и органического углерода (0,38%). Однако в связи с максимально высоким содержанием здесь илистых (34%) и глини-

стых (51%) частиц эти соединения на усиление прочности контактов уже не оказывают влияния.

Значения предела пластичной деформации (CROSSOVER) практически не меняются по профилю. Наиболее высокие показатели этого параметра характерны для подгоризонтов микропрофиля подзола EL[e]–EL[hf] (2,8%). Механизм увеличения предела пластичной деформации в этой части профиля подзолистой текстурно-дифференцированной почвы скорее всего аналогичен механизму возрастания этой величины в элювиальном горизонте EL (12–23 см) дерново-подзолистой почвы.

При переходе от текстурно-дифференцированных почв южной и средней тайги к криометаморфическим почвам северной, крайнесеверной тайги и лесотундры набор факторов, влияющих на их реологическое поведение, остается практически неизменным. Однако появляются некоторые особенности, связанные с изменением гидротермического режима почв в условиях более холодного с избыточным увлажнением климата. В криометаморфических почвах значимую роль начинают играть глее-альфегумусовые процессы миграции и аккумуляции подвижных органических веществ и органо-минеральных соединений железа и алюминия, а также более интенсивные процессы промерзания почв. В почве, формирующейся в биоклиматических условиях северной тайги (участок КУ–III), наиболее прочные межчастичные контакты формируются в системе горизонтов Eg–ВНФ–BF ($2,28 \cdot 10^6$ – $3,66 \cdot 10^6$ Па). Подзолистый горизонт Eg (8–13 см) при сравнительно высокой прочности контактов ($G' = 2,28 \cdot 10^6$ Па) характеризуется наиболее высокими значениями предела пластичной деформации (величина CROSSOVER составляет 4,2%) и диапазона упругой деформации (LVE-range 0,0033%). Такие свойства обусловлены сравнительно высоким содержанием здесь органических веществ ($C_{\text{общ}} = 1,54\%$) при незначительном количестве альфегумусовых соединений (Fe_2O_3 , по Тамму, 0,07%). В нижележащем горизонте ВНФ (13–15 см) активное накопление иллювиальных органических веществ ($C_{\text{общ}} = 2,20\%$) и альфегумусовых соединений (Fe_2O_3 , по Тамму, 1,38%) обеспечивает наиболее высокие показатели прочности ($G' = 3,66 \cdot 10^6$ Па) и диапазона упругой деформации (0,0033%). В то же время значения предела пластичной деформации снижаются здесь почти в два раза (2,7%), что говорит о появлении упругохрупких свойств в межчастичных взаимодействиях. Минеральная масса горизонта BF, который генетически является продолжением горизонта ВНФ, при достаточно высокой прочности контактов ($2,51 \cdot 10^6$ Па) отличается низкими величинами диапазона упругой деформации (0,00148%) и предела пластичной деформации (2,03%), что указывает на повышение хрупкости межчастичных контактов. Такой результат обусловлен снижением доли иллювиальных подвижных органических веществ ($C_{\text{общ}} = 1,09\%$) при сохранении высокого уровня аккумуляции оксалатрастворимых форм соединений железа (Fe_2O_3 , по Тамму, 1,11%). Это согласуется с данными В.В. Аbruковой, А.С. Манучарова [34] и Л.П. Аbruковой [41], отмечавших

связь между прочностью почвенных контактов и содержанием подвижных форм полуторных оксидов, а также с работами Н.А. Азовцевой с соавт. [42], подтверждающими значимую роль гумусовых веществ в повышении прочности контактов между глинистыми частицами. На появление значительной жесткости в межчастичных взаимодействиях при накоплении в почвах дитионитрастворимых форм железа указывают исследования W. Markgraf et al. [12], N. Stoppe и R. Horn [19].

Повышение прочности контактов в северотаежной почве помимо влияния альфегумусовых соединений определяется более выраженным воздействием криогенного фактора. Проведенные нами наблюдения за температурным режимом почвы участка КУ-III показали следующее. В зимний период устойчивые отрицательные температуры фиксировались до глубины 20–30 см. Так называемая «нулевая завеса» (продолжительный период с околонулевыми температурами в пределах $0 \pm 0,1^\circ\text{C}$), с которой связывают формирование специфичного CRM-горизонта [8], приурочена к глубине 30–50 см. Наиболее вероятно, что именно этим обстоятельством (промерзание и формирование фронта промерзания с длительным периодом «нулевой завесы») определяется некоторое повышение в профиле величин прочности G' до $2,08 \cdot 10^6$ Па на глубине 40–60 см (горизонт CRM1). Как отмечено ранее [34], повышение прочности почвенных контактов при промораживании почв обусловлено дегидратацией и уплотнением почвенных частиц с формированием прочных конденсационных межчастичных взаимодействий. Криометаморфическое оструктурирование в рассматриваемом светлоземе иллювиально-железистом (разрез Р–3) охватывает минеральную часть профиля до глубины 115 см. Не исключено, что горизонты CRM2 (60–70 см) и CRM3 (70–115 см) являются своего рода реликтовыми образованиями, оставшимися от прошлых климатических периодов, характеризующихся более холодными температурными условиями [31]. В настоящее время, в условиях возможного потепления климата, при отсутствии стабильно низких температур в профиле почвы может начаться деградация CRM-горизонтов.

Вниз по профилю разреза Р–3 прочность контактов постепенно снижается, достигая минимальных значений величины G' ($2,50 \cdot 10^5$ Па) в материнской породе С. Значения диапазона упругой деформации и предела пластичной деформации варьируют в пределах 0,00148–0,0033% (LVE-range) и 1,85–3,8% (CROSSOVER) без общей тенденции к понижению или повышению, как это наблюдалось в профиле почв южной (Л–2) и средней (Р–1–П) тайги. Такое поведение реологических свойств почвы Р–3 обусловлено более легким составом породы и низким содержанием обменных оснований в сравнении с текстурно-дифференцированными почвами. Таким образом, активное накопление подвижных органических веществ и альфегумусовых соединений, а также более длительные и мощные процессы промерзания смещают микроструктурные контакты в профиле северотаежного светлозема в сторону более прочных, но хрупких взаимодействий.

Аналогичная картина отмечена и для светлосемяно-иллювиально-железистого почечно-гумусового глееватого крайнесеверной тайги (участок КУ-IV, разрез Р-39). В его профиле при величинах прочности G' до $1,15 \cdot 10^6$ Па, наиболее высокие показатели диапазона упругой деформации (LVE-range 0,0033%) и предела пластичной деформации (CROSSOVER 2,34%) отмечены для верхнего подзолистого горизонта $E_{g,hi}$ (4–7 см), что сопряжено с высоким содержанием здесь органических веществ ($C_{\text{общ}} = 2,0\%$) и незначительным – альфегумусовых соединений (Fe_2O_3 , по Тамму, 0,45%). В системе иллювиально-(гумусово)-железистых горизонтов микропрофиля подзола ВНФ–ВФ повышенная прочность межчастичных контактов (значения модуля упругости G' $1,84 \cdot 10^6$ – $1,52 \cdot 10^6$ Па) также сочетается с минимальными значениями предела пластичной деформации (CROSSOVER 1,01–1,22%) и более низкими по сравнению с горизонтом $E_{g,hi}$ показателями диапазона упругой деформации (LVE-range = 0,00149–0,00150%). Как и в профиле северотаежного светлосемяно, полученные для почвы крайнесеверной тайги данные сопряжены с аккумуляцией в горизонтах ВНФ–ВФ органических веществ ($C_{\text{общ}} 2,6$ – $1,47\%$) и комплексных альфегумусовых соединений железа (Fe_2O_3 , по Тамму, 1,32–0,95%). Максимальные значения прочности межчастичных контактов (G' до $2,29 \cdot 10^6$ Па) при незначительных величинах диапазона упругой деформации (0,00150%) и предела пластичной деформации (CROSSOVER = 1,30%) зафиксированы здесь в средней части профиля – в криометаморфических горизонтах Всrm (17–30 см), CRM1 (33–46 см) и CRM2 (46–60 см). Наиболее вероятно, что это повышение прочности обусловлено процессами промерзания с формированием зоны «нулевой завесы», так как в этих горизонтах, с одной стороны, не происходит накопления железа, а с другой – высокое содержание илистых и глинистых частиц (см. табл. 2) должно, наоборот, приводить к снижению жесткости контактов. Результаты почвенно-температурных наблюдений [37] подтверждают значимость криогенного фактора. Глубина промерзания (включая зону с околонулевыми температурами $0 \pm 0,1^\circ C$) достигает в почве крайнесеверной тайги 50 см. Длится этот период в течение 3,5 месяца. Вниз по профилю величины прочности G' убывают до $1,16 \cdot 10^6$ Па вследствие снижения (или отсутствия) влияния педогенных факторов. Показатели предела пластичной (1,01–1,49%) и диапазона упругой (0,00148–0,0033%) деформации находятся постоянно на низком уровне, что, видимо, обусловлено слабой гидрофильностью глинистых минералов почвообразующих пород аналогично почве участка КУ-III.

В биоклиматических условиях лесотундры (участок КУ-V) отмечается некоторое ослабление миграции по профилю альфегумусовых соединений (см. табл. 2). Формирующийся под подзолистым горизонтом $E_{g,hi}$ иллювиально-железистый горизонт ВФ (15–27 см) характеризуется незначительной аккумуляцией оксалат- и дитионитрастворимых форм железа по сравнению с горизонтами ВНФ–ВФ в северо- (КУ-III) и крайнесеверотаежном (КУ-IV) светлосемяно. Наиболее прочные контакты с максимальными значениями мо-

дуля упругости G' ($2,64 \cdot 10^6$ Pa) в профиле P–4–1 также зафиксированы в верхнем подзолистом горизонте $E_{g,hi}$ (5–15 см). Однако крайне низкие значения предела пластичной (CROSSOVER 0,97%) и диапазона упругой (LVE–range 0,00147%) деформации, полученные для этого горизонта, свидетельствуют о значительной хрупкости этих контактов. Как отмечает Л.П. Аbruкова [41], органические вещества фульватной природы отрицательно влияют на процессы структурообразования, являясь не коагуляторами, а стабилизаторами коллоидной части почв, и, таким образом, способствуют проявлению пылинно-дилатантных свойств при их переувлажнении.

Низкие значения упругости межчастичных контактов сохраняются по всему профилю разреза P–4–1. Некоторое повышение прочности G' (до $1,85 \cdot 10^6$ Pa), отмеченное в горизонте $B_{сгп}$ (27–45 см), наиболее вероятно обусловлено процессами промерзания с формированием на данной глубине фронта промерзания, существующего в течение трех-четырех месяцев [37]. Вниз по профилю прочность контактов G' постепенно убывает (до $1,25 \cdot 10^6$ Pa) с резким снижением величины предела пластичной деформации в подстилающей породе (гор. D, глубина 110–140 см), отличающейся более легким опесчаненным гранулометрическим составом (см. табл. 2). Полученные данные (сравнительно высокие значения прочности контактов практически по всему профилю почвы в сочетании с крайне низкими значениями диапазона упругой деформации и невысокими величинами предела пластичной деформации) свидетельствуют о слабой устойчивости данной почвы к механическим нагрузкам.

Согласно результатам статистической обработки полученных данных, показатель диапазона упругой деформации (LVE-range) положительно коррелирует с содержанием обменных оснований ($p = 0,000001$) и частиц физической глины ($p = 0,007$), отрицательно – с содержанием дитионитрастворимых форм железа ($p = -0,07$). Аналогичная зависимость от содержания обменных оснований ($p = 0,0008$) и частиц физической глины ($p = 0,004$) выявлена и для величины предела пластичной деформации (CROSSOVER). То есть более тяжелая по гранулометрическому составу порода с высоким содержанием обменных оснований способствует увеличению упругого сопротивления почвенной структуры в начале деформационного воздействия, при преодолении которого (по мере увеличения нагрузки) система переходит в упруговязкое или пластичное состояние [17]. Для величины прочности (G') межчастичных почвенных контактов отрицательная корреляционная связь выявлена с содержанием обменных оснований ($p = -0,01$) и положительная – с показателем соотношения общего углерода и общего азота C/N ($p = 0,03$). Получается, что чем шире величина C/N , тем выше прочностные характеристики межчастичных почвенных взаимодействий. В то же время увеличение в породе обменных оснований снижает жесткость почвенных контактов. Известно, что широкие показатели соотношения C/N в подзолистых почвах обусловлены слабой трансформацией органического вещества

с преобладанием фульватного типа гумуса, а также высоким содержанием низкомолекулярных органических веществ [43]. Кроме того, снижению содержания азота в составе почвенного органического вещества способствуют процессы оглеения [44]. К северу возрастает фульватный характер гумуса, усиливается его потечность, что способствует увеличению в профиле почв мощности слоя с более высокими показателями прочности почвенных контактов. В условиях Севера альфегумусовые соединения – основные элементы, принимающие участие в процессе микроагрегатообразования при повышенной влажности и ненасыщенности почв основаниями [45, 46].

Таким образом, реологические исследования таежных почв показали, что при продвижении к северу таежной зоны заметно снижается устойчивость почвенной микроструктуры к механическим воздействиям с формированием прочных, но более хрупких межчастичных взаимодействий. В почвах южной (разрез Л–2) и средней (Р–1–П) тайги жесткие межчастичные контакты со значениями G' более $1,00 \cdot 10^6$ Па приурочены только к верхней части профиля (до глубины 15–34 см), в почве северной тайги (Р–3) – до глубины 70 см, в почвах крайнесеверной тайги (Р–39) и лесотундры (Р–4–1) повышенной прочностью межчастичных взаимодействий отличается весь профиль до глубины более 100 см. В светлосемах интенсивное поступление подвижных органических веществ наряду с активным протеканием глее-альфегумусовых процессов, длительным промерзанием почв, а также более легким гранулометрическим составом почвообразующих пород способствует формированию прочных, но более хрупких межчастичных взаимодействий. Хрупкие слабоупругие контакты с низкой пластичностью обладают узким пределом деформирования, быстро разрушаются при нагрузках, слабо восстанавливаясь в течение длительного времени после их снятия. Этим объясняется склонность северных почв к пльвунности и солифлюкции. В исследуемом нами ряду таежных почв наиболее устойчивые (с наиболее широким диапазоном упругой и пластичной деформации) к механическим нагрузкам межчастичные почвенные взаимодействия формируются в дерново-подзолистых текстурно-дифференцированных почвах южной тайги, чему способствует менее агрессивный состав поступающих из подстилки органических веществ, в состав которых входят гуматы кальция [6]. Полученный вывод согласуется с результатами исследований черноземов Курской области [17] и Алтайского Приобья [15]. Авторы этих работ отмечают рост устойчивости к механическим нагрузкам в почвах, более богатых органическим веществом, а также с высоким содержанием карбонатов в породе. Ими показано, что органическое вещество черноземов выполняет основную структурирующую роль в межчастичных взаимодействиях, повышая устойчивость (водоустойчивость в насыщенном состоянии) и препятствуя переходу почвы в текучее состояние. При уменьшении влажности органическое вещество препятствует формированию прочных (кристаллизационных) связей меж-

ду минеральными частицами почв, обеспечивая тем самым благоприятное агрегатное строение и не позволяя почвенным частицам цементироваться в глыбы [17].

Выводы

Впервые определены реологические характеристики почвенных паст автоморфных таежных подзолистых почв, выполненные при влажности максимального набухания методом амплитудной развертки на реометре MCR-302 («Anton Paar», Австрия).

Реологические особенности автоморфных таежных и лесотундровых почв, обусловленные гидрологическими и климатическими факторами их формирования, наиболее четко проявляются в верхних горизонтах профиля почв, в нижней части профиля в большей мере сохраняются реологические параметры, определяемые физико-химическими и литологическими свойствами почвообразующих пород.

Наиболее прочные межчастичные контакты со значениями G' более $1,00 \cdot 10^6$ Па формируются в горизонтах с высоким содержанием гумусовых веществ и органоминеральных альфегумусовых соединений. В дерново-подзолистой текстурно-дифференцированной почве южной тайги (Л2) – это гумусово-аккумулятивный горизонт АУ, в подзолистой с микропрофилем подзола текстурно-дифференцированной почве средней тайги (Р–1–П) – иллювиальный горизонт микропрофиля подзола EL[hf], в светлосемах иллювиально-железистых северной (Р–3), крайнесеверной (Р–39) тайги и лесотундры (Р–4–1) – горизонты микропрофиля подзола (Eg–BHF–BF). Повышенная прочность структуры обусловлена цементацией почвенных частиц в результате поступления альфегумусовых соединений с формированием жестких межчастичных контактов, а также влиянием процессов промерзания. Воздействие промораживания на реологические свойства почв наиболее четко проявляется в профиле светлосемов, где в области формирования нулевой завесы ($0 \pm 0,1^\circ\text{C}$), т.е. на глубине 30–50 см от поверхности почвы, зафиксирована повышенная прочность межчастичных взаимодействий, обусловленная конденсационным уплотнением частиц в процессе промерзания.

К северу (в направлении от южной тайги к лесотундре) наблюдается усиление прочных, но хрупких межчастичных почвенных взаимодействий вследствие более интенсивных процессов оглеения, а также более мощного промерзания почв. В автоморфных почвах среднее по профилю значение модуля упругости (G') увеличивается от $7,95 \cdot 10^5$ Па в почве южной тайги (Л–2) до $1,69 \cdot 10^6$ Па в почве лесотундры (Р–4–1). К северу снижаются значения предела упругости (со значениями LVE-range менее 0,00328%) и пластичности (CROSSOVER менее 3,48%), что свидетельствует о повышении хрупкости прочных межчастичных взаимодействий. Прочные, но хрупкие межчастичные почвенные контакты обладают низкой структурной устойчи-

востью к механическим нагрузкам, что при повышении влажности может обуславливать проявление тиксотропности или плывуности почв.

Литература

1. Атлас почв Республики Коми / под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. Сыктывкар : ООО «Коми республиканская типография», 2010. 356 с.
2. Шамрикова Е.В., Груздев И.В., Пунегов В.В., Хабибуллина Ф.М., Кубик О.С. Водорастворимые низкомолекулярные органические кислоты в автоморфных суглинистых почвах тундры и тайги // Почвоведение. 2013. № 6. С. 691–697. doi: [10.7868/S0032180X13060099](https://doi.org/10.7868/S0032180X13060099).
3. Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 343 с.
4. Структурно-функциональная организация почв и почвенного покрова европейского Северо-Востока. СПб. : Наука, 2001. 224 с.
5. Орлов Д.С. Гумусовые кислоты и общая теория гумусообразования. М. : Изд-во МГУ, 1990. 325 с.
6. Канев В.В. Параметры оглеения и подзолообразования в почвах на покровных суглинках северо-востока Русской равнины. Екатеринбург : УрО РАН, 2001. 221 с.
7. Классификация и диагностика почв СССР / сост.: В.В. Егоров, В.М. Фридланд, Е.Н. Иванова, Н.И. Розов, В.А. Носин, Т.А. Фриев. М. : Колос, 1977. 224 с.
8. Тонконогов В.Д. Автоморфное почвообразование в тундровой и таежной зонах Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2010. 304 с.
9. Пастухов А.В. О генезисе и классификационном положении автоморфных почв на покровных суглинках в микроэкотоне тундра-лесотундра // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2008. Сер. 3. Вып. 3. С. 117–126.
10. Классификация и диагностика почв России / под ред. Л.Л. Шишова, В.Д. Тонконогова, И.И. Лебедевой, М.И. Герасимовой. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
11. Полевой определитель почв России. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
12. Markgraf W., Horn R., Peth S. An approach to rheometry in soil mechanics: Structural changes in bentonite, clayey and silty soils // Soil Tillage Res. 2006. Vol. 91. PP. 1–14.
13. Mezger T.G. The Rheology Handbook / 3-rd Revised Edition. Hanover, Germany, 2011. PP. 436.
14. Хайдапова Д.Д., Холопов Ю.В., Забоева И.В., Лаптева Е.М. Реологические особенности коагуляционной структуры северотаежных торфянисто-подзолистоглееватых почв Европейского Северо-Востока // Вестник Московского университета. Сер. 17. Почвоведение. 2014. №1. С. 20–25.
15. Шеин Е.В., Болотов А.Г., Хайдапова Д.Д., Милановский Е.Ю., Тюгай З.Н., Початкова Т.Н. Реологические свойства черноземов Алтайского Приобья // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2014. № 8. С. 32–38.
16. Болотов А.Г. Методика измерения реологических свойств почвы с помощью реометра // Дальневосточный аграрный вестник. 2015. № 3. С. 13–17.
17. Хайдапова Д.Д., Честнова В.В., Шеин Е.В., Милановский Е.Ю. Реологические свойства черноземов типичных (Курская область) при различном землепользовании // Почвоведение. 2016. № 8. С. 955–963. doi: [10.7868/S0032180X16080049](https://doi.org/10.7868/S0032180X16080049)
18. Pertile P., Reichert J.M., Gubiani P.I., Holthusen D., Costa A. Rheological parameters as affected by water tension in subtropical soils // Revista Brasileira de Ciência do Solo. 2016. Vol. 40(0). doi: [10.1590/18069657rbcS20150286](https://doi.org/10.1590/18069657rbcS20150286)

19. Stoppe N., Horn R. Microstructural strength of tidal soils – a rheometric approach to develop pedotransfer functions // *J. Hydrol. Hydromech.* 2018. Vol. 66. PP. 87–96. doi: [10.1515/johh-2017-0031](https://doi.org/10.1515/johh-2017-0031)
20. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / под ред. А.И. Таскаева. М. : ДиК; Дрофа, 1997. 116 с.
21. СП 131.13330.2012 Строительная климатология. Актуализированная версия СНиП 23-01-99. М., 2012. 109 с.
22. IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome.
23. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
24. Фукс Г.И., Аbruкова Л.П., Бурибаев Я.Б. Влияние поглощенных оснований на реологические свойства почвообразующих глин // *Почвоведение.* 1973. № 10. С. 70–90.
25. Горбунов Н.И., Аbruкова Л.П. Реологические свойства и минералогический состав слитых почв // *Почвоведение.* 1974. № 8. С. 74–85.
26. Манучаров А.С., Аbruкова В.В., Черноморченко Н.И. Методы и основы реологии в почвоведении. М. : Изд-во МГУ, 1990. 97 с.
27. Русанова Г.В., Денева С.В., Шахтарова О.В. Особенности генезиса автоморфных почв северной лесотундры (юго-восток Большеземельской тундры) // *Почвоведение.* 2015. № 2. С. 145–155. doi: [10.7868/S0032180X15020100](https://doi.org/10.7868/S0032180X15020100)
28. Пастухов А.В. Микроморфологическое строение мерзлотных и длительно сезонно-промерзающих суглинистых почв Европейского Северо-Востока // *Известия Коми научного центра УрО РАН.* 2012. Вып. 4(12). С. 30–39.
29. Лепорский О.Р., Седов С.Н., Шоба С.А., Бганцов В.Н. Роль промораживания в разрушении первичных минералов подзолистых почв // *Почвоведение.* 1990. № 6. С. 112–116.
30. Конищев В.Н., Рогов В.В. Влияние криогенеза на глинистые минералы // *Криосфера Земли.* 2008. Т. XII, № 1. С. 51–58.
31. Русанова Г.В., Лаптева Е.М., Пастухов А.В., Каверин Д.А. Современные процессы и унаследованные педогенные признаки в почвах на покровных суглинках южной тундры // *Криосфера земли.* 2010. Т. XIV, № 3. С. 52–60.
32. Жангуров Е.В., Лебедева (Верба) М.П., Забоева И.В. Микростроение генетических горизонтов автоморфных таежных почв Тимана // *Почвоведение.* 2011. № 3. С. 288–299. doi: [10.1134/S1064229311030203](https://doi.org/10.1134/S1064229311030203)
33. Вершинин П.В. Почвенная структура и условия ее формирования. М. : Изд-во Академии наук СССР, 1958. 187 с.
34. Аbruкова В.В., Манучаров А.С. Реологическая характеристика тундровой поверхностно-глеевой почвы // *Почвоведение.* 1986. № 9. С. 44–52.
35. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (ads.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. 151 p.
36. Дымов А.А., Старцев В.В. Изменение температурного режима подзолистых почв в процессе естественного лесовозобновления после сплошнолесосечных рубок // *Почвоведение.* 2016. № 5. С. 599–608. doi: [10.7868/S0032180X16050038](https://doi.org/10.7868/S0032180X16050038)
37. Каверин Д.А., Пастухов А.В., Жангуров Е.В. Особенности температурного режима светлосемов северотаежных ландшафтов (европейский Северо-Восток России) // *Известия Коми научного центра УрО РАН.* 2016. № 1 (25). С. 23–29.
38. Соколова Т.А., Шоба С.А., Бганцов В.Н., Чернова Г.Н. Преобразования минеральной массы в подзолистых почвах на озерно-ледниковых глинах // *Почвоведение.* 1983. № 1. С. 101–112.

39. Вялов С.С. Реологические основы механики грунтов: учебное пособие для строительных вузов. М. : Высшая школа, 1978. 447 с.
40. Мокиев В.В. Промерзание почв как результативный признак метеорологических показателей холодного периода года (на примере промерзания освоенной и целинной суглинистых почв среднетаежной подзоны Республики Коми) // Вестник Института биологии. 2009. № 5. С. 16–19.
41. Абукурова Л.П. Кинетика процессов тиксотропного структурообразования в почвенных суспензиях // Почвоведение. 1970. № 3. С. 104–114.
42. Азовцева Н.А., Лазарева Е.В., Парфенова А.М., Хайдапова Д.Д., Ключева В.В. Влияние органических веществ на реологическое поведение почв и модельных почвенных систем при различных режимах увлажнения // Современные проблемы изучения почвенных и земельных ресурсов. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2017. С. 66–67.
43. Кононова М.М. Органическое вещество почвы. Его природа, свойства и методы изучения. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 314 с.
44. Зайдельман Ф.Р. Генезис и экологические основы мелиорации почв и ландшафтов : учебник. М. : КДУ, 2009. 448 с.
45. Тюлин А.Ф. Органоминеральные коллоиды в почве, их генезис и значение для корневого питания высших растений. М. : Изд-во АН СССР, 1958. 52 с.
46. Антипов-Каратаев И.Н. Вопросы физикохимии почв и методы исследования. М. : Изд-во АН СССР, 1959. 157 с.

*Поступила в редакцию 15.02.2018; повторно 15.05.2018 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.*

Авторский коллектив:

Холопов Юрий Владимирович – инженер-исследователь отдела почвоведения Института биологии Коми научного центра УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

E-mail: Yuraholopov@yandex.ru

Хайдапова Долгор Доржиевна – доцент, канд. биол. наук, доцент кафедры физики и мелиорации почв факультета почвоведения Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, 1-12).

E-mail: dkhaydapova@yandex.ru

Лаптева Елена Морисовна – доцент, канд. биол. наук, зав. отделом почвоведения Института биологии Коми научного центра УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).

E-mail: lapteva@ib.komisc.ru

For citation: Kholopov YuV, Khaydapova DD, Lapteva EM. Physico-mechanical properties of automorphic taiga soils of the Komi Republic (according to rheological studies). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:24-53. doi: 10.17223/19988591/42/2 In Russian, English Summary

Yuriy V. Kholopov¹, Dolgor D. Khaydapova², Elena M. Lapteva¹

¹*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktывkar, Russian Federation.*

²*Department of Soil Science, Moscow State University, Moscow, Russian Federation.*

Physico-mechanical properties of automorphic taiga soils of the Komi Republic (according to rheological studies)

We carried out rheological studies of automorphic taiga soils formed at silty-loamy rocks in spruce forests to assess their structural-mechanical features determining soil

resistance to the mechanical impact. Soil pits were made at five model sites located in taiga and forest-tundra zones (Table 1 and Fig. 1). Rheological measurements were performed using a module rheometer MCR 302 “Anton Paar” (Austria) by the method of amplitude sweep (oscillating method) using measurement systems plate-by-plate. Rheological properties were assessed according to the following parameters (Fig. 2): the modulus of elasticity (G'), the elastic deformation range - LVE-range (Linear viscoelastic), the modulus of viscosity (G''), and plastic deformation range - CROSSOVER (Flow point) measured using the point of modules crossover ($G'=G''$). We also investigated the main physico-chemical properties of soils: pH, content of organic carbon, exchangeable bases, oxalate- and dinitro-soluble forms of ferrum, and granulometric composition. Temperature regime of soils was studied using loggers “HOBO-U12” (USA) set at the depth of 0-20-50-100 cm.

The clearest rheological features of taiga soils due to their hydrological and climate environment were observed in the upper mineral horizons. In the lower part of the soil profile, rheological parameters determined by physico-chemical and lithological soil properties were clearer. The most stable interparticle contacts with G' over $1.00 \cdot 10^6$ Pa were noticed in the horizons with a high content of labile humic substances of fulvic origin and organic-mineral alphehumic compounds (Table 3 and 4). At site CS-I with soil Folic Albic Retisol, this was humus accumulative horizon AY. In the podzolic soil with podzol microprofile texture-differentiated soil of the middle taiga (site CS-II Folic Albic Retisol), it was illuvial horizon of podzol microprofile EL[hf]. In illuvial ferrous svetlozems (Folic Albic Stagnosols) of the northern (CS-III), far northern taiga (CS-IV) and forest-tundra (CS-V), these were horizons of podzol microprofile (Eg-BHF-BF). An increased stability of the structure was due to the cementation of soil particles as a result of alphehumic compounds intake with the following formation of strong interparticle contacts. Another reason was the seasonal freezing. The impact of freezing on rheological properties of soils was the clearest in svetlozems (Folic Albic Stagnosols). An increased stability of interparticle contacts was found in the area of zero veil ($0 \pm 0.1^\circ\text{C}$) at the depth of 30-50 cm due to condensation sealing of the particles caused by freezing. Moving to the north (from southern taiga to forest tundra), the stability of soil microstructure against mechanical damages decreased due to the formation of strong but fragile interparticle contacts. The mean value of the modulus of elasticity (G') increased from $7.95 \cdot 10^5$ Pa (southern taiga, soil L-2) to $1.69 \cdot 10^6$ Pa (forest tundra, soil P-4-1). LVE-range values decreased when moving to the north (less than 0.00328%). Plastic deformation range CROSSOVER was less than 3.48%, which indicated an increased fragility of strong interparticle contacts. These strong but fragile contacts have low structural stability and demonstrate rapid destruction and slow recovering under extreme mechanical influences.

The paper contains 2 Figures, 3 Tables and 46 References.

Key words: rheology; structurization; cryometamorphic soils; ferrous-illuvial svetlozems; podzolic texture-differentiated soils; Folic Albic Retisol; Folic Albic Stagnosols.

Funding: This work was partially supported by the Project “Revealing the general patterns in the formation and functioning of peat soils in the Arctic and Subarctic sectors of the Russian European Northeast” (No AAAA-A17-117122290011-5), and the RFBR grant No 16-04-01111.

References

1. *Atlas pochv Respubliki Komi* [Soil Atlas of the Komi Republic]. Dobrovol'skiy GV, Taskaev AI, Zaboeva IV editors. Syktyvkar: OOO Komi respublikanskaya tipografiya Publ.; 2010. 356 p. In Russian
2. Shamrikova EV, Gruzdev IV, Punegov VV, Khabibullina FM, Kubik OS. Water-soluble low-molecular-weight organic acids in automorphic loamy soils of the tundra and taiga zones. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(6):654-659. doi: [10.7868/S0032180X13060099](https://doi.org/10.7868/S0032180X13060099)
3. Zaboeva IV. Pochvy i zemel'nye resursy Komi ASSR [Soils and land resources of the Komi ASSR]. Syktyvkar: Komi knizhnoe izdatelstvo Publ.; 1975. 375 p. In Russian
4. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya pochv i pochvennogo pokrova evropeyskogo Severo-Vostoka* [Structural-functional organization of soils and soil cover of the European North-East]. Zaydel'man FR and Zaboeva IV, editors. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2001. 224 p. In Russian
5. Orlov DS. Gumusovye kisloty i obshchaya teoriya gumusobrazovaniya [Humic acids and general theory of humification]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1990. 325 p. In Russian
6. Kanev VV. Parametry ogleeniya i podzoloobrazovaniya v pochvakh na pokrovnykh suglinkakh severo-vostoka Russkoy ravniny [Parameters of gleying and podzol formation of soils on loams in the North-East of the Russian plain]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2001. 221 p. In Russian
7. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR* [Classification and diagnostics of soils of the USSR]. Egorov VV, Fridland VM, Ivanova EN, Rozov NI, Nosin VA and Frieve TA, editors. Moscow: Kolos Publ.; 1977. 224 p. In Russian
8. Tonkonogov VD. Avtomorfnoe pochvoobrazovanie v tundrovoy i taezhnoy zonakh Vostochno-Evropeyskoy i Zapadno-Sibirskoy ravnin [Automorphic soil formation in the tundra and taiga zones of the East European and West Siberian plains]. Moscow: VV Dokuchaev Soil Institute Publ.; 2010. 304 p. In Russian
9. Pastukhov AV. On genesis and classification position of Automorphic soils in silty loams in tundra-forest-tundra microecotone. *Vestnik Sankt-Peterburskogo universiteta. Biologiya = Vestnik of Saint-Petersburg University. Biology*. 2008;3(3):117-126. In Russian
10. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
11. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field guide of soils in Russia]. Moscow: VV Dokuchaev Soil Institute Publ.; 2008. 182 p. Available at: http://soils.narod.ru/download/field_guide_int.pdf (accessed 11.04.2017). In Russian
12. Markgraf W, Horn R, Peth S. An approach to rheometry in soil mechanics: Structural changes in bentonite, clayey and silty soils. *Soil and Tillage Research*. 2006;91:1-14.
13. Mezger TG. The Rheology Handbook. 3-rd Revised Edition. Hanover: Vincentz Network Publ.; 2011. 436 p.
14. Khaydapova DD, Kholopov YuV, Zaboeva IV, Lapteva EM. Rheological features of coagulative structure north taiga peaty podzolic semi-gley soils of the European North East. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2014;69(1):17-22.
15. Shein YV, Bolotov AG, Khaydapova DD, Milanovskiy YY, Tyugay ZN, Pochatkova TN. Rheological properties of the chernozems of the Altai Priobye (the Ob River area)]. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2014;8:32-38. In Russian
16. Bolotov AG. Method of measurement soil rheological properties with a rheometer. *Dal'nevostochnyy agrarnyy vestnik = Far East Agrarian Herald*. 2015;3(35):13-17. In Russian

17. Khaidapova DD, Chestnova VV, Shein EV, Milanovskii EY. Rheological properties of typical chernozems (Kursk oblast) under different land uses. *Eurasian Soil Science*. 2016;49(8):890-897. doi: [10.7868/S0032180X16080049](https://doi.org/10.7868/S0032180X16080049)
18. Pertile P, Reichert JM, Gubiani PI, Holthusen D, Costa A. Rheological parameters as affected by water tension in subtropical soils. *Revista Brasileira de ciência do solo*. 2016;40:e0150286. doi: [10.1590/18069657rbcs20150286](https://doi.org/10.1590/18069657rbcs20150286)
19. Stoppe N, Horn R. Microstructural strength of tidal soils - a rheometric approach to develop pedotransfer functions. *J. Hydrol. Hydromech*. 2018;66:87-96. doi: [10.1515/johh-2017-0031](https://doi.org/10.1515/johh-2017-0031)
20. *Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii* [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology]. Taskaev AI, editor. Moscow: DiK, Drofa Publ.; 1997. 116 p. In Russian
21. *SP 131.13330.2012 Stroitel'naya klimatologiya. Aktualizirovannaya versiya* [Building climatology. Updated version. SNiP 23-01-99]. Moscow: Minregion of the Russia, ZAO "Kodex"; 2012. 109 p. In Russian
22. *IUSS Working Group WRB*. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome. [Electronic resource]. Available at: <http://www.fao.org/3/a-i3794e.pdf> (assessed 29.12.2017)
23. *Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* [Theory and practice of soil chemical analysis]. Vorob'eva LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
24. Fuks GI, Abrukova LP, Buribaev YaB. Vliyanie pogloshchennykh osnovaniy na reologicheskie svoystva pochvoobrazuyushchikh glin [The influence of absorbed bases on rheological properties of soil-forming clays]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1973;10:70-90. In Russian
25. Gorbunov NI, Abrukova LP. Reologicheskie svoystva i mineralogicheskij sostav slityh pochv [Rheological properties and mineralogical composition of compact soils]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1974;8:74-85. In Russian
26. Manucharov AS, Abrukova VV, Chernomorchenko NI. Metody i osnovy reologii v pochvovedenii [Methods and the basics of rheology in soil science]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1990. 97 p. In Russian
27. Rusanova GV, Deneva SV, Shakhtarova OV. Specific features of the genesis of automorphic soils of the northern forest-tundra (southeast of the Bol'shezemel'skaya tundra). *Eurasian Soil Science*. 2015;48(2):128-138. doi: [10.7868/S0032180X15020100](https://doi.org/10.7868/S0032180X15020100)
28. Pastukhov AV. Micromorphological structure of permafrost - affected and seasonally long-term freezing loamy soils of the European northeaste. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN = Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2012;4(12):30-39. Russian
29. Leporskii OR, Sedov SN, Shoba SA, Bgantsov VN. Rol' promorazhivaniya v razrushenii pervichnykh mineralov podzolistykh pochv [Impact of freezing on destroying primary minerals in podzolic soils]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1990;6:112-116. In Russian
30. Konishchev VN, Rogov VV. The influence of cryogenesis on clay - type minerals. *Earth's Cryosphere*. 2008;12(1):51-58. In Russian
31. Rusanova GV, Lapteva EM, Pastukhov AV, Kaverin DA. Modern processes and inherited pedogenic features in soils on mantle loams, southern tundra. *Earth's Cryosphere*. 2010;14(3):52-60. In Russian
32. Zhangurov EV, Zaboeva IV, Lebedeva MP. Microstructure of genetic horizons in automorphic soils of the Timan Ridge. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(3):261-271. doi: [10.1134/S1064229311030203](https://doi.org/10.1134/S1064229311030203)
33. Vershinin PV. Pochvennaya struktura i usloviya ee formirovaniya [Soil structure and conditions of its formation]. Moscow: Akademiy nauk SSSR Publ.; 1958. 187 p. In Russian

34. Abrukova VV, Manucharov AS. Reologicheskaya kharakteristika tundrovoy poverkhnostno- gleevoy pochvy [Rheologic characteristics of tundra surface - gley soil]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1986;9:44-52. In Russian
35. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A.Meyer (ads.). IPCC, Geneva, Switzerland. 151 pp. [Electronic resource]. Available at: https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/SYR_AR5_FINAL_full.pdf (access 02.02.2018).
36. Dymov AA, Startsev VV. Changes in the temperature regime of podzolic soils in the course of natural forest restoration after clearcutting. *Eurasian Soil Science*. 2016;49(5):551-559. doi: 10.7868/S0032180X16050038
37. Kaverin DA, Pastukhov AV, Zhangurov EV. Features of temperature regime in svetlozems of northern taiga landscapes (European northeast of Russia). *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN = Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2016;1(25):23-29. In Russian
38. Sokolova TA, Shoba SA, Bgantsov VN, Chernova GN. Preobrazovaniya mineral'noy massy v podzolistykh pochvakh na ozerno-lednikovyykh glinakh [Transformation of the mineral mass in podzolic soils on glaciolacustrine clays]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1983;1:101-112. In Russian
39. Vyalov SS. Reologicheskie osnovy mekhaniki gruntov: uchebnoe posobie dlya stroitel'nykh vuzov [Rheological fundamentals of soil mechanics: A textbook for institutes of civil engineering]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1978. 447 p. In Russian
40. Mokiyev VV. The freezing of the soil as a sign of effective meteorological parameters of the cold period of the year (for example, freezing development and virgin loamy soil middle taiga subzone of the Republic of Komi). *Vestnik Instituta Biologii Komi NC UrO RAN*. 2009;5:16-19. In Russian
41. Abrukova LP. Kinetika protsessov tiksotropnogo strukturoobrazovaniya v pochvennykh suspensiyakh [Kinetics of tixotropic structure forming processes in soil suspension]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1970;3:104-114. In Russian
42. Azovtseva NA, Lazareva EV, Parfenova AM, Khaydapova DD, Klyueva VV. Vliyanie organicheskikh veshchestv na reologicheskoe povedenie pochv i model'nykh pochvennykh sistem pri razlichnykh rezhimakh uvlazhneniya [Influence of organic substances on rheological behavior of soils and model soil systems at various modes of moistening]. In: *Sovremennye problemy izucheniya pochvennykh i zemel'nykh resursov* [Modern problems of studying soil and land resources (Moscow, Russia, 28-30 November, 2017)]. Moscow: Pochvennyy Institut im. VV Dokuchaeva Publ.; 2017. pp. 66-67. In Russian
43. Kononova MM. Organicheskoe veshchestvo pochvy. Ego priroda, svoystva i metody izucheniya [Soil organic matter. Its nature, properties and methods of study]. Moscow: Akademiy nauk SSSR Publ.; 1963. 314 p. In Russian
44. Zaydel'man FR. Genezis i ekologicheskie osnovy melioratsii pochv i landshaftov: uchebnik [Genesis and ecological bases of land reclamation of soils and landscapes: A Textbook]. Moscow: KDU Publ.; 2009. 448 p. In Russian
45. Tyulin AF. Organo-mineral'nye kolloidy v pochve, ikh genezis i znachenie dlya kornevogo pitaniya vysshikh rasteniy [Organo-mineral colloids in soil, their genesis and significance for root nutrition of higher plants]. Moscow: Akademiy nauk SSSR Publ.; 1958. 52 p. In Russian
46. Antipov-Karataev IN. Voprosy fiziko-khimii pochv i metody issleovaniya [Questions of soil physics and chemistry and research methods]. Moscow: Akademiy nauk SSSR Publ.; 1959. 157 p. In Russian

Received 15 February 2018; Revised 15 May 2018;
Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Authors info:

Kholopov Yuriy V, Research Engineer, Laboratory of Soil Genesis, Geography and Ecology, Soil Science Department, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: Yuraholopov@yandex.ru

Khaidapova Dolgor D, Cand. Sci. (Biol), Assoc. Prof., Department of Soil Physics and Melioration, Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, 1-12 Leninskiye Gory, Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: dkhaydapova@yandex.ru

Lapteva Elena M, Cand. Sci. (Biol), Assoc. Prof., Head of Soil Science Department, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: lapteva@ib.komisc.ru

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 579.264

doi: 10.17223/19988591/42/3

О.Э. Кондакова, И.Д. Гродницкая

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия

Оценка биологической активности музейных культур микроорганизмов-антагонистов и их использование для предпосевной обработки семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) *in vitro*

Исследована антагонистическая и ферментативная активность музейных и выделенных из почв лесных питомников и больших растений антагонистов – микроскопических грибов рода *Trichoderma* и бактерий родов *Bacillus* и *Streptomyces* по отношению к фитопатогенным грибам рода *Fusarium*. Установлено, что все исследуемые антагонисты способны с разной степенью ингибировать рост и развитие изучаемых грибов рода *Fusarium*. Ферментативная активность (хитиназная, липазная, протеиназная) исследуемых антагонистов различна и зависит от таксономической принадлежности. У микромицетов рода *Trichoderma* отмечена средняя и сильная, а у бактерий (*S. lateritius*, *B. atyloliquefaciens*) – средняя и слабая ферментативная активность. Все исследуемые антагонисты в опытах *in vitro* увеличивали массовую всхожесть семян сосны обыкновенной в среднем на 32%. Наибольший ростстимулирующий эффект отмечен при применении *S. lateritius* и *T. longibrachiatum*. Внесение в почву антагониста *T. harzianum* вместе с семенами сосны элиминировало численность фитопатогенных грибов (р. *Fusarium*) под посевами в 2,7–3,3 раза по сравнению с их начальной численностью.

Ключевые слова: фитопатогены; антагонистическая и ферментативная активность; ростстимулирующий эффект; *Trichoderma*; *Bacillus*; *Streptomyces*.

Введение

В настоящее время в лесное хозяйство высокими темпами внедряется биологический метод защиты растений, основанный на использовании микроорганизмов, обладающих антагонистической активностью по отношению к фитопатогенным микроорганизмам и ростстимулирующей – по отношению к растениям [1–2]. Основными кандидатами в биологической защите хвойных являются микроорганизмы-антагонисты фитопатогенов [2–4]. Антагонистические свойства микроорганизмов проявляются за счет выделения различных по составу биологически активных веществ (ферментов, анти-

биотиков, гормонов и т.д.), обладающих высокой физиологической активностью и избирательным действием по отношению к фитопатогенам, а также способностью индуцировать системную резистентность растения-хозяина [2, 5]. Из продуктов метаболизма, выделяемых антагонистами, большое значение имеют ферменты группы гидролаз, так как именно они ответственны за гидролиз различных сложных по строению и составу веществ, например хитина – основного компонента клеточных стенок фитопатогенных грибов [6]. К микроорганизмам-антагонистам относят как бактерии, так и грибы. Часто используемыми антагонистами фитопатогенов являются бактерии родов *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, грибы рода *Trichoderma*. Известно, что эти микроорганизмы способны подавлять рост основных возбудителей болезней семян хвойных в лесных питомниках – грибов рода *Fusarium* [2, 7–8]. По мнению некоторых авторов, результаты испытаний биологической активности штаммов антагонистов, полученные в лабораторных условиях и в открытом грунте, могут значительно различаться, так как микробный антагонизм в почве протекает с учетом многих природных факторов, часто значительно отличаясь от антагонизма тех же микробов на искусственных питательных средах [1–3]. Неоднозначность результатов, полученных в опытах *in vitro* и *in vivo*, связана с различной выживаемостью этих микроорганизмов в почвенном микробном сообществе при различающихся питательных / пищевых ресурсах. Поиск антагонистов должен включать исследования взаимодействия микроорганизмов в контролируемых условиях и в естественной обстановке. Учитывая широкую распространенность грибных болезней семян хвойных в лесных питомниках Сибири, для защиты семян особенно важно подобрать аборигенные штаммы антагонистов, которые способны эффективно снижать численность фитопатогенов и в то же время стимулировать рост и развитие растений для получения качественного посадочного материала в условиях Сибирского региона. Цель исследования – установление биологической активности различных штаммов микроорганизмов с последующей оценкой их влияния на рост и развитие семян сосны обыкновенной.

Материалы и методики исследования

Объектами исследования являлись микроорганизмы-антагонисты и фитопатогенные грибы, выделенные из больных растений и почв лесных питомников Красноярского края и Республики Хакасия, идентифицированные и хранящиеся в музейной коллекции лаборатории микробиологии и экологической биотехнологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск). Два запатентованных штамма-антагониста предоставлены для исследований на лесных культурах Т.И. Громовых (*Trichoderma harzianum* Rifai штамм «Универсальный») и И.И. Гайдашевой (*Streptomyces lateritius* Pridham, штамм 19M/97) из коллекции Сибирского государственного уни-

верситета науки и технологии им. М.Ф. Решетнева (г. Красноярск). Поскольку при хранении на питательных средах продолжительное время микроорганизмы способны терять некоторые свои свойства, то для подтверждения их биологической активности, перед применением в полевых опытах, предварительно проводили лабораторные испытания. В опытах использовали микромицеты р. *Trichoderma* (*T. harzianum*, *T. longibrachiatum* и *T. lignorum*) и р. *Fusarium* (*F. oxysporum*, *F. moniliforme*, *F. proliferatum*, *F. moniliforme* var. *annullatum*, *F. oxysporum*) и бактерии (*S. lateritius* и *B. amyloliquefaciens*). Перед исследованиями проведена таксономическая / видовая идентификация выделенных из почв и больных растений микроорганизмов-антагонистов и фитопатогенных грибов на основании морфологических методов и молекулярно-генетического метода – анализ последовательности ДНК (в ЦКП «Геномика», г. Новосибирск).

Определение таксономического положения грибов рр. *Trichoderma* и *Fusarium* первоначально осуществляли по морфолого-культуральным признакам, для чего колонии грибов выращивали на сусло-агаре и затем под микроскопом («Микмед 2», Россия), при увеличении 10×40 и 10×100, снабженным устройством для фазово-контрастной микроскопии КФ-4М («ЛОМО», Россия), изучали морфологию мицелия и конидиеносцев. Видовую принадлежность грибов уточняли проведением полимеразной цепной реакции (ПЦР) с последующим секвенированием фрагментов рибосомной ДНК [9]. На первом этапе проводили ПЦР, позволяющую выявить полиморфизм в краевых областях локуса ДНК (местах посадки праймеров). Для установления видовой принадлежности изолятов провели прямой анализ нуклеотидных последовательностей секвенированием региона рДНК, включающего следующие последовательности локусов: 18S рРНК, ВТС1, 5,8SpРНК, ВТС2, 28SpРНК. Результаты секвенирования в формате FASTA использовали для идентификации видов с помощью программы BLAST в Генбанке NCBI и проверяли в международной базе данных Index Fungorum. Идентификацию *B. amyloliquefaciens* осуществляли секвенированием нуклеотидной последовательности генов на основе выявления 16S рРНК по Сэнгеру.

Наличие антагонистической активности у *T. harzianum*, *T. lignorum*, *T. longibrachiatum*, *S. lateritius* и *B. amyloliquefaciens* по отношению к фитопатогенным грибам рода *Fusarium* определяли классическим методом двойных (встречных) культур [10–13]. Для этого в центр чашки Петри с картофельно-сахарозным агаром (КСА) помещали агаризованный блок (18 мм) с предварительно выращенным грибным фитопатогеном. Вокруг блока бактериологической петлей с суспензией антагониста проводили круг диаметром 6 см (предполагаемая зона для роста фитопатогена) и инкубировали в течение 72 ч при температуре 22°C. Контролем служили чашки с блоком фитопатогена в центре без антагониста [13]. Степень ингибирования (СИ) роста патогена подсчитывали по следующей формуле [12–13]:

$$\text{СИ} = (1 - (A/B)) \times 100,$$

где А – диаметр колонии фитопатогенного гриба в опыте, мм; В – диаметр колонии фитопатогенного гриба в контроле, мм. Регистрацию результатов проводили на 5-е, 10-е сутки после начала эксперимента. Визуально отмечали характер роста антагониста и изменение цвета, плотности и толщины колоний фитопатогена [13].

Литическую активность антагонистов определяли с помощью экспрестестов: наличие липазы – на желточном агаре, хитиназы – на синтетической среде с хитином, протеиназы – на молочном агаре. О способности антагониста продуцировать экзофермент судили по наличию маслянистого перламутрового слоя над и вокруг колонии (2-недельной) (тест на липазу); образованию зоны просветления вокруг колонии (тест на хитиназу и протеиназу) [13].

В лабораторных экспериментах проверяли ростстимулирующие свойства антагонистов на семенах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), предварительно обработав их водными суспензиями этих антагонистов. Для этого наращивали биомассу исследуемых микроорганизмов на плотных питательных средах в чашках Петри (микромицеты – на сусло-агаре, актиномицеты – на крахмало-аммиачном агаре, бактерии рода *Bacillus* – на мясо-пептонном агаре), инкубировали в течение 72 ч в термостате при температуре 27°C до стадии активного спорулирования. Затем смывом получали водную суспензию клеток (бактерий) или конидий (грибов) с титром (10^8 клеток (конидий) / мл) согласно методам [10]. Лабораторную всхожесть семян сосны обыкновенной определяли по стандартной методике [14]. Перед обработкой семян сосны водными суспензиями антагонистов их предварительно замачивали в 0,05%-ном растворе $KMnO_4$ в течение 18 ч и оставляли просохнуть при комнатной температуре. Затем семена замачивали в водных суспензиях антагонистов (10^7 спор/г) на 2 часа и в стерильной воде (контроль) на то же время. Обработка семян сосны $KMnO_4$ способствовала гибели вегетативных клеток многих бактерий и грибов, существенно уменьшив общую микробную численность и, тем самым, позволив развиваться популяциям микробов-антагонистов на их поверхности. Предварительные опыты показали, что марганцово-кислый калий не оказывал негативного влияния на микроорганизмов-антагонистов [15].

После просушки семена сосны высевали в заранее подготовленные пластиковые кюветы с темно-серой почвой, взятой на опытном лесопитомнике и характеризующейся высоким плодородием, высевали по 50 семян на кювету в трехкратной повторности. Лабораторный эксперимент для оценки ростстимулирующих свойств антагонистов на семенах сосны обыкновенной проводили в течение 40 дней при комнатной температуре и систематическом (каждые 2 дня) поливе. Учитывали всхожесть семян (общее число проросших семян за весь период исследования, выраженное в процентах от общего числа семян, взятых для проращивания) и количество проростков (число живых проростков в день подсчета) сосны в каждом варианте

опыта. Поведены следующие варианты обработки семян: контроль (H_2O); *T. harzianum*; *T. longibrachiatum*; *S. lateritius*; *B. amyloliquefaciens*.

Особенности взаимоотношений между антагонистами и фитопатогенами (развитие / подавление) в почве проверяли следующим образом: в пластиковые кюветы с посевами семян сосны, обработанных водной суспензией *T. harzianum*, методом полива вносили 50 мл водной суспензии грибов р. *Fusarium*, титр которых выше, чем у антагониста (10^9 конидий / мл). Численность фитопатогенов и триходермы на 1 г почвы определяли методом высева почвенной суспензии на среду Чапека в чашки Петри и подсчета выросших колоний каждые пять дней [14].

Результаты исследования и обсуждение

Рядом исследователей отмечается потеря биологической активности у штаммов при длительном хранении и периодических пересевах на питательные среды. В этой связи, хранящиеся в музее ИЛ СО РАН выделенные из почв питомников микробы-антагонисты, в лабораторных условиях проверяли на наличие антагонистической и ферментативной активности. Перед экспериментами у выделенных изолятов определяли видовую принадлежность с помощью морфологических показателей (макро- и микроконидии, наличие перегородок у макроконидий, хламидоспоры) и уточняли видовую принадлежность молекулярно-генетическим анализом ДНК у грибов на основе последовательности нуклеотидов 18S рРНК, у бактерии на основе 16S рРНК.

Антагонистическая и ферментативная активность исследуемых микробов-антагонистов. Для оценки степени проявления антагонистической активности и механизмов действия на фитопатогены исследовали влияние антагонистов (*T. harzianum*, *T. lignorum*, *T. longibrachiatum*, *S. lateritius* и *B. amyloliquefaciens*) на пять штаммов фитопатогенных грибов рода *Fusarium* (*F. oxysporum*, *F. moniliforme*, *F. proliferatum*, *F. moniliforme* var *annullatum*, *F. oxysporum* В3) в лабораторных условиях (*in vitro*) методом двойных культур. Результаты исследований показали, что в контроле все патогены интенсивно разрастались и занимали практически всю площадь чашки Петри, в среднем диаметр их колоний составил 6,44 см, при этом они образовывали хорошо развитый воздушный мицелий с ярким пигментом (*F. proliferatum*, *F. oxysporum* В3). Большинство антагонистов сдерживали рост и развитие фитопатогенов, у которых в некоторых случаях терялась способность образовывать развитый воздушный мицелий и вырабатывать пигмент (табл. 1). По результатам микроскопирования и визуального скрининга антагонистической активности исследуемых штаммов по отношению к грибам рода *Fusarium* отмечали два механизма воздействия: 1) образование зоны антагонистического действия – зона сдерживания роста патогена (антагонизм); 2) гиперпаразитизм – использование антагонистом патогена

в качестве субстрата, захват большой площади питательной среды и рост на патогене. Отмечено, что все три микромицета р. *Trichoderma* способны к гиперпаразитизму, при этом *T. harzianum* и *T. longibrachiatum* – к *F. oxysporum*, *F. moniliforme* и *F. proliferatum*, а *T. lignorum* – к *F. moniliforme*, *F. proliferatum*. Гриб *T. harzianum* проявлял максимальную степень подавления роста (разница диаметров колоний фитопатогенного гриба в опыте и контроле, выраженная в процентах) у *F. oxysporum* и *F. proliferatum* с эффектом гиперпаразитизма на 10-е сутки (степень ингибирования 100%). По отношению к *F. moniliforme* var *annullatum* и *F. oxysporum* уже на 5-е сутки степень ингибирования составляла 59 и 53%, на 10-е – 84% (см. табл. 1). Ингибирование роста *F. moniliforme* меньше других – 7–22% (на 5-е и 10-е сутки соответственно) (см. табл. 1). Кроме того, грибы *F. oxysporum*, *F. proliferatum*, *F. moniliforme* var *annullatum* в присутствии антагонистов (триходермы) не образовывали плотного воздушного мицелия по сравнению с контрольными.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Степень ингибирования роста колоний грибов р. *Fusarium* антагонистами, %
[Degree of *Fusarium* colonies growth inhibition (ID) by antagonists, %]

Штаммы-антагонисты [Antagonistic strains]	<i>Fusarium oxysporum</i>		<i>Fusarium moniliforme</i>		<i>Fusarium proliferatum</i>		<i>Fusarium moniliforme</i> var <i>annullatum</i>		<i>Fusarium oxysporum</i> В3	
	сутки [days]		сутки [days]		сутки [days]		сутки [days]		сутки [days]	
	5	10	5	10	5	10	5	10	5	10
<i>Streptomyces lateritius</i>	18	0	0	0	15	0	21	0	20	0
<i>Trichoderma harzianum</i>	30	100	7	22	47	100	59	84	53	84
<i>Trichoderma lignorum</i>	21	41	19	19	46	100	62	56	49	67
<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	39	41	29	38	61	74	77	100	61	73
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	25	31	16	47	44	54	36	41	56	64

Микромицет *T. lignorum* проявлял гиперпаразитизм к штаммам *F. moniliforme* на 5-е сутки и *F. proliferatum* – на 10-е сутки с максимальной степенью ингибирования (100%) (см. табл. 1). В вариантах с *F. oxysporum*, *F. moniliforme* var *annullatum*, *F. oxysporum* В3 зафиксировано проявление гиперпаразитизма, гриб *T. lignorum* образовывал плотный валик из мицелия вокруг колоний патогенов, степень ингибирования роста которых на 10-е сутки составила 41, 56 и 67% соответственно. Отмечено, что во всех вариантах опыта *T. lignorum* образовывал хорошо развитый воздушный мицелий с окраской от белого до желто-зеленого цвета и ингибировал рост воздушного мицелия у *F. oxysporum* и *F. moniliforme* var *annullatum*.

Микромицет *T. longibrachiatum* проявлял антагонизм по отношению к *F. moniliforme*, *F. moniliforme* var *annullatum* и *F. oxysporum* ВЗ уже на 5-е сутки. Максимальную степень ингибирования роста *F. moniliforme* var *annullatum* (100%) и *F. proliferatum* (74%) наблюдали на 10-е сутки (см. табл. 1). Наиболее устойчивым к воздействию *T. longibrachiatum* оказался *F. moniliforme*, у которого на 10-е сутки отмечена минимальная СИ (13%). Отмечено слабое развитие мицелия у *F. oxysporum* при выращивании двойной культуры с антагонистом, а при выращивании антагониста с *F. oxysporum* ВЗ последний терял способность образовывать яркий фиолетово-розовый пигмент. Антагонистическая активность бактерий по отношению к фитопатогенам значительно ниже, чем у триходермы (см. табл. 1). Самую низкую СИ к грибам рода *Fusarium* проявил штамм *S. lateritius*. Максимальная степень ингибирования роста патогенов 15–21% наблюдалась на 5-е сутки, затем воздействие антагониста прекращалось (см. табл. 1). При этом только у *F. oxysporum* наблюдали слабо развитый воздушный мицелий, у остальных изолятов отмечали хорошо развитый мицелий и способность образовывать яркий розово-фиолетовый пигмент.

Фунгистатическое воздействие на все патогены рода *Fusarium* со стороны бактерий *B. amyloliquefaciens* проявлялось как на 5-е, так и на 10-е сутки (см. табл. 1). Наибольшая активность антагониста зарегистрирована по отношению к *F. proliferatum* и *F. oxysporum* ВЗ на 10-е сутки (54 и 64%). Менее всего *B. amyloliquefaciens* подавлял рост *F. oxysporum*, ингибирование которого отмечено только на 10-е сутки (31%) (см. табл. 1). При совместном выращивании бацилл и патогенов в двойной культуре *F. proliferatum* и *F. oxysporum* ВЗ выделяли пигмент, а у *F. proliferatum* подавлялось развитие воздушного мицелия.

В результате проведенных исследований установлено, что микробы-антагонисты показали разную степень ингибирования в зависимости от времени инкубирования (5-е или 10-е сутки) и вида патогена. Отмеченные у микромицетов рода *Trichoderma* способности к антагонизму и гиперпаразитизму свидетельствуют о полифункциональном механизме воздействия на патогены – они способны не только сдерживать и подавлять рост грибов р. *Fusarium* посредством выделения антагонистических веществ, но также способны использовать их мицелий в качестве субстрата. Известно [16–19], что грибы рода *Trichoderma* являются гиперпаразитами по отношению ко многим фитопатогенным микромицетам. Ингибирование роста патогенов обусловлено способностью микопаразита гидролизовывать клеточные стенки грибов-хозяев и использовать их в качестве субстрата за счет продуцируемых ферментов и выделяемых токсинов.

У исследуемых антагонистов проверяли активность образования литических ферментов, с помощью которых осуществляется способность к гиперпаразитизму. Именно литические ферменты, как известно, ответственны за способность антагонистов не только гидролизовывать сложные органические соединения, давая им преимущества, но и гидролизовывать клеточные

стенки патогенов, используя их как субстрат. Исследовали штаммы антагонистов на наличие трех основных литических ферментов – хитиназы, липазы и протеиназы. Липаза – широко распространенный в живых организмах термостабильный фермент, относящийся к классу гидролаз, катализирует расщепление сложноэфирных связей в липидах, необходим для гидролиза молекул триацилглицеридов с образованием диглицеридов, моноглицеридов, жирных кислот и глицерина; катализирует реакцию этерификации и переэтерификации [16–17]. В результате исследований три антагониста из пяти показали наличие липазной активности: сильной – *T. harzianum* и средней – *S. lateritius*, *T. lignorum* (табл. 2).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Способность к образованию литических ферментов у испытуемых антагонистов
[Ability to produce lytic enzymes in tested antagonists]

Штаммы [Strains]	Активность фермента [Enzyme activity]		
	Липаза [Lipase]	Протеиназа [Proteinase]	Хитиназа [Chitinase]
<i>Streptomyces lateritius</i>	+++	++++	–
<i>Trichoderma harzianum</i>	++++	+++	++++
<i>Trichoderma lignorum</i>	+++	–	+++
<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	–	+	++++
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	–	+	+

Примечание. Степень проявления ферментативной активности определяли визуально: – отсутствие; + очень слабая; ++ слабая; +++ средняя; ++++ сильная.

[*Note.* Degree of enzyme activity expression was defined visually: - absence; + very weak; ++ weak; +++ average; ++++ strong].

Еще один важный фермент, выделяемый микроорганизмами, – хитиназа отвечает за деградацию хитина до мономеров и N-ацетилглюкозаминов. Благодаря хитиназе микроорганизмы способны деградировать хитин, распространенный в живых организмах, размягчая клеточную стенку грибов и делая возможным их использование в качестве субстрата [20]. В литературе есть данные, что представители родов *Bacillus*, *Streptomyces*, *Trichoderma* обладают хитинолитической активностью, но наиболее активными деструкторами хитина являются именно актиномицеты. Результаты экспресс-тестов показали, что наиболее высокой хитиназной активностью обладают *S. lateritius*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum*, средней – *T. lignorum*, что согласуется с литературными данными [21]. У бактерий *B. amyloliquefaciens* отмечена довольно слабая хитиназная активность (см. табл. 2).

За гидролиз казеина отвечают протеолитические ферменты (протеиназы). Протеиназы – экзоферменты микроорганизмов и растений, катализируют гидролитическое расщепление белков растительных и животных остатков и органического удобрения до полипептидов, а затем до аминокислот, действуя на пептидную связь [8, 22]. Результаты тестирования исследуемых ми-

кроорганизмов показали, что сильной протеиназной активностью обладали *S. lateritius* и *T. harzianum*, слабой – *B. amyloliquefaciens* и *T. longibrachiatum*, а гриб *T. lignorum* вовсе утратил способность вырабатывать этот фермент (см. табл. 2). Способность к гиперпаразитизму и высокая хитиная активность микромицетов рода *Trichoderma*, указывают на их потенциальные возможности к гидролизу клеточных стенок фитопатогенов.

Влияние предпосевной обработки семян на рост и развитие проростков сосны обыкновенной *in vitro*. Ранее нами показано, что микроорганизмы, обладающие антагонистической активностью, способны стимулировать рост и развитие растений, а также изменять почвенную микробиоту, тем самым улучшая фитосанитарное состояние почвы и семян хвойных в искусственных фитоценозах [23–24]. В наших исследованиях особое значение придавалось использованию аборигенных штаммов антагонистов, так как их биологическая активность непосредственно связана с местом обитания и со всем почвенным комплексом в целом.

Основываясь на результатах антагонистической и ферментативной активности исследуемых антагонистов, в опытах *in vitro* проводили их испытания на способность стимулировать прорастание семян сосны обыкновенной. Результаты опыта по влиянию микробной обработки на всхожесть семян, рост и развитие проростков сосны показали, что обработка всеми антагонистами стимулировала прорастание семян сосны по сравнению с контролем (рис. 1). Это сказалось как на всхожести семян, так и на количестве проростков в конце эксперимента. Максимальную всхожесть семян сосны обыкновенной отмечали в варианте с *T. longibrachiatum*, а наибольшее количество проростков к концу эксперимента – в вариантах *S. lateritius*, *T. longibrachiatum* и *T. harzianum*, что превышало контроль в 1,2–1,4 раза (см. рис. 1).

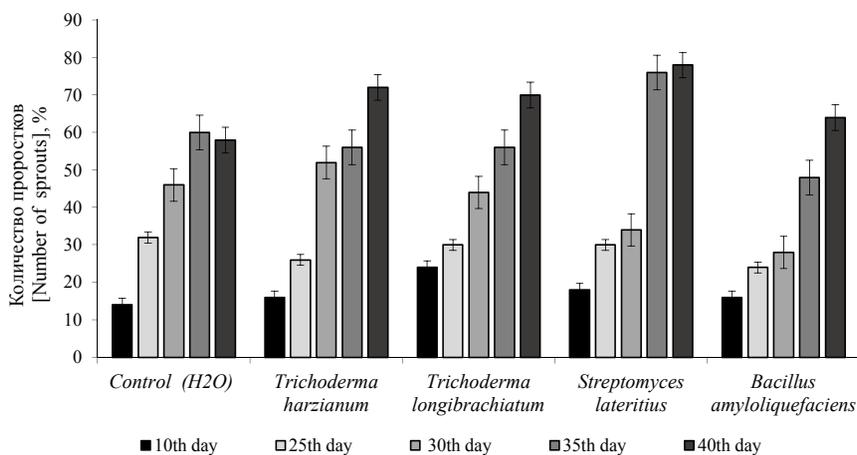


Рис. 1. Средняя арифметическая количества проростков сосны обыкновенной в течение 40 дней эксперимента при различных вариантах обработки семян, %
 [Fig. 1. Arithmetic mean of the number of Scots pine sprouts during 40 days of the experiment with different seed treatment types, %]

Исследование взаимоотношений между разными грибами в лабораторных условиях дает возможность изучать влияние отдельных факторов окружающей среды на гиперпаразитизм в почве. Поскольку изучение влияния всех природных факторов на взаимоотношения между грибами представляется маловероятным, в наших экспериментах проведены количественные учеты грибов р. *Fusarium* в ризосфере проростков с учетом воздействия на них антагониста *T. harzianum*. Путем высева почвенных суспензий на чашки Петри с питательной средой Чапека регистрировали снижение численности грибов р. *Fusarium*. К концу опыта численность популяций фитопатогенов уменьшилась в 2,7–3,3 раза по сравнению с начальной численностью за счет гиперпаразитизма триходермы, что уже не влияло на поражаемость проростков сосны обыкновенной. В то же время снизилась и численность внесенного антагониста *T. harzianum* в 1,6 раза в связи с уменьшением субстрата (фитопатогенов) и процессами восстановления структуры микробного пула в почве (рис. 2).

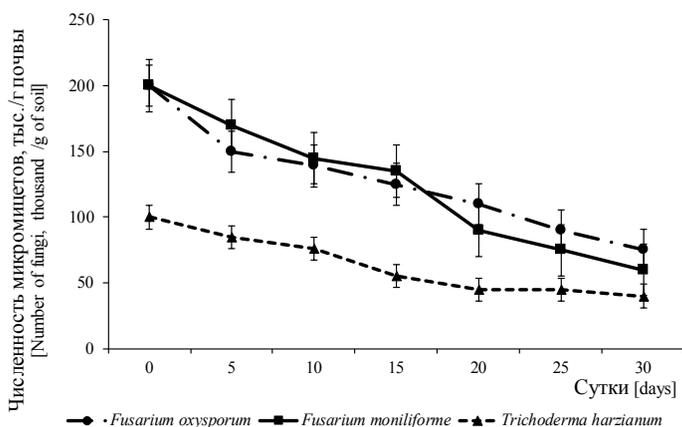


Рис. 2. Изменение численности фитопатогенных микромицетов р. *Fusarium* под воздействием антагониста *Trichoderma harzianum* [Fig. 2. Changes in the number of *Fusarium* phytopathogenic micromycetes under the influence of *Trichoderma harzianum* antagonist]

Положительные результаты испытаний музейных культур микроорганизмов-антагонистов, полученные в опытах *in vitro*, дают основание полагать, что внесение этих антагонистов вместе с семенами хвойных в почвы лесных питомников позволит увеличить выход и улучшить качество посадочного материала.

Выводы

1. Установлено, что музейные культуры микроорганизмов обладали различной антагонистической активностью по отношению к фитопатогенным

грибам рода *Fusarium*. Микромицеты р. *Trichoderma* проявляли в 2–5 раз более высокую степень ингибирования (до 100%) роста патогенов, чем бактерии, демонстрировали неравномерный избирательный (видовой) гиперпаразитизм по отношению к патогенам, активно разрастаясь на поверхности колоний последних.

2. Способность к продуцированию литических ферментов у антагонистов различалась в зависимости от таксономической принадлежности: *T. harzianum* проявлял высокую активность всех трех ферментов, *T. lignorum*, *S. lateritius* – высокую липазную, *T. longibrachiatum* – эндохитиназную, *S. lateritius* – протеиназную активность. У *B. amyloliquefaciens* отмечали слабую хитиназную и протеиназную активность.

3. Исследуемые антагонисты обладали ростстимулирующей способностью (*in vitro*), что отразилось на прорастании семян сосны обыкновенной. Максимальную всхожесть семян сосны отмечали в варианте с *T. longibrachiatum*, а наибольшее количество проростков к концу эксперимента – в вариантах *S. lateritius*, *T. longibrachiatum* и *T. harzianum*, что превышало значения в контроле в 1,2–1,4 раза.

4. Внесение *T. harzianum* вместе с семенами сосны обыкновенной привело к уменьшению численности фитопатогенных грибов (р. *Fusarium*) в 2,7–3,3 раза.

Литература

1. Павлюшин В.А., Тютюрев С.Л., Попова Э.В. Новые комплексные биопрепараты для защиты овощных культур от грибных и бактериальных болезней // Биотехнология. 2010. № 4. С. 69–80.
2. Suprapta D.N. Potential of microbial antagonists as biocontrol agents against plant fungal pathogens // J.ISSAAS. 2012. № 18 (2). PP. 1–8.
3. Yilmaz M., Soran H., Beyatli Y. Antimicrobial activities of some *Bacillus* spp. strains isolated from the soil // Microbiological research. 2006. № 161. PP. 127–131.
4. Krid S., Rhouma A. *Pseudomonas savastanoi* endophytic bacteria in olive tree and antagonistic potential of strains of *Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis* // Journal of plant pathology. 2010. № 92. PP. 335–341.
5. Iasona G.R., Taylorb J., Helferb S. Community-based biotic effects as determinants of tree resistance to pests and pathogens // Forest Ecology and Management. 2018. № 417. PP. 301–312.
6. Яруллина Л.Г., Ахатова А.Р., Касимова Р.И. Гидролитические ферменты и их белковые ингибиторы в регуляции взаимоотношений растений с патогенами // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 2. С. 205–217.
7. Раднагуруева А.А., Лаврентьева Е.В. Внеклеточная протеазная активность в природных образцах термальных источников Прибайкалья // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Науки о Земле / под ред. М.Ю. Дьякова. 2009. Т. 2, № 2. С. 162–166.
8. Богданова А.И., Титова Ю.А. Антагонистическая активность штаммов *Trichoderma asperellum* – продуцентов мультikonверсионных биопрепаратов // Вестник защиты растений. 2014. № 1. С. 48–52.

9. Barret M., Morrissey J.P., O’Gara F. Functional genomics analysis of plant growth-promoting rhizobacterial traits involved in rhizosphere competence // *Biol Fertil Soils*. 2011. № 47. PP. 729–743.
10. Regalado A.P., Pinheiro C., Vidal S. The *Lupinus albus* class-III chitinase gene, IF3, is constitutively expressed in vegetative organs and developing seeds // *Planta*. 2000. № 210. PP. 543–550.
11. Cullimore J.V., Ranjeva R., Bono J.J. Perception of lipochitooligosaccharidic Nod factors in legumes // *Trends Plant Sci*. 2001. № 6. PP. 24–30.
12. Montealegre J.R. Selection of bioantagonistic bacteria to be used in biological control of *Rhizoctonia solani* in tomato // *Electronic Journal of Biotechnology*. 2003. № 6 (2). PP. 115–127.
13. Асатурова А.М., Дубяга В.М. Отбор агентов биологического контроля для защиты озимой пшеницы от возбудителей фузариоза // *Научный журнал Кубанского государственного университета*. 2012. № 75. С. 824–835.
14. Практикум по микробиологии / под ред. А.И. Нетрусова. М. : Academia, 2005. 603 с.
15. Grodnitskaya I.D., Sorokin N.D. Application of microbes to the soils of Siberian tree nurseries // *Eurasian Soil Science*. 2007. Vol. 40, № 3. PP. 329–334.
16. Duffy B., Schouten A., Raijmakers J.M. Pathogen sele-defense: mechanism to counteract microbial antagonism // *Annu. Rev. Phytopathol*. 2003. № 41. PP. 501–538.
17. De la Cruz-Quiroz R., Robledo-Padilla F., Aguilar C.N., Roussos S. Forced aeration influence on the production of spores by *Trichoderma* strains // *Waste Biomass Valor*. 2017. № 8. PP. 2263–2270.
18. Шеламова С.А., Тырсин Ю.А. Индукция биосинтеза липаз микромицетом // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2012. № 1 (137). С. 172–176.
19. Литовка Ю.А., Савицкая А.Г., Рязанова Т.В. Видовой состав и фитотоксичные свойства микромицетов рода *Fusarium*, распространенных в лесных питомниках средней и южной Сибири // *Хвойные бореальной зоны*. 2011. № 3–4. С. 233–236.
20. Avramenko S.V., Galynkin V.A. Features of biosynthesis of chitinolytic enzymes by *Streptomyces griseus* var. *streptomycini* // *Applied biochemistry and microbiology*. 2010. № 4. PP. 405–408.
21. Bußwinkel F., Goni O., Cord-Landwehr S., O’Connell S., Moerschbacher B. Endochitinase 1 (Tv-ECH1) from *Trichoderma virens* has high subsite specificities for acetylated units when acting on chitosans // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2018. № 114. PP. 453–461.
22. Denga J.-J., Huang W.-Q., Lia Z.-W., Lua D.-L., Zhangb Y., Luo X. Biocontrol activity of recombinant aspartic protease from *Trichoderma harzianum* against pathogenic fungi // *Enzyme and Microbial Technology*. 2018. № 112. PP. 35–42.
23. Yakimenko E.E., Grodnitskaya I.D. Effect of *Trichoderma* fungi on soil micromycetes that cause infectious conifer seedling lodging in Siberian tree nurseries // *Microbiology*. 2000. Vol. 69, № 6. PP. 726–729.
24. Гродницкая И.Д., Кондакова О.Э., Терещенко Н.Н. Влияние микробов-антагонистов на биогенность почвы и сохранность семян хвойных в искусственных фитocenозах // *Сибирский лесной журнал*. 2016. № 6. С. 13–25.

Поступила в редакцию 15.10.2017 г.; повторно 21.12.2017 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.

Авторский коллектив:

Кондакова Оксана Эриковна – м.н.с., лаборатория микробиологии и экологической биотехнологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28).
E-mail: koeandkoe@mail.ru

Гродницкая Ирина Дмитриевна – д-р биол. наук, доцент, зав. лабораторией микробиологии и экологической биотехнологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28).
E-mail: igrod@ksc.krasn.ru

For citation: Kondakova OE, Grodnitskaya ID. Biological activity assessment of museum cultures of antagonist microorganisms and their use for presowing treatment of Scots pine seeds (*Pinus sylvestris* L.) *in vitro*. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:54-68. doi: 10.17223/19988591/42/3. In Russian, English Summary

Oksana E. Kondakova, Irina D. Grodnitskaya

VN Sukachev Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

Biological activity assessment of museum cultures of antagonist microorganisms and their use for presowing treatment of Scots pine seeds (*Pinus sylvestris* L.) *in vitro*

The microbiological method is applied for the purpose of artificial forest regeneration, as the most effective method of protecting forest planting material grown in forest nurseries. At present, literature data contain many examples of using species and genera of microorganisms belonging to different taxa in order to protect plants. The aim of the research was to establish biological (antagonistic, enzymatic and growth-stimulating) activity of the museum microorganism cultures belonging to different taxonomic groups (bacteria, fungi), and to assess their influence on the growth and development of Scots pine seeds *in vitro* and a decrease in the number of phytopathogenic fungi.

We isolated previously selected microorganisms from the nursery soils; these microorganisms belong to different taxonomic groups, namely, *Trichoderma* micromycetes (*T. harzianum*, *T. longibrachiatum*, and *T. lignorum*), *Streptomyces lateritius* bacteria, *Bacillus amyloliquefaciens*, as well as phytopathogenic *Fusarium* fungi (*F. oxysporum*, *F. moniliforme*, *F. proliferatum*, *F. moniliforme var annulatum*, and *F. oxysporum* B3). Antagonistic activity of microbial strains was determined by the dual culture method, and the presence of enzymatic activity (lipase, proteinase and chitinase) of the tested strains was observed by qualitative express tests. We studied the growth-promoting activity by soaking pine seeds in aqueous suspensions of antagonists (10^6 spores/ml) (Pegalado, 2000; Cullimore, 2001; Montealegre, 2003; Asaturova, 2012).

The results of the research showed that the investigated microorganisms (fungi, actinobacteria and bacteria) are biologically active. The most powerful antagonists were micromycetes of *T. harzianum*, *T. lignorum*, and *T. longibrachiatum*, which are also capable of exhibiting mycophilic properties (hyperparasitism). Thus, *T. longibrachiatum* showed mycophilia against three strains: *F. moniliforme*, *F. moniliforme var annulatum*, and *F. oxysporum* B3, whereas *T. harzianum* and *T. lignorum* did against two: *F. moniliforme* and *F. proliferatum*; the degree of phytopathogen inhibition (ID) varied from 30 to 100% (See Table 1). The strain of *B. amyloliquefaciens* bacterium was less active, the DI was 41.4%, on the average, and the slowest antagonistic properties were exhibited by actinobacterium *S. lateritius* - 14.8%, on the average. The investigation of the presence of the main hydrolytic enzymes (a hitinaze, a lipase, protease) showed that *Trichoderma* micromycetes had the average and strong hydrolytic activity (*T. harzianum* and *T. longibrachiatum*), and bacteria (*S. lateritius*, *B. amyloliquefaciens*) had the average and weak hydrolytic activity (See Table 2). Also, all the investigated strains

improved Scots pine seed germination, while the strains of *B. amyloliquefaciens* and *T. longibrachiatum* showed the greatest growth-promoting activity (See Figures). Thus, we found that the investigated strains (*T. harzianum*, *T. lignorum*, *T. longibrachiatum*, *S. lateritius*, and *B. amyloliquefaciens*) had a high antagonistic activity, and *Trichoderma* micromycetes revealed the ability for mycoparasitism. The high biological (enzymatic, antagonistic, growth-stimulating) activity of the studied strains of microorganisms makes them effective agents for biological control in forest nurseries.

The paper contains 2 Figures, 2 Tables and 24 References.

Keywords: phytopathogens; antagonistic and enzymatic activity; growth-promoting effect; *Trichoderma*; *Bacillus*; *Streptomyces*.

References

1. Pavlushin VA, Tyuterev SL, Popova EV, Novikova II. Novel complex biopreparations for plant protection from fungi- and bacteria-caused diseases. *Biotechnology in Russia*. 2010;4:47-63.
2. Suprapta DN. Potential of microbial antagonists as biocontrol agents against plant fungal pathogens. *J.ISSAAS*. 2012;18(2):1-8.
3. Yilmaz M, Soran H, Beyatli Y. Antimicrobial activities of some *Bacillus* spp. strains isolated from the soil. *Microbiological research*. 2006;161(2):127-131. doi: [10.1016/j.micres.2005.07.001](https://doi.org/10.1016/j.micres.2005.07.001)
4. Krid S, Rhouma A. *Pseudomonas savastanoi* endophytic bacteria in olive tree and antagonistic potential of strains of *Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis*. *Journal of Plant Pathology*. 2010;92:335-341. doi: <http://dx.doi.org/10.4454/jpp.v92i2.174>
5. Iasona GR, Taylorb J, Helferb S. Community-based biotic effects as determinants of tree resistance to pests and pathogens. *Forest Ecology and Management*. 2018;417:301-312. doi: [10.1016/j.foreco.2018.01.037](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.037)
6. Yarullina LG, Achatova AR, Kasimona RI. Hydrolytic enzymes and their protein inhibitors in regulation of relationship of plants with pathogens. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2016;63(2):193-203. doi: [10.7868/S0015330316020159](https://doi.org/10.7868/S0015330316020159)
7. Radnagurueva AA, Lavrentieva EV. Extracellular protease activity in natural samples of hot springs of Pribaikalye. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Nauki o Zemle» – The Bulletin of Irkutsk State University. Series «Earth sciences»*. 2009;2:162-166. In Russian
8. Bogdanov AI, Titova YuA. Antagonistic activity of *Trichoderma asperellum* strains – multirecycling bioformulation producers. *Vestnik zashchity rasteniy = Plant Protection News*. 2014;1:48-52. In Russian
9. Barret M, Morrissey JP, O’Gara F. Functional genomics analysis of plant growth-promoting rhizobacterial traits involved in rhizosphere competence. *Biol Fertil Soils*. 2011;47:729-743. doi: [10.1007/s00374-011-0605-x](https://doi.org/10.1007/s00374-011-0605-x)
10. Regalado AP, Pinheiro C, Vidal S. The *Lupinus albus* class-III chitinase gene, IF3, is constitutively expressed in vegetative organs and developing seeds. *Planta*. 2000;210:543-550. doi: [10.1007/s004250050043](https://doi.org/10.1007/s004250050043)
11. Cullimore JV, Ranjeva R, Bono JJ. Perception of lipochitooligosaccharidic Nod factors in legumes. *Trends Plant Sci*. 2001;6:24-30.
12. Montealegre JR. Selection of bioantagonistic bacteria to be used in biological control of *Rhizoctonia solani* in tomato. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2003;6(2):115-127. doi: [10.2225/vol6-issue2-fulltext-8](https://doi.org/10.2225/vol6-issue2-fulltext-8)
13. Asaturova AM, Dubyaga VM, Tomashevich NS, Zharnikova MD. Selection of perspective biological control agents for fall wheat protection from *Fusarium* diseases. *Polythematic online scientific journal of Kuban State Agrarian University*. 2012;75:824-835. In Russian

14. Netrusov AI, Egorova AI, Zacharchyk LM, Kolotilova NN. et al. Praktikum po mikrobiologii [Workshop on a mycology]. Netrusov AI, editor. Moscow: Academia Publ.; 2005. 603 p. In Russian
15. Grodnitskaya ID, Sorokin ND. Application of microbes to the soils of Siberian tree nurseries. *Eurasian Soil Science*. 2007;40(3):329-334. doi: [10.1134/S106422930703012X](https://doi.org/10.1134/S106422930703012X)
16. Duffy B, Schouten A, Raijmakers JM. Pathogen sele-defense: mechanism to counteract microbial antagonism. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2003;41:501-538. doi: [10.1146/annurev.phyto.41.052002.095606](https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.41.052002.095606)
17. De la Cruz-Quiroz R, Robledo-Padilla F, Aguilar CN., Roussos S. Forced aeration influence on the production of spores by *Trichoderma* strains. *Waste Biomass Valor.* 2017;8:2263-2270. doi: [10.1007/s12649-017-0045-4](https://doi.org/10.1007/s12649-017-0045-4)
18. Shelamova SA, Tyrsin YuA. Induktsiya biosinteza lipaz mikromitsetom [Induction of biosynthesis of lipases by micromycetes]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta = Vestnik Orenburg State University*. 2012;1(137):172-176. In Russian
19. Litovka YuA, Savitskaya AG, Ryazanova TV. Vidovoy sostav i fitotoksichnye svoystva mikromitsetov roda *Fusarium*, rasprostranennykh v lesnykh pitomnikakh sredney i yuzhnoy Sibiri [Specific structure and phytotoxic properties *Fusarium* species from forest nurseries in the Central and Southern Siberia]. *Conifers of the Boreal Zone*. 2011;29(3-4):233-237. In Russian
20. Avramenko SV, Galynkin VA. Features of biosynthesis of chitinolytic enzymes by *Streptomyces griseus* var. *streptomycini*. *Applied biochemistry and microbiology*. 2010;4:405-408. doi: [10.1134/S0003683810040071](https://doi.org/10.1134/S0003683810040071)
21. Bußwinkel F, Goni O, Cord-Landwehr S, O'Connell S, Moerschbacher B. Endochitinase I (Tv-ECH1) from *Trichoderma virens* has high subsite specificities for acetylated units when acting on chitosans. *International Journal of Biological Macromolecules*. 2018;114:453-461. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.03.070>
22. Denga J-J, Huang W-Q, Lia Z-W, Lua D-L, Zhangb Y, Luo X. Biocontrol activity of recombinant aspartic protease from *Trichoderma harzianum* against pathogenic fungi. *Enzyme and Microbial Technology*. 2018;112:35-42. doi: [10.1016/j.enzmictec.2018.02.002](https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2018.02.002)
23. Yakimenko EE, Grodnitskaya ID. Effect of *Trichoderma* fungi on the soil micromycetes that cause infectious conifer seedling lodging in siberian tree nurseries. *Microbiology*. 2000;69(6):850-854.
24. Grodnitskaya ID, Kondakova OE, Tereschenko NN. The influence of microbial antagonists on the soil biogenic and the coniferous seedlings safety in artificial phytocenoses. *Siberian Journal of Forest Science*. 2016;6:13-25. In Russian, English summary. doi: [10.15372/SJFS20160602](https://doi.org/10.15372/SJFS20160602)

Received 15 October 2017; Revised 21 December 2017;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Kondakova Oksana E, Junior Researcher, Laboratory of Microbiology and Ecological Biotechnology, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: koeandkoe@mail.ru

Grodnitskaya Irina D, Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Head of the Laboratory of Microbiology and Ecological Biotechnology, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

E-mail: igrod@ksc.krasn.ru

БОТАНИКА

УДК 581.9 (571.151)
doi: 10.17223/19988591/42/4

И.А. Артемов

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия
Государственный природный биосферный заповедник
«Катунский», с. Усть-Кокса, Республика Алтай, Россия*

Флора Природного парка «Белуха» (Республика Алтай)

Работа выполнена в рамках госзадания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № 0312-2016-0005 (АААА-А17-117012610055-3) по проекту «Биологическое разнообразие криптогамных организмов (водоросли, грибы, лишайники) и сосудистых растений в геопространстве биотических и абиотических факторов, оценка их роли в водных и наземных экосистемах Северной Азии». При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Гербарий сосудистых растений, лишайников и грибов (NS, NSK)», УНУ № USU 440537.

Представлен конспект флоры Природного парка «Белуха» (Республика Алтай), насчитывающий 729 видов и подвидов высших сосудистых растений, относящихся к 309 родам и 70 семействам, 8 видов включены в качестве сокращающихся в численности или распространении либо в качестве редких в Красную книгу Российской Федерации и 20 – в Красную книгу Республики Алтай. Показано, что некоторые виды, обычные для лесостепного пояса Катунского хребта, на территории парка редкие либо отсутствуют.

Ключевые слова: *высшие сосудистые растения; конспект флоры; Красная книга Российской Федерации; Красная книга Республики Алтай.*

Введение

Конспект флоры представляет собой информационную основу для понимания объема и особенностей биоразнообразия любой охраняемой природной территории (ОПТ). На базе данных инвентаризации на ОПТ планируются и осуществляются мероприятия, связанные с охраной, исследовательскими программами, мониторингом, просвещением и рекреацией. Именно поэтому составление и обнародование конспектов флоры представляет собой важную и первоочередную задачу ОПТ, на каком бы континенте они ни находилась [1–5]. При этом особого внимания заслуживают ОПТ территорий, признанных наиболее ценными для сохранения мирового биоразнообразия, в частности, относящихся к Алтае-Саянскому экорегиону [6].

Однако при достаточно высоком уровне изученности алтае-саянской флоры и большом числе ОПТ различного уровня для многих из них до сих пор не составлены списки видов. Так, в Республике Алтай организовано более 50 ОПТ, суммарная площадь которых составляет почти четверть республики [7], однако лишь для Катунского заповедника составлен список видов и написан определитель растений [8], для Алтайского заповедника опубликован список видов высокогорной флоры [9] и для Сайлюгемского национального парка – список видов одного из кластеров [10].

Природный парк «Белуха» организован постановлением Правительства Республики Алтай в 1997 г. на территории Усть-Коксинского района. В пределах парка находится 4 памятника природы: гора Белуха, оз. Аккемское, оз. Кучерлинское, водопад Текелю [7, 11]. Кроме того, в верховьях р. Аккем выделена одна из ключевых ботанических территорий Алтае-Саянского эко-региона [12], что подтверждает уникальность данной территории. С 1998 г. Природный парк «Белуха» наряду с Природным парком «Зона покоя Уюк», Катунским заповедником, Алтайским заповедником и Телецким озером, входит в состав объекта всемирного наследия ЮНЕСКО «Золотые горы Алтая» [13]. Также Природный парк «Белуха» вместе с Катунским заповедником и Катон-Карагайским национальным парком составляют основу первого в Азии трансграничного биосферного резервата «Большой Алтай» [14], создание которого официально утверждено ЮНЕСКО в 2017 г.

Цель настоящей работы заключалась в составлении конспекта флоры высших сосудистых растений Природного парка «Белуха» и выявлении охраняемых видов флоры.

Материалы и методики исследования

Природный парк «Белуха» расположен в пределах $49^{\circ}41'–50^{\circ}14'N$ и $86^{\circ}05'–86^{\circ}42'E$. Его площадь составляет 132 455 га. Основная часть парка находится на северном макросклоне Катунского хребта и в значительной степени охватывает бассейны рек Аккем и Кучерла, бассейны правых притоков р. Катунь в междуречье Аккема и Аргута, восточную часть бассейна р. Кураган в его верховьях. Также к территории парка относится сравнительно небольшой участок на южном макросклоне Катунского хребта в верховьях р. Катунь (рис. 1).

Ландшафтная структура природного парка «Белуха» образована главным образом высокогорными ландшафтами гляциально-нивальными, тундрового, альпийско / субальпийско-лугового и подгольцово-редколесного типов. Лесные среднегорные ландшафты занимают сравнительно небольшую площадь [7], а лесостепные представлены лишь незначительными по площади контурами в северной части парка. Растительность природного парка имеет высокогорно-таежно-лесостепной тип поясности [15]. При этом поскольку парк находится в центральной, наиболее крутой части северного макроскло-

на Катунского хребта, характер поясности и особенности растительных поясов – лесостепного, лесного, субальпийского, альпийско-тундрового и нивального – в нем выражены довольно отчетливо.

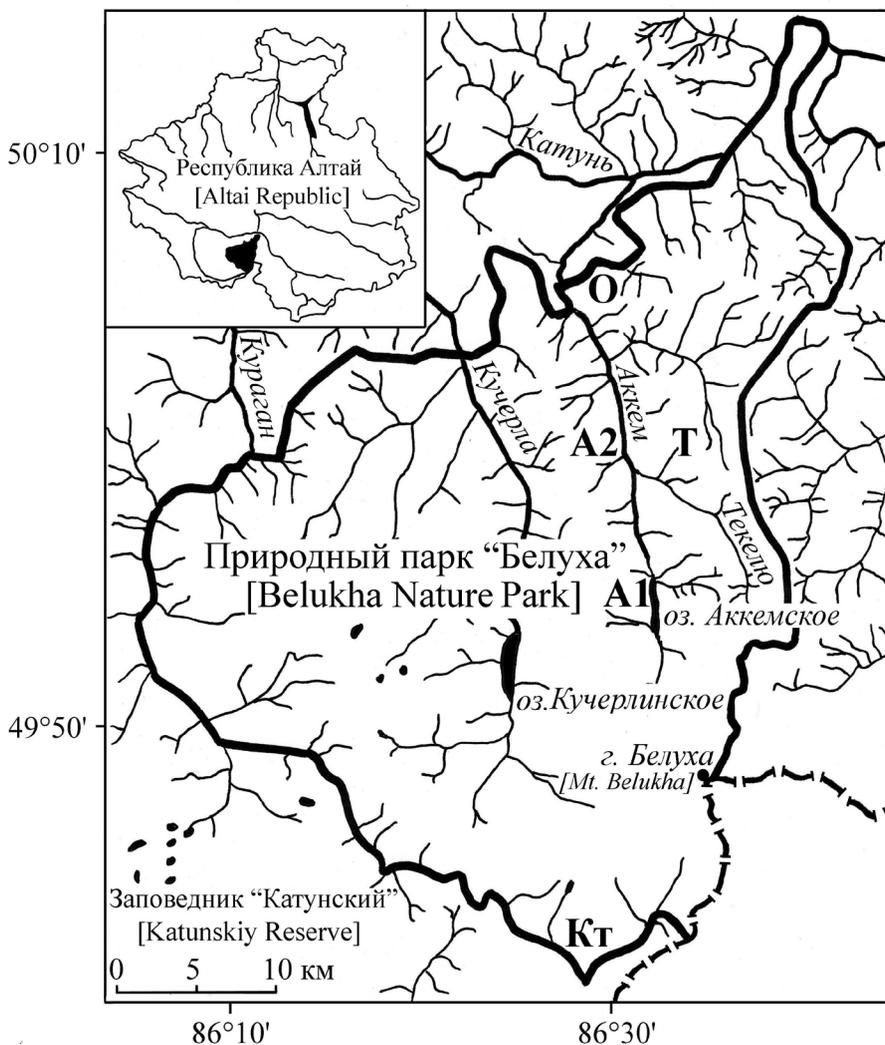


Рис. 1. Карта-схема Природного парка «Белуха»
 [Fig. 1. Schematic map of Belukha Nature Park (49°41'-50°14'N, 86°05'-86°42'E)]

Конспект флоры Природного парка «Белуха» составлен по материалам экспедиционных работ, проведенных автором в 1985, 1987, 1991, 2007 и 2017 гг. Исследовано пять локальных флор, из которых четыре на северном

макросклоне Катунского хребта в бассейне р. Аккем (две в высокогорьях и по одной в лесном и лесостепном поясах) и одна на южном макросклоне Катунского хребта в верховьях р. Катунь:

1. Катунский хр., северный макросклон, верховья р. Аккем, окр. оз. Аккемского; 2060–2500 м над ур. м.; 49°52'–49°56'N, 86°32'–86°34'E; 03.07.1985–09.07.1985 г. (А1).

2. Катунский хр., северный макросклон, долина руч. Камдыт, правого притока р. Текелю (правый приток р. Аккем) и долина р. Текелю выше устья руч. Камдыт; 1880–2700 м над ур. м.; координаты центра: 49°59'N, 86°33'E; 29.06.2007–03.07.2007 г. (Т).

3. Катунский хр., южный макросклон, междуречье р. Катунь и р. Капчал; 1730–2700 м над ур. м.; 49°41'–49°45'N, 86°31'–86°34'E; 04.07.1987–12.07.1987 г. (Кт).

4. Катунский хр., северный макросклон, долина р. Аккем в среднем течении; 49°58'–49°59'N, 86°31'–86°31'30"E; 1550–2070 м над ур. м.; 12.07.1985–17.07.1985 г. (А2).

5. Катунский хр., северный макросклон, долина р. Ороктой (правый приток р. Аккем) в нижнем течении, 2–3 км от устья; 1120–1300 м над ур. м.; координаты центра: 50°06'N, 86°30'E; 06.07.2007–08.07.2007 г. (О) (см. рис. 1).

Кроме полустационарных исследований методом локальных флор, автором использовался маршрутный метод. В 1991 г. предпринят маршрут р. Кураган – р. Иолдо – р. Кучерла; в 1992 г. – маршрут р. Аргут – р. Бортулдаг – р. Сулуайры – р. Аккем; в 2017 г. – маршрут в верховья р. Кучерла, сопровождающийся исследованиями в нижней части долины (урочище Изек-Ерё), окрестностях оз. Кучерлинского и в истоках Кучерлы – долинах рек Мюштуайры и Кониайры (Кч).

В конспекте учтены как гербарные сборы, так и дневниковые записи, в том числе геоботанические описания, составленные в ходе экспедиционных исследований. Сборы автора хранятся в Гербарии ЦСБС СО РАН (NS).

При составлении конспекта принимались во внимание образцы гербария ЦСБС СО РАН (NS), собранные Д.Н. Шауло, Е.А. Щенниковой, О.С. Ждановой в 1983 и 1984 гг., а также Д.Н. Шауло с автором в 1984 г. в бассейне р. Кучерла (Кч), а также образцы, собранные другими коллекторами с территории, в настоящее время относящейся к Природному парку «Белуха»: В.В. Сапожниковым (1897 г.), В.И. Верещагиным (1909 г.), К.Г. Тюменцевым и В.П. Марковым (1917 г.), В. Нащекиным (1933 г.), Щелкуновой (1935 г.).

В качестве дополнительного материала использовались источники, в которых указывались точные местонахождения, соответствующие территории Природного парка «Белуха»: «Флора Западной Сибири» П.Н. Крылова, работы Н.В. Ревякиной по приледниковой флоре Катунского хребта и Алтае-Саянской горной области, отдельные тома «Флоры Сибири» и «Флоры Алтая» [16–20].

Порядок расположения семейств, объем и синонимика таксонов, приведенных в конспекте, даются в соответствии с «Определителем растений

Республики Алтай» [21], что должно облегчить использование конспекта. Исключение составили два вида, принятые в соответствии со сводкой «Конспект флоры Азиатской России» [22]: *Pulsatilla bungeana* С.А. Mey. (= *P. ambigua* (Turcz.) Juz.; = *P. campanella* Fisch.) и *Rheum altaicum* Losinsk. (= *R. compactum* L. var. *altaicum* (Losinsk.) Czerepnin). Также в конспект включены два вида, отсутствующие в алтайском определителе [21]: *Braya aënea* Bunge и *Lathyrus krylovii* Serg. Для каждого семейства в скобках приводится число родов и через косую черту число видов. Виды в семействах расположены в алфавитном порядке. Для каждого вида указываются: растительные пояса (лс – лесостепной, л – лесной, са – субальпийский, ат – альпийско-тундровый, н – нивальный), сообщества и местообитания, локальные флоры и / или местонахождения, в которых вид собран или отмечен, а также определенная методом экспертной оценки характеристика встречаемости вида на территории парка (рд – редкий; он – обычный, необильный; оо – обычный, местами обильный). Если произрастание вида на территории Природного парка «Белуха» подтверждается одним гербарным образцом или одной дневниковой записью (в некоторых случаях, если вид на территории парка известен из двух или трех точек), то в конспекте приводятся подробные описания его местообитаний.

Результаты исследования и обсуждение

Конспект флоры

Lycopodiaceae (2/3). *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub: са, ат; лужайки в курумах, задернованные скалы, пустоши; А1, Кт, Кч; оо. *Lycopodium annotinum* L.: л, са; хвойные леса, морены; А2, Кч, верховья рек Аккем и Катунь [18]; оо. *L. lagopus* (Laest.) Zinserl. ex Kuzen.: ат; собрано на лугу по руслу временного водотока, на куруме и в кустарниках у верхней границы леса; А1, Кт, Кч; рд.

Huperziaceae (1/1). *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et C. Mart.: са, ат; курумы, морены, скалы; А1, Т, Кт, Кч, истоки р. Кучерла в окр. оз. Дарашколь; он.

Equisetaceae (1/6). *Equisetum arvense* L.: лс–ат; берега водоемов, леса, ерниковые тундры; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *E. hyemale* L.: са; собрано на речных наносах; Кт, долина р. Кучерла [16]; рд. *E. palustre* L.: са, ат; болота, заросли кустарников; А1, Кт; рд. *E. pratense* Ehrh.: лс–са; леса, редколесья, берега водоемов; А1, О, Кч; оо. *E. scirpoides* Michx.: л; хвойные и смешанные леса; А2, Кч; рд. *E. variegatum* Schleich. ex F. Weber et D. Mohr: л–ат; берега водоемов; А1, А2, Кч; оо.

Botrychiaceae (1/1). *Botrychium lunaria* (L.) Sw.: л–ат; луга, лужайки в курумах; А2, Т, Кч; он.

Polypodiaceae (1/1). *Polypodium vulgare* L.: л; скалы; А2, Кч; рд.

Aspleniaceae (1/1). *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm.: са; собрано на морене; Кт; рд.

Woodsiaceae (1/3). *Woodsia asiatica* Schmakov et Kiselev: л–ат; скалы, курумы, осыпи; Т, Кт, А2, Кч; он. *W. glabella* R. Br.: са, ат; найдено на моренах; верховья рек Катунь и Аккем [18]; рд. *W. ilvensis* (L.) R. Br.: ат; собрано на морене и на мелкокаменистой россыпи; А1, Кч; рд.

Athyriaceae (3/7). *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz: са; морены; Кт, верховья р. Аккем [18]; рд. *A. filix-femina* (L.) Roth: са, ат; морены; Кч, верховья рек Катунь и Аккем [18]; рд. *Cystopteris altaiensis* Gureeva: л; затененные скалы; устье руч. Куйлю (правый приток р. Кучерла) [20]; рд. *C. fragilis* (L.) Bernh.: лс–ат; скалы, курумы; Т, Кт, А2, Кч; он. *C. montana* (Lam.) Desv.: лс; собрано в лиственнично-елово-березовом лесу; О; рд. *C. sudetica* A. Br. et Milde: л; собрано в березово-пихтово-еловом лесу; А2; рд. *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Kurata: л; собрано на разнотравно-злаковом лугу; А2; рд.

Dryopteridaceae (3/7). *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs: са; собрано на морене ледника Геблера; Кт; рд. *D. filix-mas* (L.) Schott: са; собрано там же; Кт; рд. *D. fragrans* (L.) Schott: л–ат; курумы, скалы, морены; Т, Кт, А2, Кч, верховья р. Аккем [18]; он. *Gymnocarpium continentale* (Petrov) Pojark.: л; собрано на задернованной крупнообломочной каменной россыпи; Кч; рд. *G. dryopteris* (L.) Newman: лс–са; хвойные и смешанные леса, также найдено на морене и в межморенном понижении; Кт, О, Кч, верховья р. Аккем [18]; оо. *G. jessoense* (Koidz.) Koidz.: л–ат; курумы, осыпи, задернованные каменные россыпи; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *Polystichum lonchitis* (L.) Roth: са; собрано на морене ледника Геблера; Кт; рд.

Pinaceae (4/4). *Abies sibirica* Ledeb.: лс–са; хвойные и смешанные леса, единично на курумах; Кт, А2, Кч; оо. *Larix sibirica* Ledeb.: лс–ат; леса, редколесья, единично на курумах и в ерниках, изредка в виде низкорослых экземпляров в тундрах; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; оо. *Picea obovata* Ledeb.: лс–са; леса, единично на курумах; А2, Т, О, Кч; оо. *Pinus sibirica* Du Tour: лс–ат; леса, редколесья, единично на курумах и в ерниках; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; оо.

Cupressaceae (1/3). *Juniperus pseudosabina* Fisch. et C.A. Mey.: л–ат; курумы, осыпи, заросли кустарников, луга; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *J. sabina* L.: лс, изредка в вышележащих поясах; заросли степных кустарников, также собрано на лугу по руслу временного водотока в верховьях р. Аккем; А1, О; оо. *J. sibirica* Burgsd.: л–ат; курумы, скалы, леса; Т, Кт, А2, Кч; он.

Ephedraceae (1/2). *Ephedra fedtschenkoae* Paulsen (*E. monosperma* auct.): ат; найдено на морене ледника Родзевича; верховья р. Аккем [18]; рд. *E. pseudodistachya* Rachom.: лс; собрано в каменной степи; О; рд.

Ranunculaceae (15/42). *Aconitum anthora* L.: лс–ат; луга, степи, курумы; Т, Кч; он. *A. barbatum* Pers.: лс, л; степи, остепненные луга, заросли кустарников, у троп; О, Кч; он. *A. czekanovskyi* Steinb.: лс; отмечено на лугу; Кч; рд. *A. decipiens* Vorosch. et Anfalov: ат; луга, заросли кустарников, курумы; А1, Т; рд. *A. glandulosum* Rapaics: л, са; луга, заросли кустарников; А1, А2,

Кч; рд. *A. krylovii* Steinb.: л; собрано в лиственничном лесу; Кч; рд. *A. septentrionale* Koelle (*A. leucostomum* auct.): лс-ат; высокотравные луга, леса, редколесья, заросли кустарников; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; оо. *A. volubile* Pall. ex Koelle: лс-са; заросли кустарников, также отмечено на закустаренном куруме; Т, Кч; он. *Anemone crinita* Juz.: са, ат; луга; А1, Кт, Кч; он. *Aquilegia borodinii* Schischk.: ат; курумы; Т; рд. *A. glandulosa* Fisch. ex Link: л-ат; луга, ерниковые тундры, травяные леса, курумы; А1, Кт, Кч; оо. *A. sibirica* Lam.: л; травяные леса; Кч; рд. *Atragene speciosa* Weinm.: л-ат; леса, курумы; А1, Т, А2, Кч; он. *Callianthemum sajanense* (Regel) Witasek: са, ат; луга; А1, Т, Кт; он. *Caltha palustris* L.: л-ат; берега водоемов, сырые луга, болота; Т, Кт, Кч; он. *Cimicifuga foetida* L.: лс-са; травяные леса, курумы; А1, Т, А2, О, Кч; он. *Delphinium elatum* L.: лс, л; луга, заросли кустарников, редколесья; А2, О, Кч; он. *D. inconspicuum* Serg.: л-ат; луга, заросли кустарников, ерниковые тундры; А1, Т, А2, Кч; рд. *D. reverdattoanum* Polozhij et Revjakina: ат; влажные скалы, берега озер; верховья р. Аккем [18]; рд. *Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge (*Trollius lilacinus* Bunge): ат, н; альпийские луга, тундры, берега рек и озер; перевал р. Текелю – р. Сулуайры, верховья рек Аккем и Текелю [16]; рд. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge: ат, н; каменистые и щебнисто-лишайниковые тундры; Т, перевал р. Текелю – р. Сулуайры, верховья рек Аккем и Ороктой [16]; рд. *Paraquilegia microphylla* (Royle) Drumm. et Hutch.: са, ат; курумы, скалы; А1, Т; рд. *Pulsatilla bungeana* С.А. Мей.: са; собрано на субальпийском лугу и в лиственничном лесу у его верхней границы; А1, Т; рд. *P. patens* (L.) Mill.: л; отмечено на остепненном лугу на морене у оз. Кучерлинского; Кч; рд. *Ranunculus akkemensis* Polozhij et Revyakina: ат; водораздельные задернованные участки; верховья р. Аккем [18]; рд. *R. altaicus* Laxm.: ат; альпийские луга, нивальные лужайки, тундры; А1, Т, Кт; оо. *R. grandifolius* С.А. Мей.: лс-са; луга, травяные леса; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *R. lasiocarpus* С.А. Мей.: ат; сырые альпийские луга, ерниковые тундры; А1, Т; рд. *R. monophyllus* Ovcz.: са, ат; собрано на осоковом болоте, найдено на влажных задернованных участках у берега оз. Аккемского; Кт, верховья р. Аккем [18]; рд. *R. natans* С.А. Мей.: са; собрано в сыром месте по тропе; А1; рд. *R. propinquus* С.А. Мей.: лс, л; луга, травяные леса; А2, Кч; он. *R. pseudohirculus* Schrenk: ат; сырые луга, берега рек и ручьев; водораздел р. Ярлу – р. Текелю и окр. оз. Аккемского [18]; рд. *R. repens* L.: лс, л; собрано на лугу и в пойменном редколесье; Кч; рд. *R. schmakovii* A. Erst: ат; собрано на альпийском лугу; Т; рд. *Thalictrum alpinum* L.: са, ат; луга, ерниковые тундры; Т; он. *T. foetidum* L.: лс-са; степи, заросли кустарников, скалы, курумы, осыпи; А1, Т, О, Кч; он. *T. minus* L.: лс-са; луга, леса, заросли кустарников, курумы; А1, Кт, О, Кч; он. *T. pavlovii* Reverd.: л; луга, леса; А2; рд. *T. petaloideum* L.: лс; собрано на остепненном склоне; Кч; рд. *T. simplex* L.: лс; луга; Кч; он. *Trollius altaicus* С.А. Мей.: са, ат; луга, ерниковые тундры; А1, Т, Кт; оо. *T. asiaticus* L.: лс; луга, травяные леса; оо.

Berberidaceae (1/1). *Berberis sibirica* Pall.: лс-са; степи, остепненные луга, заросли кустарников, курумы, осыпи; А1, Т, А2, О, Кч; он.

Рaeониaceae (1/2). *Paeonia anomala* L.: лс–са; травяные леса, редколесья, луга; Кт, А2, О, Кч; он. *P. hybrida* Pall.: лс; каменистые степи, заросли кустарников; О; он.

Рарaveraceae (2/3). *Chelidonium majus* L.: лс, л; заросли кустарников, травяные леса, у троп; А2, О; он. *Papaver pseudocanescens* Попов: са, ат; луга, тундры; А1, Т, Кт, Кч; он. *P. tenellum* Tolm.: ат; альпийские луга, скалы, курумы; А1, Т; он.

Fumariaceae (2/3). *Corydalis capnoides* (L.) Pers.: л, са; леса, курумы, осыпи; А2, Кт, Кч; рд. *C. pauciflora* (Steph.) Pers.: ат; луга, тундры; А1, Т; рд. *Fumaria schleicheri* Soy.-Will.: лс; собрано в разнотравно-осоковой степи; Кч; рд.

Portulacaceae (1/1). *Claytonia joanneana* Schult.: ат; сырые альпийские луга, тундры, высокогорные болота; А1, Т, перевал р. Текелю – р. Сулуайры; рд.

Caryophyllaceae (15/33). *Cerastium arvense* L.: лс–са; степи, остепненные луга, осыпи, курумы; Т, Кч; рд. *C. davuricum* Fisch. ex Spreng.: л, са; луга; А1, Кт; он. *C. holosteoides* Fr.: лс, л; низкотравные луга, осыпи, у троп; А2, О, Кч; рд. *C. lithospermifolium* Fisch.: ат, н; осыпи, щебнистые тундры; А1, Кт, Кч, перевал р. Текелю – р. Сулуайры; он. *C. pauciflorum* Stev. ex Ser.: лс–са; леса, луга, заросли кустарников; А1, Т, А2, О, Кч; он. *C. pusillum* Ser.: ат; альпийские луга; Т, Кт; рд. *Dianthus superbus* L.: лс–са; луга, редколесья; А1, Т, А2, Кч, верховья р. Катунь [18]; он. *D. versicolor* Fisch. ex Link: лс–са; степи, остепненные луга, заросли кустарников; А1, О, Кч; он. *Dichodon cerastoides* (L.) Rchb.: са, ат; берега водоемов, болота, сырые луга, тундры; А1, Т, Кт, Кч; он. *Elisanthe viscosa* (L.) Rupr.: лс; собрано в каменистой степи; О; рд. *Eremogone formosa* (Fisch. ex Ser.) Fenzl: ат; тундры, остепненные альпийские луга, высокогорные степи; А1, Т; рд. *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhanch.: ат; тундры, альпийские луга, осыпи; А1, Т, Кч; рд. *G. brachypetala* (Hornem.) Tolm. et Kozhanch.: са; отмечено в долине р. Кониайры на лугу у подножия курума; Кч; рд. *G. tristis* (Bunge) Czerep.: са, ат; луга, субальпийские редколесья; А1, Кт, Кч; он. *Gypsophila altissima* L.: лс; степи, заросли кустарников; О, Кч; рд. *G. patrinii* Ser.: лс; степи, заросли кустарников; О; он. *G. sericea* (Ser.) Krylov: л; собрано на щебнистой осыпи; А2; рд. *Melandrium album* (Mill.) Garcke: лс; отмечено в зарослях кустарников и в осиннике; О; рд. *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell.: са, ат; собрано на гребне морены и на тропе; Кт; рд. *M. verna* (L.) Hiern: л–ат; низкотравные луга, тундры, курумы, осыпи, морены, песчано-галечниковые берега водоемов; А1, Т, Кт, Кч; он. *Moehringia umbrosa* (Bunge) Fenzl: л, са; леса, курумы; Кт, А2, Кч; он. *Oberna behen* (L.) Ikonn.: лс–са; луга, луговые степи; Кт, Кч; он. *Pseudostellaria rupestris* (Turcz.) Pax: са; собрано на куруме; Т; рд. *Sagina saginoides* (L.) H. Karst.: са, ат; собрано на лугу и на мелкощебнистой осыпи; Кт, истоки р. Кучерла в окр. оз. Дарашколь, верховья р. Аккем [17]; рд. *Silene graminifolia* Otth: са, ат; луга, высокогорные степи, курумы, осыпи, морены; А1, Т, Кт, Кч; он. *S. repens* Patrin: лс, л; степи, луга, заросли кустарников; О,

Кч; он. *S. turgida* M. Bieb. ex Bunge: ат; скалы южн. экспозиции; Т, верховья рек Кучерла и Аккем [17]; рд. *Stellaria bungeana* Fenzl: лс, л; леса, заросли кустарников; А2, О; он. *S. graminea* L.: са, ат; собрано у троп; близ перевала р. Текелю – р. Сулуайры и в окр. оз. Аккемского [17]; рд. *S. irrigua* Bunge (*S. umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir.): л, са; собрано на сыром месте по тропе в березово-еловом лесу, отмечено в прибрежных ивово-ерниковых зарослях; А2, Кч, верховья р. Катунь близ ледника Геблера [16]; рд. *S. petraea* Bunge (*S. cherleriae* (Fisch. ex Ser.) F.N. Williams var. *alpina* (Bunge) Schischk.): ат; скалы, осыпи; верховья р. Ороктой [16]; рд. *S. media* (L.) Vill.: лс, л; отмечено на месте вывороченного дерева и у тропы в окрестностях турбазы; О, Кч; рд. *S. peduncularis* Bunge: л–ат; тундры, заросли субальпийских кустарников, леса, курумы; А1, Т, Кт, А2, Кч; он.

Chenopodiaceae (5/7). *Axyris amaranthoides* L.: лс; степи; долины рек Кучерла и Ороктой [16]; рд. *A. hybrida* L.: лс, л; степи, нарушенные местообитания; О, Кч; он. *Chenopodium acuminatum* Willd.: лс; степи; долина р. Текелю [16]; рд. *C. album* L.: лс, л; степи, остепненные и деградированные луга, у троп; О, Кч; он. *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst.: лс; степи, заросли кустарников; О; он. *Kochia prostrata* (L.) Schrad.: лс; степи; О; он. *Salsola collina* Pall.: лс; собрано у тропы; О; рд.

Polygonaceae (8/11). *Aconogonon alpinum* (All.) Schur: лс–са; луга, луговые степи, заросли кустарников; А1, Т, Кт, О, Кч; он. *Bistorta officinalis* DeLarb.: лс–ат; луга, тундры, курумы; А1, Т, Кт, Кч; оо. *B. vivipara* (L.) Gray: лс–ат; луга, тундры, пустоши, курумы, заросли прибрежных кустарников, долинские леса; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *Fallopia convolvulus* (L.) Á. Löve: лс; у троп; О; он. *Koenigia islandica* L.: са, ат; сырые места по тропам; долины рек Текелю и Аккем [17]; рд. *Oxyria digyna* (L.) Hill: ат; берега рек и ручьев, осыпи; А1, Т, Кт, Кч; он. *Polygonum aviculare* L.: лс; собрано на тропе; О; рд. *P. neglectum* Besser: лс; собрано у тропы в каменистой степи; О; рд. *P. propinquum* Ledeb.: л; собрано вдоль тропы и на низкотравном лугу на территории турбазы; Кч; рд. *Rheum altaicum* Losinsk.: лс–са; скалы, курумы, заросли кустарников; Т, О; он. *Rumex alpestris* Jacq.: л–ат; луга, заросли кустарников; А1, Т, Кт, А2, Кч; он.

Limoniaceae (1/1). *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss.: лс; степи, скалы; О; он.

Betulaceae (1/5). *Betula fruticosa* Pall.: са; заросли кустарников, луга; Т; он. *B. microphylla* Bunge: са; собрано на лугу по руслу временного водотока; А2; рд. *B. pendula* Roth: лс–са; леса, курумы, морены; А1, Кт, А2, О, Кч; оо. *B. rotundifolia* Sprach: са, ат; ерниковые тундры, заросли кустарников, луга; А1, Т, Кт, Кч; оо. *B. tortuosa* Ledeb.: са; отмечено на моренах; верховья рек Катунь и Аккем [18]; рд.

Hypericaceae (1/1). *Hypericum perforatum* L.: лс; степи; О; он.

Ericaceae (3/4). *Arctous alpina* (L.) Nied.: ат; тундры; верховья р. Аккем [16]; рд. *A. erythrocarpa* Small: ат; найдено на участках травянистой тундры; верховья р. Аккем [18]; рд. *Ledum palustre* L.: л, са; леса, курумы, морены;

Кт, А2, Кч, долины рек Текелю и Ороктой [16], верховья р. Аккем [17]; оо. *Rhododendron dauricum* L.: л; собрано в темнохвойном лесу; А2; рд.

Vacciniaceae (1/3). *Vaccinium myrtillus* L.: л–ат; леса, редколесья, низкотравные луга, курумы, морены, пустоши; Кт, А2, Кч; верховья р. Аккем [18]; оо. *V. uliginosum* L.: л; собрано в заболоченных кустарниковых зарослях на бегу оз. Кучерлинского; Кч; рд. *V. vitis-idaea* L.: л–ат; леса, ерниковые тундры, курумы, заросли кустарников, старые морены; А1, Т, А2, Кч, истоки р. Катунь [17]; оо.

Pyrolaceae (3/5). *Moneses uniflora* (L.) A. Gray: л; собрано в березово-еловом лесу; А2; рд. *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtzev: лс, л; леса; А2, Кч; оо. *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn: л; собрано в еловом лесу; А2; рд. *P. minor* L.: са, ат; отмечено в зарослях субальпийских кустарников, на чернично-бадановой пустоши и моренах; Кч, верховья рек Катунь и Аккем [18]; рд. *P. rotundifolia* L.: лс, л; леса, заросли кустарников, морены; А2, О, Кч; верховья р. Ороктой [16]; оо.

Empetraceae (1/1). *Empetrum nigrum* L.: л–ат; курумы, тундры, темнохвойные леса; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо.

Primulaceae (4/9). *Androsace bungeana* Schischk. et Bobrov: са, ат; тундры, луга, лужайки в курумах; А1, Т; оо. *A. filiformis* Retz.: л; собрано по тропе в сыром месте и на влажном берегу; А2, истоки р. Катунь [18]; рд. *A. maxima* L.: лс; степи, заросли кустарников; О, Кч; он. *A. septentrionalis* L.: лс–са; степи, луга; А1, Кч; он. *Cortusa altaica* Losinsk.: са, ат; тундры, луга, курумы, тенистые скалы; А1, Т, Кт; рд. *Primula algida* Adams (*P. bungeana* С.А. Мей.): са, ат; луга; А1, Т, верховья р. Катунь [16]; рд. *P. macrocalyx* Bunge: лс–са; луга, травяные леса, опушки, заросли кустарников; А1, Т, О, Кч; оо. *P. nivalis* Pall.: л–ат; берега водоемов, сырые луга, тундры, курумы; А1, Т, Кт, А2, Кч, «Алтай, Верховье р. Ак-кэм, склоны над озером. 12 июня 1897. В. Сапожников» (NS); оо. *Trientalis europaea* L.: л; леса; долина р. Кучерла [16]; рд.

Violaceae (1/7). *Viola altaica* Ker Gawl.: са, ат; альпийские и низкотравные субальпийские луга, курумы, тундры; А1, Т, Кт, Кч; оо. *V. biflora* L.: л–ат; курумы, тундры, заросли кустарников; А1, Т, Кт, Кч; он. *V. disjuncta* W. Becker: са; луга; Кт; он. *V. dissecta* Ledeb.: лс, л; собрано в зарослях кустарников на склоне южной экспозиции, отмечено в луговой степи и на низкотравном лугу; О, Кч; рд. *V. hirta* L.: лс; отмечено в лесу; О; рд. *V. mauritii* Tepl.: лс–са; леса, опушки, курумы, осыпи, заросли кустарников; Кт, А2, О, Кч; рд. *V. rupestris* F.W. Schmidt: са; собрано на тропе; Кт; рд.

Tamaricaceae (1/1). *Myricaria bracteata* Royle: л, са; берега рек; Кт, А2; оо.

Salicaceae (2/26). *Populus laurifolia* Ledeb.: ат; отмечено на мелкокаменистой россыпи на морене ледника Мюштуайры; Кч; рд. *P. tremula* L.: лс–са; леса, луга, курумы, морены; А1, Кт, А2, О, Кч; оо. *Salix arctica* Pall.: ат; тундры, морены; массив г. Белухи [16], истоки рек Катунь и Аккем [18]; рд. *S. berberifolia* Pall.: ат; курумы, скальные обнажения, каменистые и щебнистые тундры; А1, Т, Кт, Кч; оо. *S. caprea* L.: са; собрано на морене; верхо-

вья р. Аккем [18]; рд. *S. coesia* Vill.: са, ат; днище речной долины; верховья р. Аккем [18]; рд. *S. divaricata* Pall. (*S. phyllicifolia* auct.): л–ат; прибрежные заросли кустарников, морены; Кч, верховья р. Аккем [18]; рд. *S. glauca* L.: са, ат; заросли кустарников, луга, ерниковые тундры; А1, Т, Кт, Кч; оо. *S. hastata* L.: са, ат; курумы, ерниковые тундры; Т, «Алтай. У подножия ледника Геблера. 5 июля 1935 г. Щелкунова» (NS); он. *S. jennisseensis* (F. Schmidt) Flod.: л; леса, курумы; А2, Кч; рд. *S. kochiana* Trautv.: лс, л; берега рек; долина р. Аккем между руч. Кузуюк и р. Текелю [16]; рд. *S. krylovii* E. Wolf: са, ат; заросли кустарников, луга; Кт; рд. *S. nummularia* Andersson: ат; тундры, луга; верховья рек Аккем и Текелю [16, 18]; рд. *S. pentandra* L.: лс–са; отмечено в долинном лиственнично-елово-березовом лесу, собрано на морене ледника Мюштуайры; О, Кч; рд. *S. pyrolifolia* Ledeb.: лс, л, заходит в высокогорья; леса, также собрано на склоне трога; А1, А2, О, Кч; он. *S. rectijulis* Ledeb. ex Trautv.: са, ат; тундры, альпийские луга, берега рек и ручьев; А1, Т, Кт, Кч; оо. *S. recurvigemmis* A.K. Skvortsov: ат; найдено в межморенном понижении; верховья р. Аккем [18]; рд. *S. reticulata* L.: ат; тундры, луга; водораздел р. Аккем – р. Кучерла, верховья рек Катунь и Текелю [17]; рд. *S. rhamnifolia* Pall.: са; найдено на морене; верховья р. Аккем [17]; рд. *S. sajanensis* Nasarow: са, ат; курумы, осыпи, скалы; А1, Т, Кч; он. *S. saposhnikovii* A.K. Skvortsov: л–ат; берега водоемов, прибрежные заросли кустарников, луга; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *S. taraikensis* Kimura: л; собрано в березово-еловом лесу; А2; рд. *S. triandra* L.: са; собрано в пойменных ивовых зарослях; Кт; рд. *S. turczaninowii* Laksch.: ат; низкотравные альпийские луга, тундры, пустоши; А1, Т, Кт, Кч; оо. *S. vestita* Pursh: са, ат; курумы, морены, заросли кустарников; А1, Кт, Кч; рд. *S. viminalis* L.: л, са; прибрежные заросли кустарников, сырые луга; Кт, А2, истоки р. Аккем [18]; рд.

Brassicaceae (20/40). *Alyssum obovatum* (C.A. Mey.) Turcz.: лс; степи, заросли кустарников; О; он. *A. turkestanicum* Regel et Schmalh. (*A. desertorum* Stapf): лс; каменистые степи; долина р. Ороктой [16]; рд. *Arabis pendula* L.: лс; травяные леса, луга, заросли кустарников; О, Кч; он. *A. sagittata* (Bertol.) DC.: л; собрано на мелкощербнистой осыпи; А2; рд. *Barbarea stricta* Andrz.: ат; найдено на влажном берегу близ ледника Геблера; верховья р. Катунь [18], долина р. Кучерла [16]; рд. *B. vulgaris* R. Br.: са; собрано на высокотравном лугу; Кт; рд. *Braya aënea* Bunge: н; собрано в щербнистой тундре; перевал р. Сулуайры – р. Текелю; рд. *B. humilis* (C.A. Mey.) B.L. Rob.: ат; собрано на берегу озера и на прибрежных наносах горного ручья; А1; рд. *B. rosea* Bunge: ат; собрано на речных наносах; А1; рд. *Camelina microcarpa* Andrz.: лс; отмечено в зарослях кустарников, собрано у тропы; О, Кч; рд. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.: лс, л; тропы; О, Кч; рд. *Cardamine bellidifolia* L.: ат; нивальные лужайки, щербнистые тундры, скалы; А1, Т, перевал р. Иолдо – р. Кучерла, верховья р. Катунь близ ледника Геблера [16]; рд. *C. macrophylla* Willd.: лс–са; сырые луга, пойменные кустарники, переувлажненные места в лесах, берега водоемов; Кт, А2, О, Кч; оо. *C. pratensis* L.: са, ат; болота, сы-

рые луга, берега водоемов; А1, Кт; рд. *C. trifida* (Lam. ex Poir.) V.M.G. Jones (*C. tenuifolia* (Ledeb.) Turcz.): л; леса; верховья р. Аккем [16]; рд. *Chorispora bungeana* Fisch. et C.A. Mey.: ат; скалы, осыпи; верховья р. Катунь [16]; рд. *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl: лс, л; тропы, деградированные луга; О, Кч; он. *Draba altaica* (C.A. Mey.) Bunge: ат; найдено на крупнокаменистой россыпи; верховья р. Аккем [18]; рд. *D. baicalensis* Tolm.: ат; собрано на скалах южн. экспозиции; Т; рд. *D. eriopoda* Turcz. ex Ledeb.: ат; собрано на влажном щебнистом склоне; подъем к перевалу р. Текелю – р. Сулуайры [18]; рд. *D. fladnizensis* Wulfen: са, ат; скалы, курумы, морены, каменистые и щебнистые тундры; А1, Т, Кч, перевал р. Текелю – р. Сулуайры; он. *D. hirta* L.: са; собрано на задернованной крупнообломочной каменистой россыпи; Кч; рд. *D. lanceolata* Royle: лс–ат; степи, остепненные луга, скалы, курумы, осыпи, прибрежные наносы; А1, Т, Кт, Кч; он. *D. nemorosa* L.: лс–са; луга, степи, скалы; Т, О, Кч; верховья р. Аккем [18]; рд. *D. ochroleuca* Bunge: ат; собрано на слабозадернованном каменистом берегу; верховья р. Текелю [17]; рд. *D. oreades* Schrenk: н; собрано в щебнистой тундре на перевале р. Текелю – р. Сулуайры; рд. *D. subamplexicaulis* C.A. Mey.: ат; альпийские луга; А1, Т; рд. *Erysimum cheiranthoides* L.: лс; отмечено у тропы; О; рд. *E. flavum* (Georgi) Bobrov subsp. *altaicum* (C.A. Mey.) Polozhij: лс–ат; степи, остепненные луга, осыпи; А1, Т, Кч; рд. *E. hieracifolium* L.: лс; тропы, заросли кустарников; О; рд. *Eutrema edwardsii* R. Br.: ат; собрано на альпийском лугу; Кт; рд. *Hesperis sibirica* L.: л, са; луга, травяные леса; А1, А2, Кт; он. *Isatis costata* C.A. Mey.: лс; заросли кустарников, степи, у троп; О; он. *Lepidium apetalum* Willd.: лс; степи; долина р. Ороктой [16]; рд. *Macropodium nivale* (Pall.) R. Br.: са, ат; луга, курумы, берега ручьев; Кт, Кч; он. *Sisymbrium loeselii* L.: лс; степи, заросли кустарников, у троп; О, Кч; он. *S. polymorphum* (Murr.) Roth: лс; каменистые степи; О; рд. *Smelowskia calycina* (Steph.) C.A. Mey.: ат, н; щебнисто-лишайниковые и каменистые тундры; перевал р. Текелю – р. Сулуайры, верховья р. Текелю [16]; рд. *Thlaspi arvense* L.: л; отмечено по краю тропы в лиственнично-кедровом лесу; Кч; рд. *Turritis glabra* L.: са; собрано на гребне морены; Кт; рд.

Urticaceae (1/3). *Urtica cannabina* L.: лс; отмечено в зарослях кустарников; О; рд. *U. dioica* L.: лс–ат; леса, редколесья, луга, опушки, курумы, осыпи, у троп и жилья; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *U. urens* L.: са; собрано на морене; верховья р. Катунь [18]; рд.

Euphorbiaceae (1/2). *Euphorbia borealis* Baikov (*E. discolor* auct.): л, са; луга, заросли кустарников; А1, А2, Кт, Кч; он. *E. lutescens* Ledeb.: л, са; луга; А1, А2; он.

Crassulaceae (4/8). *Hylotelephium ewersii* (Ledeb.) H. Ohba: л–ат; скалы, осыпи; Кт, А2, Кч, верховья р. Аккем [18]; он. *H. purpureum* (L.) Holub.: са; собрано на днище речной долины; нижние участки приледниковья в верховьях р. Катунь [18]; рд. *Orostachys spinosa* (L.) C.A. Mey.: лс–са; скалы, каменистые степи, осыпи; О, Кч, верховья р. Аккем [18]; он. *Rhodiola algida*

(Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey.: са, ат; сырые луга, берега рек и ручьев; А1, Т, Кч; рд. *R. coccinea* (Royle) Boriss.: ат, н; каменистые и щебнистые тундры, скалы, курумы, морены; А1, Кт, Т, Кч, перевал р. Текелю – р. Сулуайры; он. *R. krylovii* Polozhij et Revjakina: ат; берега ручьев, морены, осыпи; Т, Кч, верховья р. Аккем [18]; рд. *R. rosea* L.: са, ат; луга, тундры, заросли кустарников, берега ручьев; А1, Т, Кт, Кч; он. *Sedum hybridum* L.: лс–са; скалы южной экспозиции, курумы, осыпи; Кт, А2, О, Кч; оо.

Saxifragaceae (3/9). *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch: л–ат; скалы, курумы, леса, тундры, пустоши; А1, Т, А2, Кт, Кч; оо. *Chrysosplenium nudicaule* Bunge: лс–ат; собрано на сыром альпийском лугу и у воды в долинном лиственнично-елово-березовом лесу; А1, О, верховья р. Ороктой [16]; рд. *Saxifraga cernua* L.: ат, н; скалы, курумы, щебнистые тундры; А1, Т, перевал р. Текелю – р. Сулуайры; рд. *S. hirculus* L.: ат; болота, сырые луга; А1, Т; рд. *S. macrocalyx* Tolm. (*S. flagellaris* auct.): са–н; щебнистые тундры, курумы; Кч, перевал р. Текелю – р. Сулуайры, «Алтай. Перевал Ороктой – Аккем. Альпийская тундра. 9.07.1909 г. В.К. Верещагин» (NS), верховья р. Аккем [17]; рд. *S. nelsoniana* D. Don subsp. *aestivalis* (Fisch. et C.A. Mey.) D.A. Webb.: лс–ат; берега водоемов, сырые луга, леса, ерниковые тундры, курумы; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; оо. *S. oppositifolia* L.: ат, н; щебнистые тундры, скалы, речные наносы; А1, перевал р. Текелю – р. Сулуайры, верховья р. Текелю [16]; он. *S. sibirica* L.: са–н; курумы, скалы, осыпи, щебнистые тундры, берега ручьев; А1, Т, Кт, Кч, перевал р. Текелю – р. Сулуайры, «Центральный Алтай. Катунь у ледника Геблера – 49 3/4° с.ш. и 56 1/6° в.д. Каменистая тундра. 3–18 IX 1933 г. В. Нащекин» (NS); он. *S. terekensis* Bunge: ат; собрано на мелкощебнистой осыпи; перевал р. Иолдо – р. Кучерла; рд.

Grossulariaceae (2/5). *Grossularia acicularis* (Sm.) Spach: лс–са; скалы, заросли кустарников, курумы; Т, А2, О; он. *Ribes altissimum* Turcz. ex Pojark.: л, са; курумы, скалы; А1, Т, А2, Кч; он. *R. atropurpureum* C.A. Mey.: л; отмечено на куруме; А2; рд. *R. graveolens* Bunge: са, ат; курумы; А1, Т, Кт, Кч; он. *R. nigrum* L.: лс–са; леса, луга, прибрежные заросли кустарников, курумы, осыпи; Кт, А2, О, Кч; оо.

Parnassiaceae (1/2). *Parnassia laxmannii* Pall. ex Schult.: ат; осыпи; верховья р. Аккем [18]; рд. *P. palustris* L.: л–ат; берега водоемов, болота, сырые луга; Кт, А2, Кч, верховья р. Аккем [18]; он.

Rosaceae (18/42). *Agrimonia pilosa* Ledeb.: лс; отмечено на лугу и на щебне у тропы; О, Кч; рд. *Alchemilla vulgaris* L. s. l.: лс–ат; луга (в т. ч. деградированные), леса, заросли кустарников, осыпи, у жилья; А1, Т, Кт, А2, Кч; он; представлено микровидами *A. biquadrata* Juz., *A. curtopleura* Juz., *A. dasyclada* Juz., *A. denticulata* Juz., *A. monticola* Opiz, *A. rubens* Juz.; *A. sanguinolenta* Juz.; для истоков Катунь также приводятся микровиды *A. altaica* Juz. и *A. glabricaulis* H. Lindb. [18]. *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb.: лс; отмечено в зарослях спиреи трехлопастной; О; рд. *Comarum salesovianum* (Steph.) Asch. et Graebn.: са; найдено на куруме и морене; Т, верховья р. Аккем [17]; рд.

Cotoneaster melanocarpus Fisch. ex Blytt: лс, л; остепненные луга, степи, заросли кустарников, леса; Т, А2, О, Кч; оо. *C. uniflorus* Bunge: л, са; курумы, луга; Т, Кт, Кч; он. *Dryadanthe tetrandra* (Bunge) Juz.: ат; скалы, курумы; Т, верховья р. Аккем [17]; рд. *Dryas oxyodonta* Juz.: ат; тундры, скалы, альпийские луга; А1, Т; оо. *Fragaria vesca* L.: лс–са; луга, заросли кустарников, редколесья; Кт, О, Кч; оо. *F. viridis* Duchesne: лс; степи, остепненные луга; О, Кч; рд. *Geum aleppicum* Jacq.: лс, л; луга, травяные леса, заросли кустарников, у троп; А2, О, Кч; он. *G. rivale* L.: л, са; собрано на лугу в пойме, отмечено в зарослях прибрежных кустарников; Кт, Кч; рд. *Padus avium* Mill.: лс; отмечено в пойменном редколесье; Кч; рд. *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz: лс–са; луга, прибрежные заросли кустарников, ерники, курумы, леса; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *Potentilla acaulis* L.: лс; степи; О; оо. *P. anserina* L.: л; отмечено на низкотравном лугу на территории турбазы у оз. Кучерлинского; Кч; рд. *P. approximata* Bunge: лс; собрано у троп; О, Кч; рд. *P. asiatica* (Th. Wolf) Juz.: лс–са; луга; Кт, Кч; он. *P. bifurca* L.: лс; степи, остепненные луга, у троп; О, Кч; он. *P. crebridens* Juz.: л–ат; собрано на закустаренном куруме и опушке лиственнично-кедрового леса, отмечено на остепненном лугу; Т, Кч; рд. *P. desertorum* Bunge: са; собрано на куруме и на берегу ручья; Кт, Кч; рд. *P. gelida* С.А. Мей.: л–ат; луга, тундры, курумы, скалы; А1, Т, Кт, Кч; он. *P. longifolia* Willd. ex Schlecht.: лс, л; собрано в зарослях кустарников на склоне ю–з экспозиции, отмечено на лугу и в луговой степи; О, Кч; рд. *P. nivea* L.: ат; луга, тундры, скалы, курумы, осыпи, также отмечено на низкотравных лужайках на территории турбазы у оз. Кучерлинского; А1, Т, Кч; он. *P. pennsylvanica* L.: лс; собрано в разнотравно-осоковой степи; Кч; рд. *P. saposchnikovii* Kurbatski: ат; найдено в верховьях р. Аккем [18]; рд. *P. sericea* L.: са; собрано на степном участке и скалах в высокогорьях; А1; рд. *Rosa acicularis* Lindl.: лс–са; леса, луга, луговые степи; Кт, А2, О, Кч; он. *R. oxycantha* М. Bieb.: са, ат; курумы, осыпи; Т, А2, Кч, верховья р. Аккем [18]; он. *R. spinosissima* L.: лс–са; степи, остепненные луга, заросли кустарников, скалы; А1, О, Кч; он. *Rubus sachalinensis* Н. Lévl.: лс–са; заросли кустарников, курумы, осыпи, скалы, леса, редколесья; А1, Т, А2, О, Кч; оо. *R. saxatilis* L.: лс–са; луга, леса; Кт, А2, О, Кч; оо. *Sanguisorba alpina* Bunge: са, ат; луга, прирусловые кустарники, берега ручьев; А1, Т, Кч; он. *S. officinalis* L.: лс; луга; Кч; рд. *Sibbaldia procumbens* L.: ат; альпийские луга, ерниковые тундры, пустоши; А1, Кт, Кч; оо. *Sorbus sibirica* Hedl.: лс, л; леса, редколесья; А2, О, Кч; он. *Spiraea alpina* Pall.: ат; ерниковые тундры, курумы; Т; он. *S. chamaedryfolia* L.: лс, л; леса, луга, заросли кустарников; А2, О, Кч; оо. *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess.: л; остепненные луга, луговые степи, леса, опушки; А2, Кч; рд. *S. hypericifolia* L.: лс; степи, заросли кустарников; О, Кч; он. *S. media* F. Schmidt: лс–са; курумы, луга, леса, редколесья, заросли кустарников; А1, Кт, Т, Кч; он. *S. trilobata* L.: лс; заросли кустарников, степи; О; оо.

Onagraceae (3/5). *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.: л, са; луга, редколесья, заросли кустарников; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *Ch. latifolium* (L.) Th.

Fr. et Lange: л–ат; глинисто-галечниковые берега рек и ручьев, каменистые тундры, морены, осыпи; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *Circaea alpina* L.: л; леса; А2, Кч; оо. *Epilobium alpinum* L.: ат; «Алтай. Катунские белки. Верховья р. Катунь. Катунский ледник. По бер. ручьев. 1.7.1909 г. В.К. Верещагин» (NS); рд. *E. palustre* L.: са; собрано на берегу ручья; Кч; рд.

Fabaceae (11/40). *Astragalus alpinus* L.: са, ат; морены, пойменные галечники; Кт, верховья р. Аккем [16], «Центральн. Алтай. Верхов. р. Катунь в полуверсте от ледника, галечн. берег. Абс. выс. 1950 м. 7 июля 1917 г. К.Г. Тюменцев и В.П. Марков» (NS); рд. *A. austriacus* Jacq.: лс; степи, заросли кустарников; О; оо. *A. austrosibiricus* Schischk. (*A. adsurgens* auct.): лс–са; степи, заросли кустарников, отмечено на лужайке в куруме; Т, О, верховья р. Аккем [18]; он. *A. danicus* Retz.: лс; луга, заросли кустарников; О, долины рек Кучерла и Аккем [16]; рд. *A. frigidus* (L.) A. Gray: л–ат; пойменные леса, луга, берега рек и ручьев; А1, Т, А2, Кч; он. *A. multicaulis* Ledeb.: ат; собрано на гравийно-глинистых наносах руч. Ярлу; А1; рд. *A. norvegicus* Weber (*A. oroboides* Hornem.): лс–са; берега рек, пойменные леса, старые морены; А2, Кч, верховья рек Аккем и Текелю [17]; рд. *A. propinquus* Schischk.: л; собрано на берегу оз. Кучерлинского; Кч; рд. *A. schanginianus* Pall.: лс; степи; О; он. *A. stenoceras* С.А. Mey.: лс; степи; О; он. *Caragana arborescens* Lam.: лс, л; леса, заросли кустарников, степи, остепненные луга; Т, А2, О, Кч; оо. *C. pygmaea* (L.) DC.: лс; степи, заросли кустарников, скалы, также отмечено на остепненном лугу на крутом склоне долины р. Текелю; Т, О; оо. *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch.: са, ат; субальпийские и альпийские луга, тундры; А1, Т, Кт; оо. *H. neglectum* Ledeb.: л, са; луга, леса, опушки, берега водоемов, курумы; Т, А2, Кч; он. *H. theinum* Krasnob.: са; луга, заросли кустарников; Кт, Кч; оо. *Lathyrus frolovii* Rupr.: лс, л; леса; Кч; оо. *L. gmelinii* Fritsch: лс–са; луга, леса; Кт, Кч; он. *L. humilis* (Ser.) Spreng.: лс–са; луга, леса; Кт, А2, Кч; он. *L. krylovii* Serg.: са; собрано на субальпийском лугу; Кт; рд. *L. pratensis* L.: лс; отмечено на лугу; Кч; рд. *Medicago falcata* L.: лс; степи, заросли кустарников; О; он. *Melilotus officinalis* (L.) Pall.: лс; степи; О; он. *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.: лс; отмечено в зарослях кустарников; О; рд. *Oxytropis alpina* Bunge: ат; альпийские луга, тундры; А1, Т, Кт; он. *O. altaica* (Pall.) Pers.: са, ат; альпийские и низкотравные субальпийские луга, берега рек и ручьев; А1, Кт; он. *O. ampullata* (Pall.) Pers.: лс; каменистые степи, скалы; О; рд. *O. gebleri* Fisch. ex Bunge: «Найд. Геблером... на г. Белухе в истоках р. Катунь под ледником» [16]; рд. *O. recognita* Bunge: л–ат; собрано на лужайке в куруме, в пойменном лиственнично-березовом лесу, на опушке лиственнично-кедрового леса; Т, А2, Кч; рд. *O. saposhnikovii* Krylov: ат; собрано на гравийно-глинистых наносах руч. Ярлу; А1; рд. *O. songorica* (Pall.) DC.: лс; степи, заросли кустарников; О; рд. *O. strobilacea* Bunge: са, ат; субальпийские и альпийские луга, лужайки в курумах; А1, Т; он. *Thermopsis alpina* (Pall.) Ledeb.: ат; альпийские луга; А1, Т; он. *Trifolium eximium* Steph. ex DC.: са, ат; тундры, альпийские луга, мелкощепнистые осыпи, прирусло-

вые галечники; А1, Т, Кч; он. *T. lupinaster* L.: лс–ат; луга, леса, редколесья; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *T. pratense* L.: лс–са; низкотравные луга, тропы; О, Кч; он. *T. repens* L.: лс–са; деградированные лужайки на местах туристических стоянок и у турбазы, тропы, заросли кустарников; О, Кч; оо. *Vicia cracca* L.: лс; собрано в смешанном пойменном лесу; Кч, также собрано в нижней части перигляциальной зоны ледника Геблера [18]; рд. *V. lilacina* Ledeb.: лс; собрано в лиственнично-елово-березовом лесу; О; рд. *V. megalotropis* Ledeb.: лс, л; луга, заросли кустарников; Кч; рд. *V. multicaulis* Ledeb.: лс; собрано в разнотравно-осоковой степи и на остепненном лугу; Кч; рд.

Oxalidaceae (1/1). *Oxalis acetosella* L.: л; собрано в темнохвойном лесу; А2; рд.

Geraniaceae (1/6). *Geranium albiflorum* Ledeb.: са; луга; Кт; рд. *G. krylovii* Tzvelev: л–ат; луга, леса, ерники; А1, А2, Т, Кч; оо. *G. laetum* Ledeb.: л; собрано на лугу; А2; рд. *G. pratense* L.: лс–са; луга, луговые степи, заросли кустарников, у троп; А1, О, Кч; он. *G. pseudosibiricum* J. Mayer: л, са; луга, заросли кустарников; А1, Т, Кт, Кч; оо. *G. sibiricum* L.: лс; степи, заросли кустарников, у троп; О; он.

Polygalaceae (1/1). *Polygala hybrida* DC.: лс–са; луга, лужайки в курумах, заросли кустарников; А1, А2, Т, Кт, О, Кч; он.

Santalaceae (1/2). *Thesium refractum* С.А. Меу.: лс; степи, скалы; О, Кч; он. *T. repens* Ledeb.: л–ат; луга, леса, заросли кустарников, ерниковые тундры, курумы, осыпи, пустоши; А1, Т, Кт, Кч; он.

Apiaceae (18/22). *Aegopodium alpestre* Ledeb.: лс–ат; леса, редколесья, луга, заросли кустарников, курумы; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; он. *Angelica decurrens* (Ledeb.) В. Fedtsch.: лс–ат; берега рек и ручьев, заросли кустарников, луга, курумы; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.: лс–са; луга, заросли кустарников; Кт, А2, О, Кч; он. *Aulacospermum anomalum* (Ledeb.) Ledeb.: лс–са; остепненные луга; А1, Т, Кч; он. *Bupleurum longifolium* L. subsp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.) Соó: лс–са; луга; Кт, А2, Кч; оо. *B. multinerve* DC.: лс–са; степи, остепненные луга, заросли кустарников, курумы; Т, О; он. *Carum carvi* L.: лс, л; луга, у троп; О, Кч; оо. *Chaerophyllum prescottii* DC.: лс; отмечено в кустарниковых зарослях; О; рд. *Conioselinum tataricum* Hoffm.: л; собрано в зарослях кустарников и у тропы; Кч; рд. *Ferula caspica* М. Bieb.: лс; собрано на скалах южной экспозиции; О; рд. *F. soongarica* Pall. ex Spreng.: лс; заросли степных кустарников, закустаренные степи; О, Кч; рд. *Heracleum dissectum* Ledeb.: л, са; луга, редколесья, курумы; А1, Т, Кт, А2; он. *Kitagawia baicalensis* (I. Redowsky ex Willd.) Pimenov: лс, л; каменистые степи, остепненные луга, скалы, заросли кустарников, также собрано на опушке лиственничного леса; О, Кч; он. *Pachypleurum alpinum* Ledeb.: л–ат; альпийские и низкотравные субальпийские луга, ерниковые тундры, заросли кустарников, редколесья, курумы, осыпи; А1, Т, Кт, А2, Кч; он; изредка встречается разновидность *P. alpinum* Ledeb. var. *schischkinii* (Serg.) Malyshev. *Peucedanum morisonii* Besser ex Spreng.: лс; заросли кустарников;

О; рд. *Pleurospermum uralense* Hoffm.: лс–са; луга, леса, заросли кустарников; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; он. *Sajanella monstrosa* (Willd. ex Spreng.) Soják: са, ат; луга; А1, Т; он. *Schulzia crinita* (Pall.) Spreng.: са, ат; луга, ерниковые тундры, пустоши; А1, Т, Кт, Кч; оо. *Seseli buchtormense* (Fisch. ex Spreng.) W.D.J. Koch: л, са; скалы, осыпи; Т, Кч, верховья р. Аккем [18]; рд. *S. condensatum* (L.) Rchb. f.: л–ат; сырые луга, заросли кустарников, болота; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *S. libanotis* (L.) W.D.J. Koch: лс; отмечено в зарослях спиреи трехлопастной и на лугу; О, Кч; рд. *Stenocoelium athamantoides* (M. Bieb.) Ledeb.: ат; собрано на остепненном лугу; А1; рд.

Caprifoliaceae (2/4). *Linnaea borealis* L.: л; леса; А2, Кч; оо. *Lonicera altaica* Pall. ex DC.: лс–ат; леса, курумы, заросли кустарников, ерниковые тундры; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; оо. *L. hispida* Pall. ex Schult.: са, ат; курумы, скалы, осыпи, морены; А1, Т, Кт, Кч; он. *L. microphylla* Willd. ex Schult.: лс–са; скалы, курумы; А2, Т, О, Кч; рд.

Sambucaceae (1/1). *Sambucus sibirica* Nakai: лс; леса; О; он.

Adoxaceae (1/1). *Adoxa moschatellina* L.: са; редколесья, луга; А1, Кт; рд.

Valerianaceae (2/4). *Patrinia sibirica* (L.) Juss.: са, ат; низкотравные луга, тундры, осыпи; А1, Т; он. *Valeriana capitata* Pall.: ат; влажные водораздельные участки, берега речек и озер; верховья р. Аккем [18]; рд. *V. dubia* Bunge: лс–са; луга, луговые степи; А1, Т, Кт, Кч; он. *V. petrophila* Bunge: ат; найдено на осыпи и старой морене; верховья р. Аккем [18]; рд.

Dipsacaceae (1/1). *Scabiosa ochroleuca* L.: лс; степи; О; он.

Rubiaceae (2/7). *Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed.: лс, л; леса, редколесья, луга, заросли кустарников; А2, О, Кч; оо. *Galium boreale* L.: лс–са; луга, луговые степи, леса, заросли кустарников; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; он. *G. densiflorum* Ledeb.: л–ат; остепненные луга, луговые степи, заросли кустарников, осыпи; А1, Т, Кч; он. *G. ruthenicum* Willd.: лс; собрано в каменистой степи; О; рд. *G. uliginosum* L.: лс, л; болота, прирусловые кустарники, пойменные леса; А2, Кч, долина р. Ороктой [16]; он. *G. vaillantii* DC.: лс; собрано в зарослях кустарников; О; рд. *G. verum* L.: лс, л; степи, заросли кустарников; О, Кч; он.

Gentianaceae (7/15). *Anagallidium dichotomum* (L.) Griseb.: лс; степи, щебнистые осыпи; О; рд. *Comastoma tenellum* (Rottb.) Toyok.: л, са; собрано в листовеннично-ивовой ассоциации по берегу реки, в березово-еловом пойменном лесу, на мелкощебнистой осыпи и низкотравной лужайке; А2, Кч; рд. *Gentiana algida* Pall.: ат; луга; А1, Т, Кт; он. *G. aquatica* L. (*G. humilis* Stev.): лс–са; сырые луга, берега водоемов; Т, А2, Кч, верховья р. Аккем [17]; рд. *G. decumbens* L. f.: са, ат; луга; Т, перевал р. Кучерла – р. Аккем и окр. оз. Аккемского [17]; рд. *G. grandiflora* Laxm.: са, ат; низкотравные луга, тундры; А1, Т, Кт, Кч; оо. *G. macrophylla* Pall.: л, са; луга; А1, Т, Кч; рд. *G. prostrata* Haenke (*G. nutans* Bunge): ат, са; тундры, луга, осыпи; Кч, верховья р. Аккем [16, 17]; рд. *G. pseudoaquatica* Kusn.: л, са; низкотравные луга; А1, Кч; рд. *G. septemfida* Pall.: са; собрано на лугу; Кч, также найдено в веховьях

рек Катунь и Аккем на задернованных участках [18]; рд. *G. uniflora* Georgi: са, ат, заходит в нижележащие пояса; луга, заросли кустарников, также собрано в пойменном елово-березовом лесу и на мелкощебнистой осыпи; А1, Т, Кт, Кч; он. *Gentianella amarella* (L.) Börner: лс, л; собрано на остепненном лугу, отмечено в луговой степи; Кч; рд. *Gentianopsis barbata* (Froel.) Ma: лс, л; луга, луговые степи; Кч; он. *Lomatogonium carinthiacum* (Wulfen) A. Br.: л-ат; низкотравные луга, берега рек; Кч, долина р. Текелю [16], верховья р. Аккем [18]; рд. *Swertia obtusa* Ledeb.: л-ат; луга, болота, заросли кустарников, берега водоемов; А1, Т, Кт, Кч; он.

Polemoniaceae (1/2). *Polemonium caeruleum* L.: лс-са; луга, заросли кустарников, травяные леса, также собрано на крупнообломочной осыпи; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *P. pulchellum* Bunge: са, ат; курумы, осыпи, заросли кустарников; А1, Кч, верхнее течение р. Текелю [16]; рд.

Boraginaceae (7/11). *Asperugo procumbens* L.: лс; собрано Д.Н. Шауло в долине р. Кучерла в 17 км от устья, в этикетке указывается как сорное; Кч; рд. *Eritrichium subrupestre* Popov: ат; скалы южн. экспозиции; Т, окр. оз. Аккемского [18]; рд. *E. villosum* (Ledeb.) Bunge: са, ат; низкотравные луга, ерниковые тундры; А1, верховья р. Катунь [16]; он. *Hackelia deflexa* (Wahlenb.) Oriz: лс; собрано на скалах; Кч; рд. *Lappula intermedia* (Ledeb.) Popov: лс; степи, скалы, у троп; О, Кч; он. *Myosotis austrosibirica* O.D. Nikif.: ат; альпийские луга, морены, осыпи; Т, Кт; рд. *M. imitata* Serg.: лс-ат; луга; А1, Т, Кт, Кч; он. *M. krylovii* Serg.: лс, л; травяные леса; А2, О; рд. *M. palustris* (L.) L.: лс-са; берега рек и ручьев, сырые луга, заросли кустарников; Кч; он. *Onosma gmelinii* Ledeb.: лс; степи; О; рд. *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem.: лс; травяные леса, редколесья; О, Кч; он.

Scrophulariaceae (9/28). *Castilleja pallida* (L.) Spreng.: са; собрано на остепненном субальпийском лугу; А1; рд. *Euphrasia altaica* Serg.: са, ат; низкотравные луга, берега ручьев; Т, Кт; истоки р. Кучерла [18]; он. *E. krylovii* Serg.: лс-са; луга, заросли кустарников; Т, Кч; рд. *E. pectinata* Ten.: л, са; собрано в листовеннично-ивовом сообществе по берегу реки и на мелкощебнистых осыпях; А2, Кч; рд. *E. syreitschikovii* Govor. ex Pavlov: л; отмечено на низкотравной лужайке на территории турбазы у оз. Кучерлинского, собрано на морене ледника Родзевича; Кч, верховья р. Аккем [17]; рд. *Lagotis integrifolia* (Willd.) Schischk.: са, ат; берега ручьев, сырые альпийские и низкотравные субальпийские луга, тундры; А1, Т, Кт, Кч; оо. *Linaria acutiloba* Fisch. ex Rchb.: лс; собрано в степи на южн. склоне; Кч; рд. *L. altaica* Fisch. ex Kuprian.: лс; степи; О, Кч; рд. *Pedicularis amoena* Adams ex Stev.: ат; луга, тундры; А1, Т, Кт; он. *P. anthemifolia* Fisch. ex Colla: са, ат; луга; А1, Т, Кт; он. *P. compacta* Steph. ex Willd.: л-ат; луга, заросли кустарников, ерниковые тундры, редколесья, опушки; А1, Т, Кт, Кч; он. *P. elata* Willd.: лс-са; луга, луговые степи; Т, Кт, Кч; он. *P. incarnata* L.: л, са; травяные леса, редколесья; А1, Кч; рд. *P. lasiostachys* Bunge: ат; луга, тундры, осыпи; Кч, верховья рек Аккем и Текелю [16]; рд. *P. oederi* Vahl: ат; луга, тундры; А1, Т; он. *P. probos-*

cidea Steven: са, ат; луга, заросли кустарников; Кт, Кч; оо. *P. resupinata* L.: лс, л; леса, редколесья, заросли пойменных кустарников; А2, Кч; он. *P. tristicis* L.: са, ат; луга; А1, Т; рд. *P. verticillata* L.: л–ат; луга, заросли прибрежных кустарников; А1, Т, А2; рд. *Rhinanthus aestivalis* (N.W. Zinger) Schischk. et Serg.: л; отмечено на деградированном лугу около жилья; Кч; рд. *R. vernalis* (N.W. Zinger) Schischk. et Serg.: л; отмечено у тропы и у стены дома на территории турбазы у оз. Кучерлинского; Кч; рд. *Scrophularia altaica* Murray: л–ат; скалы, курумы; А2, Т, Кч; рд. *S. incisa* Weinm.: л–ат; щебнистые осыпи, гравийно-глинистые речные наносы; А1, А2, Кч; рд. *Verbascum phoeniceum* L.: лс; степи, у троп; О; рд. *Veronica densiflora* Ledeb.: ат; луга, ерниковые тундры; А1, Кт; он. *V. krylovii* Schischk.: са; собрано на лугу; Т; рд. *V. longifolia* L.: лс–са; луга, заросли кустарников, редколесья; А2, Кч; оо. *V. macrostemon* Bunge: ат; осыпи, курумы, скалы; верховья рек Аккем и Текелю [16, 18]; рд. *V. porphyriana* Pavlov: са; собрано в луговой степи на склоне морены; Кт; рд.

Orobanchaceae (1/1). *Orobanche caesia* Rchb.: лс; степи; О; он.

Plantaginaceae (1/3). *Plantago depressa* Willd.: лс, л; тропы, деградированные луга; О, Кч; он. *P. major* L.: лс, л; тропы, деградированные луга, у жилья; О, Кч; он. *P. urvillei* Oriz: лс; отмечено у тропы; О; рд.

Lamiaceae (12/21). *Dracocephalum grandiflorum* L.: л–ат; луга, ерники, субальпийские редколесья, травяные леса в верхней части пояса; А1, Т, Кт, Кч; оо. *D. imberbe* Bunge: ат; курумы, скалы, тундры; А1, Т; рд. *D. nutans* L.: лс–са; луга, степи, заросли кустарников, щебнистые осыпи, морены; Кт, А2, О, Кч; он. *D. origanoides* Stephan ex Willd.: ат; осыпи, морены, гравийно-глинистые речные наносы; А1, верховья р. Аккем у ледников Курусай и Акбулак [17]; рд. *D. peregrinum* L.: лс; степи, заросли кустарников; О; рд. *D. ruyschiana* L.: лс–са; луга; А2; Т, Кч; он. *Lagopsis marrubiastrum* (Steph.) Ikonn.-Gal.: ат; щебнистые осыпи, морены; Кч, верховья р. Аккем [18]; рд. *Lamium album* L.: лс–са; луга, луговые степи, заросли кустарников, травяные леса; А1, Кт, А2, О, Кч; он. *Leonurus glaucescens* Bunge: лс; степи, заросли кустарников; О, Кч; он. *L. tataricus* L.: лс; степи, заросли кустарников; долины рек Кучерла и Ороктой [16]; рд. *Nepeta sibirica* L.: лс; заросли кустарников, деградированные луга, у троп; О, Кч; он. *Panzerina lanata* (L.) Soják subsp. *argyracea* (Kuprian.) Krestovsk.: лс; степи, скалы; О; он. *Phlomis alpina* (Pall.) Adylov, Kamelin et Machm.: са, ат; луга, курумы; Т, Кт; оо. *P. tuberosa* (L.) Moench.: лс; степи, заросли кустарников; О, Кч; он. *Prunella vulgaris* L.: л; отмечено на низкотравном деградированном лугу на территории турбазы; Кч; рд. *Schizonepeta multifida* (L.) Briq.: лс, л; степи, остепненные луга; Кч; он. *Scutellaria supina* L.: лс–са; степи, щебнистые осыпи, морены; Кт, О; он. *Thymus altaicus* Klokov et Desj.-Shost.: са, ат; осыпи, низкотравные луга, прибрежные наносы; А1, Т, Кч; он. *Th. mongolicus* (Ronninger) Ronninger: л, са; степи, осыпи, курумы, прирусловые галечники; А1, Т, Кт, А2; он. *Th. schischinii* Serg.: са, ат; мелкощебнистые осыпи, морены; Кч, верховья р. Ак-

кем [18]; рд. *Ziziphora clinopodioides* Lam.: лс; степи, заросли кустарников; О, Кч; он.

Campanulaceae (2/4). *Adenophora lamarckii* Fisch.: л, са; луга, опушки; А2, Т, Кч; рд. *Campanula glomerata* L.: лс-са; луга, луговые степи; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *C. rotundifolia* L.: лс-са; скалы, луга, курумы, осыпи, морены; Т, А2, Кч, верховья рек Аккем и Катунь [17]; он. *C. sibirica* L.: лс; степи, луга, заросли кустарников; О, Кч; он.

Asteraceae (39/90). *Achillea asiatica* Serg.: лс-ат; степи, луга, опушки, заросли кустарников; А1, Т, О, Кч; он. *Alfredia cernua* (L.) Cass.: лс; собрано у обочины тропы в нижнем течении р. Кучерла; Кч; рд. *Antennaria dioica* (L.) Gaertn.: л-ат; низкотравные луга, лужайки в курумах, пустоши, осыпи; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *Arctium tomentosum* Mill.: лс; отмечено у тропы; О; рд. *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin: ат; курумы, скалы; Т, верховьях р. Аккем [18]; рд. *Artemisia borealis* Pall.: са, ат; собрано на остепненном субальпийском лугу по осыпи и гравийно-глинистых речных наносах; А1, Т; рд. *A. commutata* Bes-ser: лс; степи; О, Кч; рд. *A. dracunculus* L.: лс; степи, заросли кустарников; О, Кч; он. *A. frigida* Willd.: лс; степи; О; оо. *A. glauca* Pall. ex Willd.: лс; степи; долина р. Аккем [16]; рд. *A. laciniata* Willd.: лс; собрано на лугу; Кч; рд. *A. macrantha* Ledeb.: л; собрано в зарослях кустарников и на остепненном лугу; Кч; рд. *A. obtusiloba* Ledeb.: лс; степи, скалы южной экспозиции; О; он. *A. phaeolepis* Krasch.: са, ат; остепненные луга; Т, долина р. Аккем [16]; рд. *A. pycnorhiza* Ledeb.: ат; осыпи; истоки р. Аккем [18]; рд. *A. santolinifolia* Turcz. ex Besser: лс-са; степи, остепненные луга, скалы, заросли кустарников; А1, Т, О, Кч; оо. *A. scoparia* Waldst. et Kit.: лс; степи, заросли кустарников, осыпи; О; он. *A. sericea* Weber: лс; степи; Кч; рд. *A. sieversiana* Willd.: лс; заросли кустарников, у троп; О; он. *A. vulgaris* L.: лс; отмечено в осино-вых насаждениях, у троп; О; он. *Aster alpinus* L.: лс-ат; степи, низкотравные луга, опушки, курумы, заросли кустарников; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; он. *Cacalia hastata* L.: лс, л; травяные леса, редколесья; А2, О, Кч; он. *Carduus nutans* L.: лс; степи, заросли кустарников; О; он. *Centaurea scabiosa* L.: лс; отмечено в зарослях кустарников; О; рд. *Cicerbita azurea* (Ledeb.) Beauverd: лс-са; леса, заросли кустарников; А2, О, Кч, верховья р. Катунь [17]; он. *Cirsium heleinoides* (L.) Hill: л, са; высокотравные луга, заросли кустарников; А1, Кт, А2, Кч; оо. *C. komarovii* Schischk.: л, са; скалы, курумы, осыпи; Т, А2, Кч; рд. *C. serratuloides* (L.) Hill (*C. asiaticum* Schischk): лс, л; луга, разреженные леса; долины рек Кучерла, Аккем, Ороктой [16]; рд. *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz.: са, ат; альпийские луга, ерники; А1, Кт, Т; он. *C. karelinii* Popov et Schischk.: ат; найдено на осыпи; верховья р. Аккем [18]; рд. *C. lyrata* (L.) Froel: л, са; луга; А2; он. *C. multicaulis* Ledeb.: л-ат осыпи, прирусловые галечники, морены; А1, А2, верховья р. Катунь [17]; рд. *C. nana* Richardson: ат; осыпи, глинистые речные наносы, морены; А1, верховья р. Катунь [17]; рд. *C. polytricha* (Ledeb.) Turcz.: са, ат; мелкощербнистые осыпи, морены, гравийно-глинистые речные наносы; А1, Кч; рд. *C. sibirica* L.: л, са; луга, травяные

леса, редколесья; Кт, А2; он. *C. tectorum* L.: лс; отмечено у тропы; О; рд. *Dendranthema sinuatum* (Ledeb.) Tzvelev: са; скалы, курумы; А1, Т; рд. *Doronicum altaicum* Pall.: ат; собрано на альпийском лугу; Кт; рд. *D. turkestanicum* Cavill.: ат; отмечено на куруме; Т; рд. *Echinops ritro* L.: лс; степи; О; он. *Erigeron acris* L.: лс-са; луга, степи, разреженные травяные леса, осыпи; Т, А2, О, Кч; он. *E. altaicus* Popov: са, ат; луга; Т, Кт; рд. *E. elongatus* Ledeb.: л, са; собрано в березово-еловом лесу, в зарослях кустарников, на гребне морены и на крупнообломочной россыпи; Кт; А2, Кч; рд. *E. flaccidus* (Bunge) Botsch.: са, ат; луга, ерники; А1, Т; он. *E. oreades* (Schrenk) Fisch. et C.A. Mey.: ат; собрано на берегу ручья, отмечено на морене ледника Мюштуайры; Кч; рд. *E. uniflorus* L. subsp. *ericalyx* (Ledeb.) Á. et D. Löve: са, ат; луга, курумы; А1, Т, Кт, Кч; он. *Galatella dahurica* DC.: лс, л; степи, заросли кустарников; Кч; рд. *G. hauptii* (Ledeb.) Lindl.: лс; остепненные луга, степи; долина р. Кучерла [16]; рд. *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr.: лс; степи; О; он. *Hieracium korshinskyi* Zahn: л, са; луга, заросли кустарников, пустоши, курумы, осыпи, также собрано на прибрежных наносах и гребне морены; А1, Кт, А2, Кч; он. *H. krylovii* Nevski ex Schljakov: са; найдено в нижних участках приледниковья; верховья р. Катунь [18]; рд. *H. umbellatum* L.: лс, л; леса, луга, опушки, также собрано на щебнистой осыпи; А2, Кч; рд. *H. virosum* Pall.: лс; степи, остепненные луга; долина р. Ороктой [16]; рд. *Jacobaea nemorensis* (L.) Moench: л, са; луга, травяные леса, заросли кустарников, осыпи; А2, Кч; он. *Leontopodium ochroleucum* Beauverd: са, ат; криофитные степи, остепненные луга, осыпи; А1, Т, Кч; рд. *Ligularia altaica* DC.: л, са; луга; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *L. glauca* (L.) Hoffm.: лс; луга; Кч; рд. *Omalotheca norvegica* (Gunnerus) Sch. Bip. et F.W. Schultz: са, ат; луга, редколесья, заросли кустарников, пустоши; Кт, Кч; он. *Packera heterophylla* (Fisch.) E. Wiebe: ат; тундры; А1, Т, верховья р. Ороктой [16]; рд. *Petasites frigidus* (L.) Fr.: са, ат; влажные задернованные участки; истоки рек Катунь и Текелю [17]; рд. *P. rubellus* (J.F. Gmel.) Toman: л-ат; курумы, скалы, щебнистые тундры, также собрано в кедрово-лиственничном лесу у его верхней границы; А1, Т, Кт, Кч; он. *Pilosella dublitzkii* (B. Fedtsch. et Nevski) Sennik.: л; собрано на низкотравном лугу; Кч; рд. *Ptarmica ledebourii* (Heimerl) Serg.: са; собрано в зарослях субальпийских кустарников; Кч; рд. *Pyrethrum krylovianum* Krasch.: ат; курумы; Т, Кч, окр. оз. Дарашколь, также найдено на моренном субстрате в верховьях р. Аккем [18]; рд. *P. pulchrum* Ledeb.: ат; собрано на альпийском лугу; Кт; рд. *Saussurea alpina* (L.) DC.: лс-са; леса, луга, заросли кустарников, субальпийские редколесья; А1, Т, А2, О, Кч; он. *S. controversa* DC.: л, са; луга, опушки, заросли кустарников; А1, Т, Кч; он. *S. foliosa* Ledeb.: ат; водораздельные участки, борта каров и долин с ледниками; верховья рек Катунь и Аккем [18]; рд. *S. frolovii* Ledeb.: са; луга; Кт; он. *S. krylovii* Schischk. et Serg.: ат; собрано на альпийском лугу у подножия останца; Т; рд. *S. latifolia* Ledeb.: са; луга, заросли кустарников; Кт, Кч; он. *S. parviflora* (Poir.) DC.: л-ат; А1, Т, Кт; луга, заросли кустарников; он. *S. schanginiana* (Wydler) Fisch. ex Herder:

ат; тундры, альпийские луга; А1, Т; рд. *S. subacaulis* (Ledeb.) Serg.: са; собрано на участке разнотравно-ивовой тундры в куруме; Т; рд. *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb.: л–ат; луга, ерниковые тундры, лужайки в курумах, морены; А1, Т, Кт, Кч; он. *Serratula algida* Iljin: ат; собрано на альпийском лугу; А1; рд. *Solidago dahurica* Kitag.: лс–са; луга, травяные леса, заросли кустарников; Кт, А2, Кч; он. *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich: са; крупнотравные субальпийские луга; Кт; оо. *Taraxacum glabrum* DC.: ат; сырые луга, тундры, курумы; А1, Т, Кт; он. *T. krylovii* Krasnikov et Khanm.: ат; собрано на морене и выбросах песка и дресвы около сурчины; А1, Т; рд. *T. macilentum* Dahlst.: са; собрано на осоковом болоте; Кт; рд. *T. officinale* Weber ex F.H. Wigg.: лс–са; тропы, луга, также собрано на морене; Кт, А2, О, Кч; он. *T. pingue* Schischk.: ат; собрано у тропы и на куруме; А1, Т; рд. *Tephroseris integrifolia* (L.) Holub: лс; собрано на остепненном лугу; Кч; рд. *T. praticola* (Schischk. et Serg.) Holub (*Senecio asiaticus* Schischk. et Serg.): л–ат; луга, луговые степи, заросли кустарников, лужайки в курумах, осыпи; Т, Кт, А2, Кч, верховья р. Аккем [17]; он. *T. pricei* (N.D. Simpson) Holub (*Senecio cryophilus* Schischk. et Serg.): ат; щербнистые тундры, осыпи; верховья р. Аккем [16]; рд. *T. turczaninowii* (DC.) Holub: са, ат; луга, редколесья, курумы; А1, Т, Кт; он. *Tripleurospermum ambiguum* (Ledeb.) Franch. et Sav.: са, ат; луга, прирусловые галечники, заросли кустарников; Кт, Кч; он. *Trommsdorffia maculata* (L.) Bernh.: л, са; луга; А2, Т, Кч; рд. *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebbins: лс; скалы; О; он.

Melanthiaceae (1/2). *Veratrum lobelianum* Bernh.: лс–са; луга, леса, редколесья, заросли кустарников; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *V. nigrum* L.: лс; отмечено в луговой степи; Кч; рд.

Iridaceae (1/3). *Iris bloudowii* Ledeb.: л–ат; луга, луговые степи, скалы, осыпи; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *I. humilis* Georgi: лс; степи; О; рд. *I. ruthenica* Ker Gawl.: лс–са; луга, луговые степи, травяные леса, опушки, старые морены; А2, Кч, верховья р. Катунь [18]; оо.

Liliaceae (4/4). *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov: са, ат; луга; Т, Кт; оо. *Gagea granulosa* Turcz.: са; собрано на тропе; Кт; рд. *Lilium pilosiusculum* (Freyn) Mischz.: лс–са; луга, травяные леса; А1, Т, Кч, нижние участки приледниковья р. Катунь [18]; он. *Lloydia serotina* (L.) Rchb.: са, ат; альпийские луга, тундры, скалы; А1, Т, Кт; он.

Alliaceae (1/12). *Allium altaicum* Pall.: л, са; скалы, курумы, осыпи, каменистые степи, остепненные луга; А1, Кт, Кч; он. *A. amblyophyllum* Kar. et Kirg.: са; луга; А1, Кт; рд. *A. amphibolum* Ledeb.: са, ат; луга; Кт, Т; рд. *A. clathratum* Ledeb.: лс; собрано в каменистой степи; О; рд. *A. flavidum* Ledeb.: са, ат; луга; Т; он. *A. globosum* M. Bieb. ex Redouté: лс; собрано в каменистой степи; О; рд. *A. ledebourianum* Schult. et. Schult. f.: са; сырые луга; А1, Кт; рд. *A. nutans* L.: лс, л; степи, остепненные луга, заросли кустарников, скалы; О, Кч; он. *A. pumilum* Vved.: ат; собрано на альпийском лугу и мелкощербнистой осыпи; А1, Кч; рд. *A. schoenoprasum* L.: са, ат; берега водоемов, сырые луга,

болота, ерники; А1, Т, Кт, Кч; оо. *A. strictum* Schrad.: лс–са; заросли кустарников, степи, остепненные луга, скалы, осыпи; А2, О, Кч; он. *A. tythocephalum* Schult. et Schult. f.: са; степи, остепненные луга; А1; рд.

Orchidaceae (7/10). *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm.: ат; луга; Т, Кт, верховья р. Аккем [18]; рд. *Cypripedium guttatum* Sw.: лс, л; травяные леса, также найдено на старой морене; А2, Кч, верховья р. Аккем [18]; рд. *C. macranthon* Sw.: л–ат; леса, также собрано на морене в верховьях р. Аккем; А1, Кч; рд. *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó: са; собрано на сыром лугу; Кт; рд. *D. hebridensis* (Wilmott) Aver.: са; болота, прирусловые кустарники; Кт; рд. *D. incarnata* (L.) Soó: са; собрано на осоково-пушицевом болоте; Кт; рд. *Goodyera repens* (L.) R. Br.: л; леса; А2, Кч; оо. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.: л, са; луга; А1, Кч; он. *Malaxis monophyllos* (L.) Sw.: ат; найдено на морене; верховья р. Аккем [18]; рд. *Neottia camtschatea* (L.) Rehb. f.: л; леса; долина р. Аккем близ устья р. Текелю [16]; рд.

Juncaceae (2/10). *Juncus arcticus* Willd.: ат; найдено на незадернованном илистом берегу озера; верховья р. Аккем [18]; рд. *J. biglumis* L.: ат; встречено на участке каменистой тундры; верховья р. Аккем [18]; рд. *J. castaneus* Sm.: са, ат; берега водоемов, сырые луга, переувлажненные участки в тундрах; Т, Кт, Кч, верховья р. Аккем [16]; он. *J. triglumis* L.: ат; высокогорные болота, сырые альпийские луга, берега водоемов; А1, Т, Кт; он. *Luzula confusa* Lindeb.: ат; тундры, альпийские луга, морены; Т, перевал р. Кучерла – р. Аккем, верховьях рек Аккем и Катунь [18]; рд. *L. pallescens* Sw.: са, ат; луга, редколесья, берега водоемов; А1, Кт; он. *L. parviflora* (Ehrh.) Desv.: л–ат; леса, луга, ерники, курумы; Т, А2, Кч; он. *L. rufescens* Fisch. ex E. Mey.: л; собрано в пихтово-еловом лесу вдоль тропы; А2; рд. *L. sibirica* V.I. Krecz.: л–ат; луга, ерники, тундры, заросли кустарников, пустоши, курумы, осыпи; А1, Т, Кт, А2, Кч; он. *L. spicata* (L.) DC.: ат; тундры, альпийские луга; Т, Кт; рд.

Cyperaceae (3/33). *Carex aterrima* Норре: са, ат; луга, ерники, редколесья; А1, Т, Кт, Кч; он. *C. atrofusca* Schkuhr: ат; найдено на влажной щебнистой осыпи; перевал р. Текелю – р. Сулуайры [18]; рд. *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. subsp. *ensifolia* (Gorodkov) Holub: са, ат; сырые луга, высокогорные болота; А1; рд. *C. brunnescens* (Pers.) Poir.: л, са; собрано на куруме, отмечено на прибрежном осоковом болоте; Кт, Кч; рд. *C. buxbaumii* Wahlenb.: са; собрано на осоково-пушицевом болоте; Кт; рд. *C. canescens* L.: л; собрано в березово-пихтово-еловом лесу и на песчано-глинистых речных наносах; А2; рд. *C. capillaris* L.: ат; берега водоемов; А1; рд. *C. caryophyllea* Latourr.: са, ат; собрано на лужайке в ерниках и на куруме; Т, Кт; рд. *C. cespitosa* L.: л, са; собрано на сыром лугу, отмечено на осоковом болоте; Кт, Кч; рд. *C. curaica* Kunth: са; сырые луга, окраины болот; Кт, окр. оз. Аккемского [18]; рд. *C. delicata* С.В. Clarke (*C. karoii* auct.): са, ат; нижние участки приледниковья; верховья р. Аккем [18]; рд. *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth: са; низкотравные сырые луга, берега водоемов; Кт, верховья р. Аккем [18]; рд. *C. juncella* (Fr.) Th. Fr.: са; собрано на осоковом болоте; Кт; рд. *C. korshinskyi* Kom.: лс; степи; О;

оо. *C. lachenalii* Schkuhr (*C. bipartita* auct.): ат; тундры, сырые луга; верховья рек Катунь и Аккем [18]; рд. *C. ledebouriana* С.А. Мей. ex Trevir.: ат; альпийские луга, тундры; А1, Т; он. *C. macroura* Meinsh.: л, са; леса, редколесья; А1, А2, Кч; оо. *C. marina* Dewey: ат; заболоченные тундры; перевал р. Аккем – р. Коир [19]; рд. *C. media* R. Br.: л, са; леса, берега водоемов, заросли кустарников, курумы; А1, А2, Кч; он. *C. melanantha* С.А. Мей.: л, са; берега водоемов, прирусловые заросли кустарников; А1, А2; рд. *C. melanocephala* Turcz.: са, ат; сырые луга, тундры, отмечено на прибрежном осоковом болоте; Т, Кч, верховья р. Аккем [18]; он. *C. orbicularis* Boott subsp. *altaica* (Gorodkov) T.V. Egorova: л–ат; сырые луга, болота, берега водоемов; А2, Т, Кч; оо. *C. parallela* (Laest.) Sommerf. subsp. *redowskiana* (С.А. Мей.) T.V. Egorova: ат; собрано в травянистой тундре; Т; рд. *C. pediformis* С.А. Мей.: лс–ат; степи, остепненные луга, заросли кустарников, редколесья, лужайки в курумах, морены; А1, Т, Кт, О, Кч; оо. *C. rostrata* Stokes: са; собрано на осоковом болоте; Кт; рд. *C. rupestris* All.: ат; низкотравные альпийские лужайки; верховья р. Аккем [18]; рд. *C. sabyriensis* Less. ex Kunth: са, ат; луга, лужайки в курумах, ерники, тундры; А1, Т, Кт; он. *C. tristis* M. Bieb. subsp. *stenocarpa* (Turcz. ex V.I. Krecz.) T.V. Egorova: са, ат; тундры, луга; А1, Т, Кт, Кч; оо. *Eriophorum humile* Turcz. ex Steud.: ат; собрано на сыром альпийском лугу в долине ручья; Т; рд. *E. polystachyon* L.: л–ат; болота; Кт, Кч; оо. *E. scheuchzeri* Норре: са, ат; сырые луга, болота; А1, Кт, Кч; рд. *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori: са, ат; тундры, низкотравные луга, кобрезиевники; А1, Т, Кч; оо. *K. smirnovii* Ivanova: ат; собрано на альпийском лугу; А1; рд.

Поaceae (27/69). *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng. ex Tzvelev: лс; степи, остепненные луга; О, Кч; оо. *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv.: лс; степи; О; оо. *A. pumilum* P. Candargy: лс; собрано в зарослях кустарников на склоне ю-з экспозиции; О; рд. *Agrostis clavata* Trin.: лс, л; леса, луга, заросли кустарников; А2, О, Кч; он. *A. tuvinica* Peschkova (*A. trinii* auct.): ат; найдено на морене; верховья р. Катунь [18]; рд. *Alopecurus altaicus* (Griseb.) Petrov (*A. turczaninovii* O.D. Nikif. р. р.): са, ат; сырые луга, высокогорные болота, берега водоемов; А1, Т; рд. *A. pratensis* L.: лс–са; луга; Кт, Кч; он. *Anthoxanthum alpinum* Á. et D. Löve: л–ат; луга, заросли кустарников, леса у верхней границы; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *Avenula hookeri* (Scribn.) Holub: са, ат; луга, ерники, тундры; А1, Т; он. *A. pubescens* (Huds.) Dumort.: лс–са; луга, луговые степи; Т, Кт, Кч; он. *Bromopsis altaica* Peschkova: л, са; луга, опушки; А1, Т, Кч; рд. *B. inermis* (Leyss.) Holub: лс; собрано в осиновых насаждениях по склону южной экспозиции; О; рд. *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartm.: л; собрано в кедрово-лиственничном лесу; Кч; рд. *C. obtusata* Trin.; лс–са; леса, заросли кустарников; А2, О, Кч; оо. *C. pavlovii* Roshch.: л; собрано на задернованной крупнообломочной каменистой россыпи и на лугу у подножия курума; Кч; рд. *C. purpurea* (Trin.) Trin.: л, са; луга, курумы, леса, заросли кустарников, берега рек; Т, А2, Кч; оо. *Dactylis glomerata* L.: лс; луга, опушки; О, Кч; оо. *Deschampsia altaica* (Schischk.) O.D. Nikif.:

са, ат; сырые луга, болота, берега водоемов, ерники; А1, Т, Кт, А2, Кч; оо. *D. cespitosa* (L.) P. Beauv.: л; собрано на остепненном склоне, отмечено в зарослях кустарников; Кч; рд. *D. koelerioides* Regel: ат; собрано на берегу ручья; А1; рд. *Elymus fedtschenkoi* Tzvelev: са; луга, луговые степи; Т, Кт; рд. *E. komarovii* (Nevski) Tzvelev: л, са; луга, прирусловые галечники; А1, Т, А2; рд. *E. mutabilis* (Drobow) Tzvelev: л, са; собрано в березово-еловом лесу, на опушке лиственничного леса, осыпях; А2, Кч, верховья р. Аккем [18]; рд. *E. pendulinus* (Nevski) Turcz.: лс; собрано в зарослях кустарников; О; рд. *E. schrenkianus* (Fisch. et C.A. Mey.) Tzvelev: са, ат; осыпи, морены; А1; рд. *E. sibiricus* L.: лс–са; заросли кустарников, осыпи; О, верховья р. Аккем [18]; рд. *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski: лс–са; степи, заросли кустарников, курумы, осыпи; Т, О, Кч; оо. *E. repens* (L.) Nevski: лс; собрано в зарослях спиреи трехлопастной; О; рд. *Festuca altaica* Trin.: са, ат; курумы, ерники, луга, тундры; А1, Т, Кч; он. *F. brachyphylla* Schult. et Schult. f.: ат; найдено в перигляциальной зоне ледника Геблера в верховьях р. Катунь [18]; рд. *F. kryloviana* Reverd.: са, ат; луга, ерники, тундры, курумы, осыпи, субальпийские редколесья, опушки; А1, Т, Кт, Кч; оо. *F. rubra* L.: л, са; луга, разреженные леса, заросли кустарников, прибрежные местообитания; А1, А2, Кч; он. *F. tristis* Krylov et Ivanitzk.: ат; найдено в трещинах скал; верховья р. Аккем [17, 18]; рд. *Helictotrichon altaicum* Tzvelev: са; степи, курумы; А1, Т; рд. *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult.: са, ат; тундры, альпийские луга, курумы, скалы; А1, Т, Кч; он. *H. glabra* Trin.: са; собрано на лугу в долине ручья; А1; рд. *Koeleria altaica* (Domin) Krylov: ат; альпийские луга, тундры; А1; рд. *Leymus paboanus* (Claus) Pilg.: са; собрано на глинисто-песчаной осыпи; А1; рд. *Melica altissima* L.: лс; собрано в осиновых насаждениях по склону южной экспозиции; О; рд. *M. nutans* L.: са; собрано на куруме; Кт; рд. *M. transsilvanica* Schur: лс; заросли кустарников, закустаренные степи; О, Кч; он. *Milium effusum* L.: лс–са; леса, луга; Кт, А2, О, Кч; он. *Phleum alpinum* L.: са, ат, спускается в л и лс; луга, собрано на щебне у тропы; Кт, О; он. *P. phleoides* (L.) H. Karst.: лс; остепненные луга; Т, Кч; рд. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm.: са; собрано на прибрежном закустаренном осоковом болоте; Кч; рд. *P. alpina* L.: ат; собрано у тропы; Кт; рд. *P. altaica* Trin.: са, ат; луга, ерниковые тундры, скалы, осыпи; А1, Кч; он. *P. angustifolia* L.: лс, л; собрано в зарослях кустарников, отмечено на лужайке около тропы; О, Кч; рд. *P. attenuata* Trin.: са, ат; тундры, остепненные луга; А1, Т, верховья рек Аккем и Катунь [16]; он. *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom.: са; собрано на остепненном лугу; А1; рд. *P. glauca* Vahl: ат; луга, тундры; А1; рд. *P. koelzii* Bor: ат; собрано на гравийно-глинистых наносах горного ручья; А1; рд. *P. krylovii* Reverd.: л–ат; курумы, остепненные луга, также собрано по тропе в еловом лесу; Т, Кт, А2; рд. *P. nemoralis* L.: л, са; леса, луга; Кт, А2; он. *P. palustris* L.: са; нижние участки приледниковья в верховьях р. Катунь [18]; рд. *P. polozhia* Revjakina: ат; разреженные растительные группировки на высоких водоразделах, бортах каров и моренах; верховья рек Аккем и Катунь [18]; рд. *P. pratensis* L.:

лс, л; собрано в березово-еловом лесу, отмечено на лугу и в зарослях кустарников; А2, Кч, нижние участки приледниковья в верховьях р. Катунь [18]; рд. *P. pseudoaltaica* Oloп.: л; собрано на остепненном лугу на южном склоне морены у оз. Кучерлинского; Кч; рд. *P. sibirica* Roshev.: лс-са; луга, леса, редколесья, заросли кустарников; А1, Т, Кт, О, Кч; он. *P. supina* Schrad.: лс-ат; тропы, берега водоемов, луга; А1, Кт, А2, Кч; оо. *P. urssulensis* Trin.: лс-са; степи, остепненные луга, скалы, курумы, заросли кустарников; А1, Т, Кт, А2, О, Кч; он. *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski.: лс; собрано в каменистой степи; О; рд. *Ptilagrostis mongholica* (Turcz. ex Trin.) Griseb.: ат; тундры; Т; рд. *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi: л; собрано в березово-еловом лесу; А2; рд. *Setaria viridis* (L.) P. Beauv.: лс; О; тропы; он. *Stipa capillata* L.: лс; степи, заросли кустарников; О; оо. *Trisetum altaicum* Roshev.: са, ат; луга, тундры, пустоши, скалы, морены; Кт, Кч; он. *T. mongolicum* (Hultén) Peschkova: са, ат; тундры, луга, морены, осыпи, также собрано на берегу р. Аккем в лесном поясе; А1, Т, А2, Кч; он. *T. sibiricum* Rupr.: л, са; луга; А1, Т, А2, верховья р. Катунь [18]; он.

Флора Природного парка «Белуха» насчитывает 729 видов и подвидов высших сосудистых растений, относящихся к 309 родам и 70 семействам. Это больше, чем видовое богатство Катунского заповедника (665 видов без учета микровидов манжетки), который примыкает к юго-западной границе природного парка и незначительно превышает его по площади (151637 га) [8, 23]. Сравнительно большое число видов, зарегистрированных в природном парке, объясняется преобладающим разнообразием и значительной площадью высокогорных сообществ и местообитаний в его пределах, а также тщательностью исследования приледниковой флоры массива г. Белухи. В природном парке отмечены западные и северо-западные местонахождения не зарегистрированных в Катунском заповеднике, но довольно обычных в Юго-Восточном Алтае видов: *Festuca tristis*, *Salix coesia*, *Stellaria petraea*, *Trollius lilacinus*, *Braya rosea*, *Draba oreades*, *Polemonium pulchellum*, *Lagopsis marrubiastrum*, *Dracocephalum origanoides*, *Veronica macrostemon*, *Valeriana petrophila*, *Erigeron oreades*, *Crepis karelinii*. Данный факт соответствует схеме флористического районирования Русского Алтая, предложенной А.И. Пяком [24], согласно которой Катунский заповедник находится главным образом в пределах Алтае-Сауртарбагатайского округа, тогда как основная часть территории Природного парка «Белуха» относится к Алтае-Западномонгольскому округу.

В число 10 крупнейших семейств флоры Природного парка «Белуха» входят: Asteraceae (90 видов), Роaceae (69), Rosaceae (42), Ranunculaceae (42), Fabaceae (41), Brassicaceae (40), Сyperaceae (33), Caryophyllaceae (33), Scrophulariaceae (28), Salicaceae (26). К числу 10 крупнейших родов относятся: *Carex* (28 видов), *Salix* (24), *Poa* (17), *Artemisia* (15), *Potentilla* (13), *Allium* (12), *Pedicularis* (11), *Astragalus* (10), *Ranunculus* (10), *Draba* (10).

Следует отметить, что граница Природного парка «Белуха» проходит таким образом, что к его территории не относится существенная часть лесостепного пояса. Вследствие этого многие виды, обычные в низкогорьях северного макросклона Катунского хребта [25], для лесостепного пояса в границах парка подтверждаются немногочисленными сборами и приводятся в конспекте как редкие: *Gypsophila altissima*, *Melandrium album*, *Capsella bursa-pastoris*, *Urtica cannabina*, *Agrimonia pilosa*, *Coluria geoides*, *Fragaria viridis*, *Sanguisorba officinalis*, *Lathyrus pratensis*, *Onobrychis arenaria*, *Onosma gmelinii*, *Verbascum phoeniceum*, *Dracocephalum peregrinum*, *Arctium tomentosum*, *Artemisia sericea*, *Centaurea scabiosa*, *Veratrum nigrum*, *Elytrigia repens*, *Phleum phleoides* и др. По этой же причине некоторые виды, характерные для лесостепного пояса Катунского хребта, не отмечены на территории парка в пределах лесостепного пояса, хотя и зарегистрированы в вышележащих поясах, например: *Padus avium*, *Potentilla anserina*, *Seseli buchtormense*, *Pedicularis incarnata*, *Veronica krylovii*, *V. porphyriana*, *Thymus mongolicus*. Кроме того, в парке не обнаружено более 70 видов, довольно обычных в низовьях рек Аккем, Кучерла и Кураган: *Teloxys aristata* (L.) Moq., *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh., *Adonis sibirica* Patr., *Anemone sylvestris* L., *Delphinium laxiflorum* DC., *Papaver chakassicum* Peschkova, *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Crataegus sanguinea* Pall., *Filipendula vulgaris* Moench, *Potentilla argentea* L., *P. humifusa* Willd. ex Schldl., *Oxytropis deflexa* (Pall.) DC., *Lithospermum officinale* L., *Amethystea caerulea* L., *Origanum vulgare* L., *Veronica pinnata* L., *Patrinia intermedia* (Hornem.) Roem. et Schult., *Carduus crispus* L., *Tragopogon orientalis* L. и др. Есть большая вероятность, что многие из этих видов в дальнейшем будут зафиксированы на территории парка, в частности, в степных участках на склонах южной экспозиции в долинах притоков рек Аккем и Кучерла: р. Ороктой, р. Араскан, руч. Чик-Чок.

В пределах парка произрастает более 40 эндемиков и субэндемиков Большого Алтая [26]. В их числе три вида, locus classicus которых находится на территории парка: *Delphinium reverdattoanum*, *Ranunculus akkemensis*, *Rhodiola krylovii* [27, 28].

Под охраной на федеральном и / или региональном уровне находится 21 вид флоры парка. Из них 8 включены в качестве сокращающихся в численности или распространении (категория статуса 2) либо в качестве редких (категория статуса 3) в Красную книгу Российской Федерации (РФ) [29] и 20 – в Красную книгу Республики Алтай (РА) [30]: *Erythronium sibiricum* (РФ3), *Allium altaicum* (РА2), *A. ledebourianum* (РА3), *A. pumilum* (РФ3, РА3), *A. tythocephalum* (РА2), *Cypripedium guttatum* (РА3), *C. macranthon* (РФ3, РА2), *Dactylorhiza fuchsii* (РА3), *Rheum altaicum* (РФ2, РА3), *Paeonia hybrida* (РФ2, РА3), *Aconitum decipiens* (РФ2, РА2), *Rhodiola algida* (РА3), *Rh. coccinea* (РА2), *Rh. krylovii* (РА2), *Rh. rosea* (РФ3, РА2), *Hedysarum theinum* (РА3), *Oxytropis ampullata* (РА3), *O. saposchnikovii* (РА3), *Arnica iljinii* (РА3), *Dendranthema sinuatum* (РФ2, РА2), *Stemmacantha carthamoides* (РА2).

Заключение

Флора природного парка «Белуха» насчитывает 729 видов и подвидов высших сосудистых растений, в их числе более 40 эндемиков / субэндемиков Большого Алтая и виды (21), занесенные в региональную и федеральную Красные книги в качестве редких или сокращающихся в численности либо распространении. На территории парка не обнаружено более 70 видов, обычных на прилегающих территориях в пределах лесостепного пояса северного макросклона Катунского хребта. Следует ожидать, что конспект будет существенно дополнен при исследовании степных склонов в долинах нижних притоков рек Аккем и Кучерла.

Литература

1. Harris D.J., Armstrong K.E., Walters M., Wilks C., Mouandza Mbembo J.C., Niangadouma J., Wieringa J.J., Breteler F.J. Phytogeographical analysis and checklist of the vascular plants of Loango National Park, Gabon // *Plant Ecology and Evolution*. 2012. Vol. 145 (1). PP. 242–257.
2. Jeffery M.S., Lynn J.G., Laurie L.C., Roger D.B. Annotated checklist to the vascular plant flora of Tuktut Nogait National Park and the Melville Hills region (Canadian Low Arctic) // *Phytotaxa*. 2013. Vol. 102 (1). PP. 1–177.
3. Ro-Young Lee, Hyun-Do Jang, Yoon-Young Kim, Sun-Gyu Yang, Hyeok-Jae Choi, Sung-Jin Ji, Byoung-Un Oh. Flora of vascular plants in the Chilgapsan Provincial Park, Korea // *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*. 2014. Vol. 7 (3). PP. 237–247.
4. Conti F., Bartolucci F. The vascular flora of Gran Sasso and Monti della Laga National Park (Central Italy) // *Phytotaxa*. 2016. Vol. 256 (1). PP. 1–119.
5. Monro A.K., Santamaria-Aguilar D., González F., Chacón O., Solano D., Rodríguez A., Zamora N., Fedele E., Correa M. A first checklist to the vascular plants of La Amistad International Park (PILA), Costa Rica-Panama // *Phytotaxa*. 2017. Vol. 322 (1). PP. 001–283.
6. Olson D.M., Dinerstein E. The Global 200: priority ecoregions for global conservation // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2002. Vol. 89. PP. 199–224.
7. Особо охраняемые природные территории Республики Алтай. Современное состояние и перспективы развития / Ю.В. Робертус [и др.] ; под ред. В.Г. Кревера; WWF России, Алтай. регион. ин-т экологии, ГПБЗ «Катунский». Красноярск, 2012. 116 с.
8. Артемов И.А. Определитель растений Катунского биосферного заповедника. Барнаул : Пять-Плюс, 2012. 320 с.
9. Золотухин Н.И., Золотухина И.Б., Марина Л.В. Флора высокогорий Алтайского заповедника // *Новое о флоре Сибири*. Новосибирск : Наука, 1986. С. 190–209.
10. Артемов И.А. Флора кластера «Аргут» национального парка «Сайлюгемский» (Республика Алтай) // *Растительный мир Азиатской России*. 2016. № 4(24). С. 42–55.
11. Экологический портал Республики Алтай. Природные парки URL: <http://www.ekologia-ra.ru/osobo-ohrayaemye-prirodnye-territorii/prirodnye-parki/> (дата обращения: 16.03.2018).
12. Артемов И.А. Верховья р. Аккем // *Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона: опыт выделения* / под ред. И.Э. Смелянского, Г.А. Пронькиной. Новосибирск : Гео, 2009. С. 103–105.

13. Буторин А.А., Яшина Т.В. Золотые горы Алтая. Объект всемирного наследия. Красноярск, 2009. 60 с.
14. Ibsch P.L., Hobson P., Krause A., Wunsch A., Kloiber J., Krykbaeva R., Gabdullina A., Yashina T., Schaaf T. (Editors) Great Altay Transboundary Biosphere Reserve. Development of a management plan of the Great Altay Transboundary Biosphere Reserve, Republic of Kazakhstan and Russian Federation. Eberswalde: Centre for Economics and Ecosystem Management, 2015. 223 p.
15. Огуреева Н.Г. Ботаническая география Алтая. М. : Наука, 1980. 189 с.
16. Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск. 1927–1949. Вып. 1–11. 3070 с.
17. Ревякина Н.В. Приледниковая флора Катунского хребта (Центральный Алтай): дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1978. 285 с.
18. Ревякина Н.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул : РИО НИИ Горного природопользования, 1996. 310 с.
19. Flora of Siberia. Cypripaceae. Vol. 3 / L.I. Malyshev, G.A. Peschkova, editors. Enfield: Science Publ., 2001. 276 p.
20. Флора Алтая. Т. 1 / под ред. Р.В. Камелина. Барнаул : АзБука, 2005. 340 с.
21. Определитель растений Республики Алтай / под ред. И.М. Красноборова, И.А. Артемова. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 701 с.
22. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.
23. Шереметова С.А., Саютина И.Ю. Заметки к флоре Катунского заповедника (Республика Алтай) // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2016. № 114. С. 66–69.
24. Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 202 с.
25. Артемов И.А. Флора Катунского хребта (Центральный Алтай). Новосибирск, 1993. 113 с.
26. Ryak A.I., Shaw S.C., Ebel A.L., Zverev A.A., Hodgson J.G., Wheeler B.D., Gaston K.J., Morenko M.O., Revushkin A.S., Kotukhov Yu.A., Oyunchimeg D. Endemic Plants of the Altai Mountain Country. Hampshire : WILDGuides Ltd., 2008. 368 p.
27. Flora of Siberia. Portulacaceae–Ranunculaceae. Vol. 6 / L.I. Malyshev, G.A. Peschkova, editors. Enfield : Science Publ., 2003. 301 p.
28. Flora of Siberia. Berberidaceae–Grossulariaceae. Vol. 7 / L.I. Malyshev, G.A. Peschkova, editors. Enfield : Science Publ., 2004. 318 p.
29. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / под ред. Л.В. Бардунова, В.С. Новикова. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
30. Красная книга Республики Алтай (растения) / под ред. А.Г. Манеева. Горно-Алтайск, 2017. 267 с.

*Поступила в редакцию 21.03.2018 г.; повторно 24.04.2018 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.*

Артемов Игорь Анатольевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории Гербарий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотогорная, 101); с.н.с. Государственного природного биосферного заповедника «Катунский» (Россия, 649490, с. Усть-Кокса, Республика Алтай, ул. Заповедная, 1).
E-mail: Artemov_1@mail.ru

For citation: Artemov I.A. Flora of Belukha Nature Park (Altai Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:69-101. doi: 10.17223/19988591/42/4. In Russian, English Summary

Igor' A. Artemov

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

Katunskiy State Nature Biosphere Reserve, Ust'-Koksa, Altai Republic, Russian Federation

Flora of Belukha Nature Park (Altai Republic)

Nature parks are protected areas organised for conservation of biodiversity, environmental education and recreation. Inventarisation of biodiversity (in particular, compilation of species checklists) is necessary for realisation of the first task and is very desirable for ensuring the second and the third ones. Belukha Nature Park was organised in 1997 in the Altai Republic. Some well-known nature sights are located in the park: lakes, waterfalls, glaciers and Belukha Mountain (4506 m), as well as one of important plant areas of the Altai-Sayan Ecoregion. In 1998, Belukha Nature Park, along with the Ukok Quiet Zone Nature Park, Lake Teletskoye, the Katunskiy and the Altaiskiy State Nature Biosphere Reserves were united into the Golden Mountains of Altai, a UNESCO World Heritage Site. Moreover, Belukha Nature Park together with the Katunskiy State Nature Biosphere Reserve and the Katon-Karagay National Park (Republic of Kazakhstan) forms the core of the Great Altai Transboundary Biosphere Reserve, first in Asia, which was officially established by UNESCO in 2017.

Belukha Nature Park is situated in 49°41'-50°14'N and 86°05'-86°42'E, on the northern principal slope of the Katunskiy ridge, mainly (See Figure). Its area is 132 455 ha. The landscape structure of the park is mostly formed by high mountain landscapes of glacial-nival, tundra, alpine/subalpine-meadow and open subalpine woodland types. Mid-mountain forest landscapes occupy a moderate area, while low mountain forest-steppe landscapes are represented by relatively small patches in the northern part of the park. A checklist of vascular flora of Belukha Nature Park is compiled according to the results of the author's expeditions in 1985, 1987, 1991, 2007 and 2017. Herbarium was collected by means of a semistationary method of local floras and hiking. Collected specimens, as well as field records, in particular relevés, were considered. Specimens of the Central Siberian Botanical Garden Herbarium (NS) collected by other researchers, as well as literature sources were also taken into account.

The flora of Belukha Nature Park comprises 729 species and subspecies of higher vascular plants, which belong to 309 genera and 70 families. The biggest families are Asteraceae (90 species), Poaceae (69), Rosaceae (42), Ranunculaceae (42), Fabaceae (41), Brassicaceae (40), Cyperaceae (33), Caryophyllaceae (33), Scrophulariaceae (28), and Salicaceae (26). The biggest genera are *Carex* (28 species), *Salix* (24), *Poa* (17), *Artemisia* (15), *Potentilla* (13), *Allium* (12), *Pedicularis* (11), *Astragalus* (10), *Ranunculus* (10), and *Draba* (10). Since the forest-steppe vegetation belt is not well represented in the park, a number of species which are common in low mountains of the northern principal slope of the Katunskiy ridge were confirmed for the territory of the park by one or several specimens and, therefore, were included in the checklist as rare: *Gypsophila altissima* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb., *Fragaria viridis* Duchesne, *Lathyrus pratensis* L., *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC., *Onosma gmelinii* Ledeb., *Verbascum phoeniceum* L., *Dracocephalum peregrinum* L., *Arctium tomentosum* Mill., *Artemisia sericea* Weber, *Centaurea scabiosa* L., *Veratrum nigrum* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., etc. For the same reason, some species which are typical of the forest-steppe belt of the Katunskiy ridge were not registered in the park in the forest-steppe belt but were observed in the upper belts. They are, for example, *Padus avium*

Mill., *Potentilla anserina* L., *Seseli buchtormense* (Fisch. ex Spreng.) W.D.J. Koch, *Pedicularis incarnata* L., *Veronica krylovii* Schischk., *V. porphyriana* Pavlov, and *Thymus mongolicus* (Ronninger) Ronninger. Moreover, more than 70 species which are common on adjacent territories in the forest-steppe belt were not encountered in the park: *Teloxys aristata* (L.) Moq., *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh., *Adonis sibirica* Patrin, *Anemone sylvestris* L., *Delphinium laxiflorum* DC., *Papaver chakassicum* Peschkova, *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Crataegus sanguinea* Pall., *Filipendula vulgaris* Moench, *Potentilla argentea* L., *P. humifusa* Willd. ex Schldt., *Oxytropis deflexa* (Pall.) DC., *Lithospermum officinale* L., *Amethystea caerulea* L., *Origanum vulgare* L., *Veronica pinnata* L., *Patrinia intermedia* (Hornem.) Roem. et Schult., *Carduus crispus* L., *Tragopogon orientalis* L., etc. There is a high probability that these species will be found in the low mountain part of the park at steppe sites on the southern slopes. More than 40 endemics and subendemics of the Altai Mountain Country grow in Belukha Nature Park. Among them there are three species with their *loci classici* on the territory of the park: *Delphinium reverdattoanum* Polozhij et Revjakina, *Ranunculus akkemensis* Polozhij et Revyakina, and *Rhodiola krylovii* Polozhij et Revjakina. About 20 species of the flora are under regional or state protection and are included into the Red Data Book of the Russian Federation (8 species) and/or the Red Data Book of the Altai Republic (20 species) as rare or reducing in number or distribution: *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov, *Allium altaicum* Pall., *A. ledebourianum* Schult. et Schult. f., *A. pumilum* Vved., *A. tythocephalum* Schult. et Schult. f., *Cypripedium guttatum* Sw., *C. macranthon* Sw., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Rheum altaicum* Losinsk., *Paeonia hybrida* Pall., *Aconitum decipiens* Vorosch. et Anfalov, *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey., *R. coccinea* (Royle) Boriss., *R. krylovii* Polozhij et Revjakina, *R. rosea* L., *Hedysarum theinum* Krasnob., *Oxytropis ampullata* (Pall.) Pers., *O. saposhnikovii* Krylov, *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin, *Dendranthema sinuatum* (Ledeb.) Tzvelev, and *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich.

The paper contains 1 Figure and 30 References.

Key words: higher vascular plants; checklist of flora; Red Data Book of the Russian Federation; Red Data Book of the Altai Republic.

Funding: The research was carried out within the framework of the state task for the project “Biological diversity of cryptogamous organisms (algae, fungi, lichens) and vascular plants in the geospace of biotic and abiotic factors, assessment of their role in aquatic and terrestrial ecosystems of Northern Asia”, registration No 0312-2016-0005 (AAAA-A17-117012610055-3). In preparing the paper, materials of the bioresource scientific collection of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS “Herbarium of vascular plants, lichens and fungi (NS, NSK)”, No USU 440537 were used.

References

1. Harris DJ, Armstrong KE, Walters M, Wilks C, Mouandza Mbembo JC, Niangadouma J, Wieringa JJ, Breteler FJ. Phytogeographical analysis and checklist of the vascular plants of Loango National Park, Gabon. *Plant Ecology and Evolution*. 2012;145(1):242-257. doi: [10.5091/plecevo.2012.641](https://doi.org/10.5091/plecevo.2012.641)
2. Jeffery MS, Lynn JG, Laurie LC, Roger DB. Annotated checklist to the vascular plant flora of Tuktut Nogait National Park and the Melville Hills region (Canadian Low Arctic). *Phytotaxa*. 2013;102(1):1-177. doi: [10.11646/phytotaxa.102.1.1](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.102.1.1)
3. Ro-Young Lee, Hyun-Do Jang, Yoon-Young Kim, Sun-Gyu Yang, Hyeok-Jae Choi, Sung-Jin Ji, Byoung-Un Oh. Flora of vascular plants in the Chilgapsan Provincial Park, Korea. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*. 2014;7(3):237-247. doi: [10.1016/j.japb.2014.07.001](https://doi.org/10.1016/j.japb.2014.07.001)

4. Conti F, Bartolucci F. The vascular flora of Gran Sasso and Monti della Laga National Park (Central Italy). *Phytotaxa*. 2016;256(1):1-119. doi: [10.11646/phytotaxa.256.1.1](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.256.1.1)
5. Monro AK, Santamaria-Aguilar D, González F, Chacón O, Solano D, Rodríguez A, Zamora N, Fedele E, Correa M. A first checklist to the vascular plants of La Amistad International Park (PILA), Costa Rica-Panama. *Phytotaxa*. 2017;322(1):1-283. doi: [10.11646/phytotaxa.322.1.1](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.322.1.1)
6. Olson DM, Dinerstein E. The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2002;89:199-224. doi: [10.2307/3298564](https://doi.org/10.2307/3298564)
7. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Respubliki Altay. Sovremennoe sostoyanie i perspektivy razvitiya* [Specially Protected Nature Areas of the Altai Republic. Current state and development prospects]. Krever VG, editor. Krasnoyarsk: Gorod Publ.; 2012. 116 p. In Russian
8. Artemov IA. Opredelitel' rasteniy Katunskogo biosfernogo zapovednika [Plant identification guide of the Katunskiy Biosphere Reserve]. Barnaul: Pyat'-Plyus Publ.; 2012. 320 p. In Russian
9. Zolotukhin NI, Zolotukhina IB, Marina LV. Flora vysokogoriy Altayskogo zapovednika [High mountain flora of the Altayskiy Reserve]. In: *Novoe o flore Sibiri* [Update of Siberian flora]. Krasnoborov IM and Safonova TA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. pp. 190-209. In Russian
10. Artemov IA. Flora of the cluster «Argut» of the National park «Saylyugemskiy» (the Altai Republic). *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii*. 2016;4(24):42-55. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2016-4\(42-55\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-4(42-55)) In Russian, English Summary
11. *Ekologicheskij portal Respubliki Altay. Prirodnye Parki* [Ecological portal of the Altai Republic. Nature Parks]. [Electronic resource]. Available at: <http://www.ekologia-ra.ru/osobo-ohranyaemye-prirodnye-territorii/prirodnye-parki/> (accessed 16.03.2018). In Russian
12. Artemov IA, IPA Akkem R. upper reaches. In: *Important Plant Areas of the Altai-Sayan ecoregion. An attempt of identification*. Smelansky IE and Pronkina GA, editors. Novosibirsk: Academic Publ. House "GEO"; 2009. pp. 103-105. In Russian
13. Butorin AA, Yashina TV. Golden Mountains of Altai. World Heritage Property. Krasnoyarsk: Gorod Publ.; 2009. 60 p.
14. Ibisch PL, Hobson P, Krause A, Wunsch A, Kloiber J, Krykbaeva R, Gabdullina A, Yashina T, Schaaf T, editors. Great Altay Transboundary Biosphere Reserve. Development of a management plan of the Great Altay Transboundary Biosphere Reserve, Republic of Kazakhstan and Russian Federation. Eberswalde: Centre for Ecnics and Ecosystem Management; 2015. 223 p.
15. Ogureeva NG. Botanicheskaya geografiya Altaya [Botanical geography of the Altai]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 189 p. In Russian
16. Krylov PN. Flora Zapadnoy Sibiri [Flora of Western Siberia]. Vol. 1-11. Tomsk: 1927-1949. 3070 p. In Russian
17. Revyakina NV. *Prilednikovaya flora Katunskogo khrebt (Tsentral'nyy Altay)* [Periglacial flora of the Katunskiy Ridge (Central Altai). CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 1978. 285 p. In Russian
18. Revyakina NV. Sovremennaya prilednikovaya flora Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [Modern periglacial flora of the Altai-Sayan mountain region]. Barnaul: NII Gornogo prirodopol'zovaniya Publ.; 1996. 310 p. In Russian
19. *Flora of Siberia. Cyperaceae*. Vol. 3. Malyshev LI and Peschkova GA, editors. Enfield: Science Publ.; 2001. 276 p.
20. *Flora Altaica. Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta*. Vol. 1. Kamelin RV, editor. Barnaul: "AZBUKA" Publ.; 2005. 340 p.

21. *Opredelitel' rasteniy Respubliki Altay* [Plant identification guide of the Altai Republic]. Krasnoborov IM and Artemov IA, editors. Novosibirsk: SB RAS Publ. House; 2012. 701 p. In Russian
22. *Conspectus florum Rossiae Asiaticae: plantae vasculares*. Baikov KS, editor. Novosibirsk: SB RAS Publ. House; 2012. 640 p. In Russian
23. Sheremetova SA, Sayutina IYu. Notes on the flora of the Katun Nature Reserve (Republic of Altai). *Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2016;114:66-69. doi: [10.17223/20764103.114.8](https://doi.org/10.17223/20764103.114.8) In Russian, English Summary
24. Pyak AI. Petrofity Russkogo Altaya [Petrophytes of the Russian Altai]. Tomsk: Tomsk State University Publ; 2003. 202 p. In Russian
25. Artemov IA. Flora Katunskogo khrebt (Tsentral'nyy Altay) [Flora of the Katunskiy ridge (Central Altai)]. Novosibirsk: CSBG SB RAS; 1993. 113 p. In Russian
26. Pyak AI, Shaw SC, Ebel AL, Zverev AA, Hodgson JG, Wheeler BD, Gaston KJ, Morenko MO, Revushkin AS, Kotukhov YuA, Oyunchimeg D. Endemic Plants of the Altai Mountain Country. Hampshire: WILDGuides Ltd.; 2008. 368 p.
27. *Flora of Siberia. Portulacaceae-Ranunculaceae*. Vol. 6. Malyshev LI and Peschkova GA, editors. Enfield: Science Publ.; 2003. 301 p.
28. *Flora of Siberia. Berberidaceae-Grossulariaceae*. Vol. 7. Malyshev LI and Peschkova GA, editors. Enfield: Science Publ.; 2004. 318 p.
29. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Data Book of the Russian Federation: Plants and Fungi]. Bardunov LV and Novikov VS, editors. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2008. 855 p.
30. *Krasnaya kniga Respubliki Altay (rasteniya)* [The Red Data Book of the Altai Republic: Plants]. Maneev AG, editor. Gorno-Altaysk: Gorno-Altaysk State University Publ.; 2017. 267 p.

Received 21 March 2018; Revised 24 April 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Artemov Igor' A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Herbarium Laboratory, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation; Senior Researcher, Katunskiy State Nature Biosphere Reserve, 1 Zapovednaya Str., Ust'-Koksa, Altai Republic 649490, Russian Federation.
E-mail: Artemov_I@mail.ru

УДК 581.524.2:[502.2:379.844](470.54-25)
doi: 10.17223/19988591/42/5

Д.В. Веселкин, А.А. Коржиневская, Е.Н. Подгаевская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Состав и численность адвентивных и инвазивных кустарников и деревьев подлеска в лесопарках г. Екатеринбурга

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН при поддержке Комплексной программы УрО РАН (проекты 15-12-4-32 и 18-4-4-24) и РФФИ (16-54-00105).

*Проанализированы состав и численность адвентивных, в том числе инвазивных, кустарников и деревьев подлеска в лесопарках Екатеринбурга. В четырех пространственно разобщенных массивах сосновых лесов выполнено 103 описания сообществ деревьев подлеска и кустарников в безлистном состоянии на круговых площадках площадью 400 м². Всего зарегистрировано 16 видов деревьев и 30 видов кустарников. Число зарегистрированных видов адвентивных растений превышает число зарегистрированных аборигенных видов – 25 и 21 вид соответственно. Почти все адвентивные виды в лесопарках возобновляются. По общему числу особей преобладают аборигенные виды, но адвентивные и особенно инвазивные виды лучше представлены среди мелких особей. 6 инвазивных видов (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster lucidus*, *Malus baccata* и *Radus virginiana*) составляют 72% крупных особей, 87% мелких особей адвентивных видов и 27% всей численности подлеска. Наиболее выражена в настоящее время и, вероятно, будет выражена в ближайшем будущем экспансия в лесопарки *Acer negundo* и *Malus baccata*; также будет увеличиваться обилие *Cotoneaster lucidus* и *Amelanchier spicata*.*

Ключевые слова: *древесные растения; урбанизация; городские леса; биологические инвазии.*

Введение

Вследствие больших площадей нарушенных земель, разнообразия путей коммуникаций, больших объемов грузоперевозок и целенаправленной интродукции города часто являются местами проникновения, закрепления и натурализации чужеродных растений. Растительный мир городов России исследуется преимущественно в направлении изучения флор. Во флорах городов России чужеродные (адвентивные) виды составляют в среднем 27% [1]. Трансформация флор неурбанизированных территорий, например заповедников, закономерно ниже: доля чужеродных видов в них достигает максимум 22%, составляя в среднем 8,5% [2].

Факторы растительных инвазий, влияние на распространение адвентивных и инвазивных растений фрагментации, краевых и экотонных эффектов изучали в неурбанизированных районах [3–5]. Но закономерности пространственного распространения чужеродных растений исследовали и на урбанизированных территориях, фрагментированных, испытывающих влияние рекреационных воздействий и разных форм загрязнения [6–9], в том числе в Екатеринбурге [10]. Особенно интересны в отношении изучения растительных инвазий лесопарки – антропогенно нарушенные, квазинатуральные сообщества, переходные от естественных местообитаний к антропогенным. Настоящая работа – часть комплексного проекта по изучению городских лесопарков г. Екатеринбурга и краевых эффектов в них [11–13].

Цель: анализ состава и закономерностей распределения численности адвентивных, прежде всего инвазивных кустарников и деревьев подлеска в лесопарках г. Екатеринбурга с проверкой двух гипотез. 1. В лесопарках г. Екатеринбурга среди адвентивных видов кустарников и деревьев подлеска наибольшая численность характерна для видов, имеющих статус инвазивных для Среднего Урала: *Acer negundo* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Cotoneaster lucidus* Schlecht. 2. Особенности размерной и пространственной структуры популяции *Acer negundo*, *Malus baccata*, *Amelanchier spicata*, *Cotoneaster lucidus* свидетельствуют об их активном распространении в лесопарках г. Екатеринбурга в настоящее время. Первая гипотеза направлена на строгую верификацию сделанных к настоящему времени обобщений [10, 14] об инвазивном статусе адвентивных растений на Среднем Урале. Вторая гипотеза направлена на точную характеристику этапа натурализации – закрепление, освоение локальных участков или широкая экспансия – модельных видов инвазивных деревьев и кустарников.

Материалы и методики исследований

Район и участки. Екатеринбург – крупный промышленный и административный центр на Среднем Урале с населением 1,5 млн человек (56°59'00"N 60°35'00"E); городские леса и лесопарки занимают почти треть (15,3 тыс. га) его площади [13]. Согласно ботанико-географическому районированию Свердловской области г. Екатеринбург расположен в южнотаежной подзоне бореально-лесной зоны. В растительных сообществах округа преобладают сосновые с лиственницей, травяные, травяно-кустарничковые и зеленомошные леса [15] на дерново-подзолистых почвах и буроземах. Территория города сильно загрязнена из-за большого числа промышленных предприятий и высокой плотности автотранспортной сети [16, 17].

Исследования проведены в лесопарке «Юго-Западный», состоящем из четырех пространственно разделенных лесных массивов площадью 40–150 га (56°47'54"N, 60°32'22"E). Массивы разделены автодорогами или путьями с разрывами между стенами леса 100–200 м. Сосновые древостои

лесопарка естественного происхождения. Возраст деревьев основного поколения 90–120 лет. Участки подбирались так, чтобы на них не было свежих, масштабных и / или целенаправленных антропогенных нарушений почвенного покрова (дорог и раскопов) и древостоя (пожаров и рубок). Участки от центра города удалены на 5,2–6,7 км, от ближайших районов жилой застройки – на 0,2–1,2 км, от границ лесных массивов – на 0–250 м. Почвы на участках средне- и слабокаменистые типичные и оподзоленные буроземы, сформированные в условиях хорошего дренажа; основные направления их трансформации под влиянием урбанизации – подщелачивание верхних горизонтов на 0,2–0,5 ед. рН по сравнению с фоновыми почвами, накопление обменных оснований, увеличение насыщения обменного комплекса кальцием и обогащение подвижными формами азота [18].

Учетные площадки. Учеты кустарников и деревьев подлеска выполнены как часть комплексного обследования экосистем городских лесов. Состояние почв, древостоя, подлеска и напочвенного покрова регистрировали на круговых учетных площадках радиусом 11,28 м (площадь – 400 м²). В центре каждой площадки было дерево *Pinus sylvestris* L., а в среднем на каждой площадке – 12,5 (с размахом от 3 до 23) деревьев сосны [12]. Выбор участков и площадок, их разметка краской на деревьях и предварительная характеристика площадок и древостоев на них выполнены в июне–июле 2015 г. В травяно-кустарничковом ярусе обследованных участков лесов в основном доминируют *Aegopodium podagraria* L. и *Urtica dioica* L.; также очень обильны кустарники, в первую очередь *Rubus idaeus* L., с покрытием 30–60%. На некоторых площадках сохранилось доминирование видов исходных вейниково-черничных сообществ – *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и *Vaccinium myrtillus* L.

Учеты кустарников и деревьев подлеска выполнены в феврале–марте 2016 г. на 103 площадках. Общая площадь учета – 4,1 га. Учитывали живые особи деревьев и кустарников, которые были выше толщины снежного покрова, т.е. выше 40–50 см. Критерием наличия особи на учетной площадке было попадание основания ствола дерева или кустарника в круг радиусом 11,28 м. Расстояния измеряли лазерным дальномером. Исходные оценки численности – число особей на 400 м².

Термин «особь» далее использован для краткого обозначения счетных единиц, которыми у деревьев было одностовольное дерево или многостовольный куст, если ствол разветвлялся. Счетной единицей у кустарников был многостовольный куст или побег, если стволик был один. Деревья и кустарники учитывали, регистрируя их размерную категорию: крупные (*a*) или мелкие (*b*) особи. Критерий отнесения деревьев и кустарников к крупным особям – диаметр ствола больше 1 см на высоте 1,3 м. У кустарников в категорию крупных отнесли все многостовольные кусты. Многостовольным считали куст с компактным скоплением стволиков, расстояние между основаниями которых по поверхности почвы было меньше половины высоты

стволиков (при необходимости для проверки этого критерия снежный покров раскапывали до поверхности почвы).

Обработка результатов исследования. Значения индекса Шеннона рассчитывали с использованием логарифма с основанием 2 [19]. Кривые разрежения строили с использованием программы EstimateS [20] при заданном числе перестановок, равном 100. При сравнении долей использовали критерий хи-квадрат (χ^2) для таблиц 2×2 ($dF = 1$). В корреляционном анализе использовали коэффициент корреляции Пирсона (r). Расчеты выполнены в StatSoft STATISTICA 8.0.

Результаты исследования

Виды кустарников и деревьев подлеска. Всего зарегистрировано 46 видов древесных растений: 16 видов деревьев подлеска и 30 видов кустарников. Среди них представлены аборигенные (21) и адвентивные (25) виды.

Аборигенные деревья (6 видов): *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L., *Salix caprea* L., *Tilia cordata* Mill. Адвентивные деревья (10 видов): *Acer negundo*, *A. platanoides* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Malus baccata*, *M. domestica* Borkh., *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Populus x sibirica* G. Krylov et Grigoriev ex A. Skvortsov, *Pyrus ussuriensis* Maxim., *Quercus robur* L., *Ulmus laevis* Pall.

Аборигенные кустарники (15 видов): *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Crataegus sanguinea* Pall., *Lonicera pallasii* Ledeb., *L. xylostenum* L., *Padus avium* Mill., *Ribes nigrum* L., *Rosa acicularis* Lindl., *R. majalis* Herrm., *Rubus idaeus* L., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Sambucus sibirica* Nakai, *Sorbus aucuparia* L., *Swida alba* (L.) Opiz, *Viburnum opulus* L. Адвентивные кустарники (15 видов): *Acer ginnala* Maxim., *Amelanchier spicata*, *Aronia mitschurinii* A. Skvorts. et Maitul., *Berberis vulgaris* L., *Cotoneaster lucidus*, *Euonymus europaeus* L., *Grossularia uva-crispa* (L.) Mill., *Lonicera tatarica* L., *Padus virginiana* (L.) Mill., *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Ribes aureum* Pursh, *R. rubrum* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Syringa josikaea* Jacq. fil. ex Reichenb., *S. villosa* Vahl.

Общее разнообразие во всех 103 описаниях, оцениваемое индексом Шеннона, несколько выше для всех совместно рассматриваемых адвентивных видов (мелкие особи – 2,27; крупные – 2,89; обе категории – 2,61) по сравнению со всеми аборигенными (мелкие особи – 2,19; крупные – 2,43; обе категории – 2,46). О повышенном видовом богатстве адвентивных видов, по сравнению с аборигенными, свидетельствует и анализ кривых разрежения (рис. 1, а). Видовое богатство аборигенных видов выявляется достаточно быстро, и после обследования примерно половины площадок перестает прирастать. Число обнаруживаемых чужеродных видов, напротив, с увеличением числа обследуемых площадей нарастает более плавно. Судя по

форме кривой разрежения для общего числа видов деревьев и кустарников подлеска (рис. 1, *b*), общий видовой состав выявлен относительно полно.

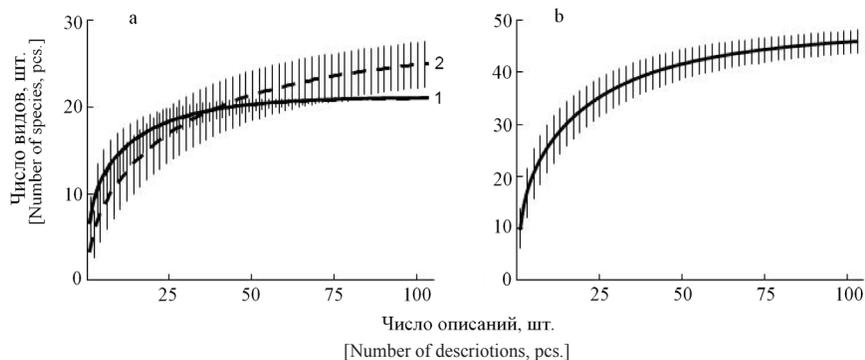


Рис. 1. Кривые разрежения ($\pm 95\%$ -ный доверительный интервал): 1 – аборигенные виды; 2 – адвентивные виды; *a* – общее число видов; *b* – деревья и кустарники подлеска
[Fig.1. Rarefaction curves ($\pm 95\%$ confidence interval): 1 - Native species; 2 - Alien species;
a - Total number of species; *b* - Understory trees and shrubs]

Из 25 адвентивных видов 8 предложено считать инвазивными для Среднего Урала, заслуживающими включения в региональный блэк-лист [10]. Три вида (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Malus baccata*) относятся к группе I активно внедряющихся в естественные сообщества видов-трансформеров. *Cotoneaster lucidus* относится к группе II, *Sorbaria sorbifolia*, *Berberis vulgaris* – к группе III, включающей виды, натурализующиеся в нарушенных местообитаниях. *Lonicera tatarica* и *Padus virginiana* отнесены к потенциально инвазивным для Среднего Урала (группа IV). Пять видов из этих 8 (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Cotoneaster lucidus*, *Lonicera tatarica* и *Sorbaria sorbifolia*) указываются как инвазивные и потенциально инвазивные в «Черной книге флоры Средней России» [21].

Далее как инвазивные мы анализировали 6 видов: *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster lucidus*, *Malus baccata* и *Padus virginiana*.

Численность аборигенных и адвентивных видов. При анализе численности древесных растений не учитывали *Rubus idaeus* и *Sorbaria sorbifolia*, так как для них подсчет ценобионтов на площадке 400 м² – неадекватный способ характеристики обилия. При подсчете особей не дифференцировали разные виды *Betula*, *Salix* и *Cotoneaster*. Все особи *Cotoneaster* относили к адвентивным кустарникам, так как *Cotoneaster melanocarpus* встречен единично.

Среди крупных особей преобладают обычные аборигенные деревья и кустарники (рис. 2). Первые три ранга занимают *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* и *Lonicera xylostium*. Адвентивные виды среди крупных особей име-

ют 4-й (*Malus baccata*), 6-й (*Cotoneaster lucidus*), 7-й (*Amelanchier spicata*), 10-й (*Ribes rubrum*) и 12–13-й (*Acer negundo* и *Ulmus laevis*) ранги. Аборигенные виды также преобладают среди мелких особей: 1-й (*Padus avium*), 3-й (*Sorbus aucuparia*) и 5-й (*Populus tremula*) ранги. Но в категории мелких особей адвентивные виды представлены лучше, чем среди крупных. Наиболее активно возобновляются *Malus baccata* (2-й ранг), *Acer negundo* (4-й ранг) и *Cotoneaster lucidus* (6-й ранг).

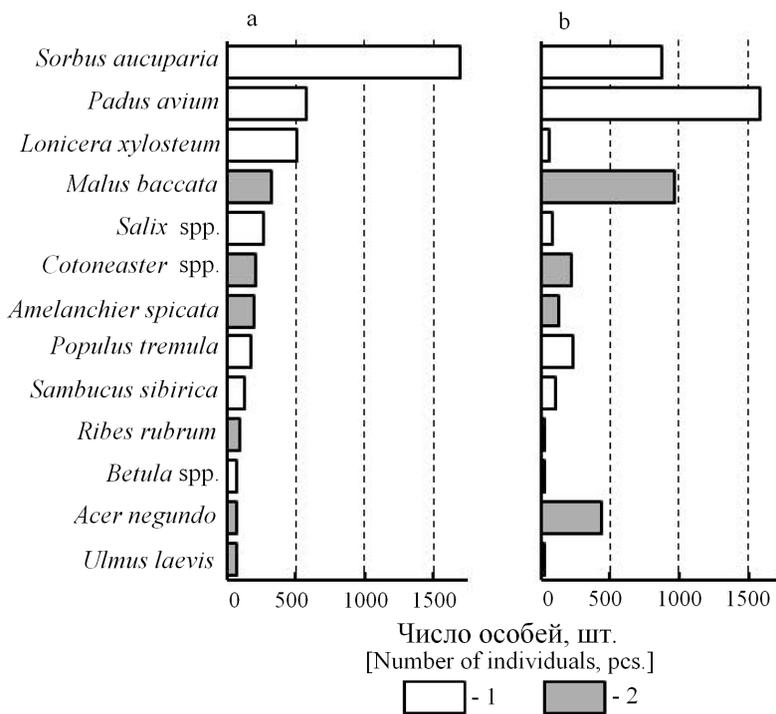


Рис. 2. Численность деревьев и кустарников подлеска: а – крупные; б – мелкие; 1 – аборигенные; 2 – адвентивные. Представлены виды, формирующие 95% численности каждой размерной категории

[Fig. 2. The number of understory trees and shrubs: a - Large individuals; b - Small individuals; 1 - Native species; 2 - Alien species. The species forming 95% of each size category are presented]

И среди крупных, и среди мелких особей преобладают особи аборигенных видов (рис. 3): 75 и 61% соответственно. Заслуживают обсуждения два связанных соотношения. Во-первых, степень преобладания аборигенных видов над адвентивными больше в категории крупных особей, чем в категории мелких. Во-вторых, у аборигенных видов мелких особей меньше, чем крупных, а у адвентивных, наоборот, мелких особей больше, чем крупных. Различие соотношения «мелкие / крупные особи» у аборигенных и адвентивных видов высоко значимо: $\chi^2 = 217,24$; $p < 0,0001$.

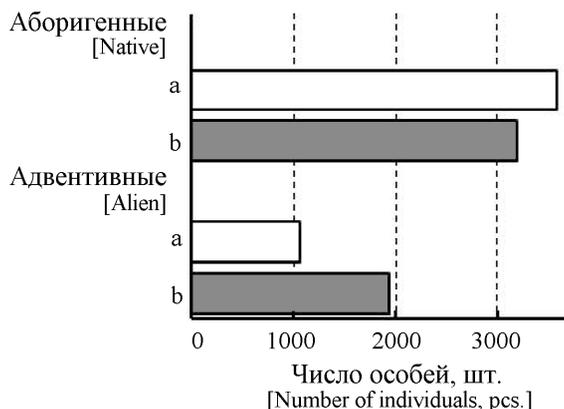


Рис. 3. Суммарная численность особей разных размерных категорий аборигенных и адвентивных видов: *a* – крупные; *b* – мелкие
[Fig. 3. The total number of individuals of native and alien species belonging to different size categories: *a* - Large individuals; *b* - Small individuals]

Таким образом, по суммарной численности в городских лесах преобладают аборигенные виды, но адвентивные возобновляются успешнее. В результате преобладание аборигенных растений над адвентивными выражено очень контрастно среди крупных особей, но слабее среди мелких.

Численность инвазивных видов. Подавляющее большинство особей адвентивных деревьев и кустарников относится к 6 видам, инвазивным для Среднего Урала. Суммарно особи *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster lucidus*, *Malus baccata* и *Padus virginiana* – это 72% крупных и 87% мелких особей адвентивных видов. Доля инвазивных видов значительна и в подлеске в целом: 18% крупных и 34% мелких особей.

У инвазивных видов особенно выражено преобладание мелких особей над крупными. Это заключение надежно при анализе соотношения «мелкие / крупные» как между группами инвазивных и прочих адвентивных (неинвазивных) видов ($\chi^2 = 81,58$; $p < 0,0001$), так и между группами инвазивных и всех прочих (совместно неинвазивных адвентивных и аборигенных) видов ($\chi^2 = 232,25$; $p < 0,0001$).

Разные инвазивные виды также не гомогенны по соотношению «мелкие / крупные особи». В порядке увеличения числа зарегистрированных крупных особей они образуют ряд: *Berberis vulgaris* < *Padus virginiana* < *Acer negundo* < *Amelanchier spicata* < *Cotoneaster lucidus* < *Malus baccata*. Аналогичный ряд для мелких особей: *Padus virginiana* < *Berberis vulgaris* < *Amelanchier spicata* < *Cotoneaster lucidus* < *Acer negundo* < *Malus baccata*. Ряды хорошо совпадают: чем больше крупных особей какого-либо вида, тем больше мелких. Основное различие связано с позициями *Acer negundo*: среди крупных особей он только четвертый по численности, а среди мелких – второй.

В целом успешно расселились в лесопарках и наиболее обильны четыре инвазивных вида: *Amelanchier spicata* (4% всех зарегистрированных крупных особей и 2% мелких); *Cotoneaster lucidus* (соответственно 5 и 4%); *Acer negundo* (2 и 9%); *Malus baccata* (7 и 18%). Численность особей других инвазивных видов меньше 0,5% в обеих размерных категориях.

Связь между обилием растений размерных категорий. Общая закономерность пространственного размещения и аборигенных, и инвазивных видов – выраженная положительная связь между числом крупных и мелких особей на учетных площадках (таблица). Эта общая зависимость сильнее выражена у четырех самых обильных инвазивных растений (диапазон значений r от +0,44 до +0,79), по сравнению с четырьмя самыми обильными аборигенными деревьями и кустарниками (диапазон значений r от +0,11 до +0,38).

Связь (r) между численностью на учетных площадках крупных и мелких особей основных аборигенных и инвазивных видов ($n = 103$)

[The relationship (r) between the numbers of large individuals and small individuals of major native and invasive species on round plots ($n = 103$)]

Вид [Species]	r	p
Аборигенные [Native]		
<i>Sorbus aucuparia</i>	+0,26	0,0078
<i>Padus avium</i>	+0,38	<0,0001
<i>Lonicera xylosteum</i>	+0,28	0,0044
<i>Salix caprea</i>	+0,11	0,2678
Инвазивные [Invasive]		
<i>Malus baccata</i>	+0,65	<0,0001
<i>Cotoneaster lucidus</i>	+0,44	<0,0001
<i>Amelanchier spicata</i>	+0,79	<0,0001
<i>Acer negundo</i>	+0,49	<0,0001

Примечание. p – уровень значимости.

[Note. p – Significance level].

Обсуждение результатов исследования

Высокое обилие подлеска в лесопарках г. Екатеринбурга и высокое участие в нем чужеродных и инвазивных растений констатировалось ранее [23–26]. Всего для Екатеринбурга указывается 107 видов древесных [27], а во всех лесопарках города, площадь которых более 15 тыс. га, – 84 вида [23, 24, 27–29]. Учитывая, что наше исследование ограничено небольшим диапазоном сообществ, степень выявления видового состава кустарников и деревьев подлеска (46 видов) на обследованных 4,1 га можно считать удовлетворительной. Однако судя по наклонам правых частей кривых разрежения для адвентивных видов и для общего числа видов, при наращивании числа описаний в лесопарках можно ожидать обнаружения еще какого-то числа новых видов, прежде всего адвентивных. Различие форм кривых разрежения для аборигенных и адвентивных видов отражает высокую численность и регулярное размещение в обследованных лесах особей аборигенных

видов и меньшую численность и контагиозное или случайное размещение адвентивных.

Общее богатство найденных аборигенных и адвентивных деревьев и кустарников на обследованных участках сопоставимо, и чуть более половины (54%) зарегистрированных видов – чужеродные. Это означает, что подлесок лесопарков Екатеринбурга сильно трансформирован по видовому составу. Большинство адвентивных древесных используются в озеленении [30] и высажены в лесопарках в 1970–1980-х гг. [23, 24]. Посадки – основной путь проникновения адвентивных и в том числе инвазивных видов в лесопарки. Предполагать непреднамеренный занос из садов можно в отношении *Grossularia uva-crispa* и *Ribes rubrum*. Наряду с тем, что инвазивные процессы привели к сильному изменению состава видов, подлесок также сильно трансформирован и по обилию особей, что можно интерпретировать как ценоотическую трансформацию. 27% всех особей в наших учетах представлены адвентивными видами. О значительном α -разнообразии адвентивных растений свидетельствуют повышенные, по сравнению с аборигенными, значения индекса Шеннона, суммирующего оценки богатства видов и их численности.

Относительно степени трансформации видового состава наши данные не абсолютно новы и подтверждают ранее сделанные оценки [23, 24]. Но количественная характеристика ценоотической трансформации подлеска для лесопарков Екатеринбурга получена впервые. В предшествующих работах трансформации ценоотических характеристик (обилие, сомкнутость, возобновление) описывались только качественно. Степень ценоотической трансформации подлеска в реальности, вероятно, несколько меньше приведенных выше оценок, поскольку при подсчете числа особей на площадках мы не учитывали побеги *Rubus idaeus*. Между тем малина в лесопарках очень обильна. Она встречена на 100 учетных площадках из 103, а средняя для всех площадок плотность ее популяции – 12 побегов на 2,5 м² (учеты выполнены на каждой площадке в 10 квадратах 0,5×0,5 м). Интересно, что среди адвентивных и инвазивных растений есть вид, близкий к *R. idaeus* по структуре побеговой системы, – *Sorbaria sorbifolia*. Он встречен на порядок реже, чем *R. idaeus* (отмечен всего на 3 площадках из 103), но образует густые, практически моновидовые заросли площадью от десятков до первых сотен квадратных метров с покрытием, близким к 100%.

По нашим оценкам, почти у всех аборигенных и адвентивных видов в лесопарках имеются мелкие особи, являющиеся результатом возобновления. Не встречено мелких, т.е. молодых особей только у двух аборигенных (*Chamaecytisus ruthenicus* и *Lonicera pallasii*) и у двух адвентивных (*Pyrus ussuriensis* и *Quercus robur*) видов, представленных в учетах всего 1–2 особями. Таким образом, по нашим наблюдениям, подавляющее большинство адвентивных видов преодолели генеративный барьер [22] и способны возобновляться в городских лесах Екатеринбурга вне мест специального культу-

вирования. Поскольку даже в качестве мелких особей мы учитывали особи, которые были выше высоты снежного покрова, это были растения, которые уже преодолели высоту полога трав. Таким образом, в какой-то мере наличие особей данной категории – это свидетельство преодоления видом следующего барьера – ценогического. Присутствие в учетах крупных особей в нашем случае не является однозначным индикатором какого-либо этапа натурализации из-за того, что нельзя исключить вероятность искусственного происхождения части особей чужеродных видов в лесопарках.

Интерпретация соотношения «мелкие / крупные особи» как основания для прогноза состава подлеска в будущем не абсолютна из-за онтогенетических и популяционных особенностей разных видов. Тем не менее обосновано предположение, что мелкие особи – это в той или иной степени, результат возобновления. Следовательно, можно полагать, что в будущем в сообществах будет увеличиваться роль тех видов, у которых много мелких особей, т.е. обильное возобновление. Из этой группы наибольший интерес представляют инвазивные. *Acer negundo* и *Malus baccata* демонстрируют высокую численность крупных и мелких особей. Они, следовательно, оправдывают статус видов I группы инвазивных растений. Следующий по значимости инвазивный вид в лесопарках в настоящий момент и, вероятно, в будущем – *Cotoneaster lucidus* со значительной численностью и равным соотношением крупных и мелких особей. *Amelanchier spicata* также достаточно обилен, но мелких особей у него меньше, чем крупных. Об идущей в настоящее время экспансии и, следовательно, о высоком инвазивном потенциале этих четырех видов свидетельствует выраженная приуроченность их мелких особей к участкам с крупными особями. Возле крупных растений *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Cotoneaster lucidus* и *Malus baccata* создаются локусы высокой плотности мелких особей. Прочие виды, указываемые как инвазивные или потенциально инвазивные для Среднего Урала, в настоящее время в обследованных лесопарках не демонстрируют численности, достаточной для того, чтобы считать их успешно распространившимися. Однако наличие жизнеспособных молодых растений, являющихся результатом возобновления, свидетельствует о преодолении генеративного и, скорее всего, ценогического барьеров и означает, что эти виды находятся на этапе натурализации, который можно обозначить как освоение локальных участков.

Заключение

Наши рабочие гипотезы подтвердились. Виды деревьев и кустарников, которым присвоен статус инвазивных I (*Acer negundo*, *Malus baccata*, *Amelanchier spicata*) и II (*Cotoneaster lucidus*) категорий, составляют большинство среди адвентивных растений подлеска в лесопарках Екатеринбурга. Среди крупных особей они занимают 4, 6, 7 и 12-й ранги в общем ряду видов, расположенных по убыванию обилия. В категории мелких особей соответствующие ранги ин-

вазивных видов – 2, 4, 6 и 8-й. Таким образом, инвазивные виды, по-видимому, возобновляются успешнее, чем аборигенные. Особи 6 инвазивных видов (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster lucidus*, *Malus baccata* и *Padus virginiana*) составляют 82% всех особей адвентивных видов и 27% общей численности подлеска. Из инвазивных видов самый обильный – *Malus baccata*. По соотношению численности крупных и мелких особей можно заключить, что наиболее выражена в настоящее время и, вероятно, будет выражена в ближайшем будущем экспансия в лесопарки *Acer negundo* и *Malus baccata*. Также будет увеличиваться обилие *Cotoneaster lucidus* и *Amelanchier spicata*.

Авторы благодарны д-ру биол. наук, в.н.с. лаб. экологии древесных растений С.А. Шавнину и канд. биол. наук, ст.н.с. лаборатории экспериментальной экологии и акклиматизации растений В.А. Галако (Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург) за помощь при выборе и разметке площадок, а также канд. биол. наук, сотруднику Музея Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) Е.А. Шуровой за помощь в определении растений.

Литература

1. Сенатор С.А., Костина Н.В., Саксонов С.В. Зависимость видового разнообразия урбанофлор от ряда факторов // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 2. С. 23–29.
2. Морозова О.В., Царевская Н.Г. Участие чужеродных видов сосудистых растений во флорах заповедников Европейской России // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2010. № 4. С. 54–62.
3. Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Видовое богатство лесных фитоценозов Западного Кавказа и участие в них адвентивных видов древесных растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2011. Т. 116, № 1. С. 28–33.
4. Акатов В.В., Акатова Т.В., Грабенко Е.А. Изменение верхней границы распространения акации белой и клена ясенелистного в долине реки Белая (Западный Кавказ) // Лесоведение. 2014. № 1. С. 21–33.
5. Morgenroth J., Östberg J., Konijnendijk van den Bosch C., Nielsen A.B., Hauer R., Sjöman H., Chen W., Jansson M. Urban tree diversity – Taking stock and looking ahead // Urban Forestry & Urban Greening. 2016. № 15. PP. 1–5.
6. Гусев А.П. Особенности сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека (на примере юго-востока Белоруссии) // Сибирский экологический журнал. 2012. Т. 19, № 2. С. 231–236.
7. Костина М.В., Ясинская О.И., Барабанщикова Н.С., Орлюк Ф.А. К вопросу о вторжении клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в подмосковные леса // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 72–80.
8. Aronson M.F.J., Handel S.N., La Puma I.P., Clemants S.E. Urbanization promotes alien woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region // Urban Ecosystems. 2015. Vol. 18, № 1. PP. 31–45. doi: [10.1007/s11252-014-0382-z](https://doi.org/10.1007/s11252-014-0382-z)
9. Jim C.Y., Zhang H. Urbanization effects on spatial-temporal differentiation of tree communities in high density residential areas // Urban Ecosystems. 2015. Vol. 18, № 4. PP. 1081–1101. doi: [10.1007/s11252-015-0455-7](https://doi.org/10.1007/s11252-015-0455-7)

10. Третьякова А.С. Особенности распределения чужеродных растений в естественных местообитаниях на урбанизированных территориях Свердловской области // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26, № 1. С. 85–93.
11. Веселкин Д.В., Галако В.А., Власенко В.Э., Шавнин С.А., Воробейчик Е.Л. Связь между характеристиками состояния деревьев и древостоев сосны обыкновенной в крупном промышленном городе // Сибирский экологический журнал. 2015. № 2. С. 303–311. doi: [10.15372/SEJ20150214](https://doi.org/10.15372/SEJ20150214)
12. Веселкин Д.В., Шавнин С.А., Воробейчик Е.Л., Галако В.А., Власенко В.Э. Краевые эффекты для сосновых древостоев в крупном городе // Экология. 2017. № 6. С. 405–412. doi: [10.7868/S0367059717060014](https://doi.org/10.7868/S0367059717060014)
13. Шавнин С.А., Веселкин Д.В., Воробейчик Е.Л., Галако В.А., Власенко В.Э. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // Лесоведение. 2015. № 5. С. 346–355.
14. Третьякова А.С. Закономерности распределения чужеродных растений в антропогенных местообитаниях Свердловской области // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 118–128.
15. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург : Гощицкий, 2013. 610 с.
16. Стурман В.И. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Наука о Земле. 2008. № 2. С. 15–29.
17. Антропов К.М., Вараксин А.Н. Оценка загрязнения атмосферного воздуха г. Екатеринбурга диоксидом азота методом Land Use Regression // Экологические системы и приборы. 2011. № 8. С. 47–54.
18. Веселкин Д.В., Кайгородова С.Ю. Связь между агрохимическими свойствами почв урбанизированных лесов и строением эктомикориз сосны обыкновенной // Агрохимия. 2013. № 11. С. 63–71.
19. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 181 с.
20. Colwell R.K. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates> (дата обращения: 08.10.2016).
21. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М. : ГЕОС, 2010. 512 с.
22. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Бочкин В.Д. Влияние чужеродных видов растений на динамику флоры территории Главного ботанического сада РАН // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8, № 4. С. 22–41.
23. Ладейщикова Г.В., Петров А.П. Интродуценты в лесопарковой зоне г. Екатеринбурга // Альманах современной науки и образования. 2008. № 11. С. 83–86.
24. Петров А.П., Ладейщикова Г.В., Зотеева Е.А. Дигрессия фитоценозов и натурализация древесных растений в лесопарковой зоне г. Екатеринбурга // Ботанические исследования на Урале: Материалы регион. с междунар. участием науч. конф., посвящ. памяти П.Л. Горчаковского / под ред. С.А. Овеснова. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2009. С. 279–281.
25. Толкач О.В., Добротворская О.Е. Состояние возобновления в зеленых зонах г. Екатеринбурга // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 1 (4). С. 919–921.
26. Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Шавнин С.А. Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. Т. 5, № 37. С. 218–221.
27. Третьякова А.С. Флора Екатеринбурга. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2011. 192 с.

28. Шурова Е.А. Флора и растительность Шарташского лесопарка // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова / под ред. П.Л. Горчаковского. Свердловск : УрО АН СССР, 1990. С. 111–123.
29. Шурова Е.А. Адвентивная флора г. Свердловска и его окрестностей // Рациональное использование и охрана растительного мира Урала / под ред. П.Л. Горчаковского. Свердловск : УрО АН СССР, 1991. С. 128–133.
30. Мамаев С.А. Определитель деревьев и кустарников Урала. Местные и интродуцированные виды. Екатеринбург : УрО РАН, 2000. 260 с.

*Поступила в редакцию 22.08.2017 г.; повторно 19.02.2018 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.*

Авторский коллектив:

Веселкин Денис Васильевич – д-р биол. наук, зав. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, 8 Марта, 202).

E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Коржиневская Анастасия Андреевна – инженер-исследователь лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, 8 Марта, 202).

E-mail: melnikova_aa@ipae.uran.ru

Подгаевская Елена Николаевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, 8 Марта, 202).

E-mail: enp@ipae.uran.ru

For citation: Veselkin DV, Korzhinevskaya AA, Podgaevskaya EN. The species composition and abundance of alien and invasive understory shrubs and trees in urban forests of Yekaterinburg. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:102-118. doi: 10.17223/19988591/42/5. In Russian, English Summary

Denis V. Veselkin, Anastasia A. Korzhinevskaya, Elena N. Podgaevskaya

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

The species composition and abundance of alien and invasive understory shrubs and trees in urban forests of Yekaterinburg

The aim of this work was to analyze the species composition and abundance of alien (including invasive) understory shrubs and trees in urban forests of Yekaterinburg, an industrial city in the Middle Urals. The need for rigorous assessments of the current stage of alien plant naturalization determines the relevance of the research. We tested two hypotheses. 1. In urban forests of Yekaterinburg the largest numbers of alien understory species are *Acer negundo* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch and *Cotoneaster lucidus* Schlecht, which are invasive for the Middle Urals. 2. Age and spatial structure of invasive plant populations indicate their active dispersal in urban forests of Yekaterinburg.

The work was carried out in urban forests of Yekaterinburg (56°47'N, 60°34'E), a large city with a population of 1.5 million people, located in the southern taiga zone. We studied pine forests of natural origin located within the city limits. The plots were located in four forest areas of 40-150 ha (56°47'54"N 60°32'22"E) that were spatially

separated from each other by roads or wastelands at distances of 100-200 m. The plots were selected in such a way that they could be, as much as possible, comparable in terms of characteristics of the relief, soil type and tree stand age. The age of the main generation trees of urban forests is 90-120 years. We selected sites without recent, large-scale, and/or targeted anthropogenic disturbances of the soil cover (roads, excavations) and tree stand (fires, tree cutting). *Aegopodium podagraria* L. and *Urtica dioica* L. mainly predominate in the field layer of the examined forest areas. Also, shrubs are very abundant on the plots, first of all, *Rubus idaeus* L. with the average cover of 30-60%. *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth and *Vaccinium myrtillus* L. have preserved their dominance at some sites. These species dominate in original communities.

We made 103 descriptions in the understory shrub and tree communities in February-March 2016. Species were identified in a leafless state on round plots of 400 square meters. The size category of understory plants was registered (large or small individuals). We selected plots and sites and marked them with paint on trees and carried out preliminary characterization of sites and stands in June and July 2015. A pine tree (*Pinus sylvestris* L.) was in the center of each plot, and each plot contained, on average, 12.5 (from 3 up to 23) pine trees. Woody plants were recorded on the plots in a leafless state. The living individuals of trees and shrubs, which were higher than the thickness of the snow cover, i.e. above 40-50 cm, were considered. The criterion for the presence of an individual plant on the plot was the entry of the stem into a circle with a radius of 11.28 m. The distances were measured with a laser range finder. The counting unit for trees was a monocormic tree or a multi-stemmed tree if the trunk was branching. The counting unit for shrubs was a multi-stemmed shrub or shoot if there was one stem. Trees and shrubs were recorded by registering their size category: large or small individuals. The criterion for categorizing trees and shrubs as large specimens is a stem diameter greater than 1 cm at a height of 1.3 m. All multi-stemmed shrubs also belonged to large shrubs. Both working hypotheses were confirmed. On the whole, we registered 16 species of trees and 30 species of shrubs. The total number of registered alien species exceeded the number of registered native species: 25 and 21, respectively (See Fig. 1). Almost all alien species in urban forests are reproducing. Although native species quantitatively dominate alien ones, the latter, especially invasive species, are better represented among small individuals than native species (See Fig. 2). 6 invasive species (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster lucidus*, *Malus baccata* and *Padus virginiana*) account for 72% of large individuals and 87% of small individuals of alien species, and 27% of all woody species individuals (See Fig. 3). *Malus baccata* is the most abundant invasive species both among large and small individuals. The second place in the abundance among large individuals is occupied by *Cotoneaster lucidus*, and among small individuals it is by *Acer negundo*. When analyzing the spatial features of native and invasive species location, we established that small individuals of all undergrowth species were predominantly present in close proximity to large individuals. A positive correlation between the number of large and small individuals is more pronounced for the four most abundant invasive plants, compared to the four most abundant native trees and shrubs (See Table). We concluded that the species of trees and shrubs, which were characterized as invasive I-st (*Acer negundo*, *Malus baccata*, *Amelanchier spicata*) and II-nd (*Cotoneaster lucidus*) categories make up the majority of alien woody plants in Yekaterinburg urban forests. Thus, invasive species are appreciably more successful in reproduction than native species. The 6 invasive species (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Berberis vulgaris*, *Cotoneaster lucidus*, *Malus baccata* and *Padus virginiana*) account for 27% of all woody species individuals. The ratio between small and large individuals (size categories) allows us to assume that the expansion of *Acer negundo* and *Malus baccata*

in urban forests is most expressed nowadays and will be expressed in the nearest future. The abundance of *Cotoneaster lucidus* and *Amelanchier spicata* will increase in a less degree.

The paper contains 3 Figures, 1 Table and 30 References.

Key words: woody plants; shrubs; urbanization; urban forests; biological invasions.

Acknowledgments: The authors are grateful to researchers of the Botanical Garden (Yekaterinburg), Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, SA Shavnin, Dr.Sci. (Biol.) and VA Galako, Cand. Sci. (Biol.), for assistance in selecting and marking plots, and also to researcher of the Museum of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, EA Shurova, Cand. Sci. (Biol.), for help in plant determination.

Funding: The study was performed within the framework of the state contract for the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, and supported by the Comprehensive Program of the Ural Branch, Russian Academy of Sciences (Projects No 15-12-4-32 and 18-4-4-24) and the Russian Foundation for Basic Research (Project No 16-54-00105).

References

1. Senator SA, Kostina NV, Saksonov SV. Diversity dependence of species of urban floras on a number of factors. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle = Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2013;6-2:23-29. In Russian, English Summary
2. Morozova OV, Tsarevskaya NG. Part of alien vascular plant species in floras of natural reserves of European Russia. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*. 2010;4:54-62. In Russian, English Summary
3. Akatov VV, Akatova TV, Shadje AE. The species richness and abundance of the exotic wood species in forest communities of the Western Caucasus. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2011;116(1):28-33. In Russian, English Summary
4. Akatov VV, Akatova TV, Grabenko EA. Changes of the upper limit of black locust and american maple growth in Belaya River Valley, Western Caucasus. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2014;1:21-33. In Russian, English Summary
5. Morgenroth J, Östberg J, Konijnendijk van den Bosch C, Nielsen A, B. Hauer R, Sjöman H, Chen W, Jansson M. Urban tree diversity – Taking stock and looking ahead. *Urban Forestry & Urban Greening*. 2016;15:1-5. doi: [10.1016/j.ufug.2015.11.003](https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.11.003)
6. Gusev AP. Features of plant succession in landscapes disturbed by anthropogenic activity (by example of Southeastern Belarus). *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5(2):174-178. doi: [10.1134/S1995425512020060](https://doi.org/10.1134/S1995425512020060)
7. Kostina MV, Yasinskaya OI, Barabanshchikova NS, Orlyuk FA. On the problem of box elder invasion into the forests around Moscow. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy = Russian Journal of Biological Invasions*. 2015;8(4):72-80. In Russian
8. Aronson MFJ, Handel SN, La Puma IP, Clemants SE. Urbanization promotes alien woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region. *Urban Ecosystems*. 2015;18(1):31-45. doi: [10.1007/s11252-014-0382-z](https://doi.org/10.1007/s11252-014-0382-z)
9. Jim C.Y., Zhang H. Urbanization effects on spatial-temporal differentiation of tree communities in high density residential areas. *Urban Ecosystems*. 2015;18(4):1081-1101. doi: [10.1007/s11252-015-0455-7](https://doi.org/10.1007/s11252-015-0455-7)
10. Tretyakova AS. Laws of distribution of alien plants in natural habitats for urban Sverdlovsk Region. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle = Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2016;26(1):85-93. In Russian, English Summary

11. Veselkin DV, Vorobeichik EL, Galako VA, Vlasenko VE, Shavnin SA. Relationship between the characteristics of the state of Scots pine trees and tree stands in a large industrial city. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(2):243-249. doi: [10.1134/S1995425515020158](https://doi.org/10.1134/S1995425515020158)
12. Veselkin DV, Shavnin SA, Vorobeichik EL, Galako VA, Vlasenko VE. Edge effects on pine stands in a large city. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48(6):499-506. doi: [10.1134/S1067413617060121](https://doi.org/10.1134/S1067413617060121)
13. Shavnin SA, Veselkin DV, Vorobeichik EL, Galako VA, Vlasenko VE. Factors of the pine stands transformation in vicinities of Yekaterinburg. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2015;5:346-355. In Russian, English Summary
14. Tretyakova AS. Regularities of distribution of alien plants in anthropogenous habitats of Sverdlovsk oblast. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy = Russian Journal of Biological Invasions*. 2015;8(4):118-128. In Russian, English summary
15. Kulikov PV, Zolotareva NV, Podgaevskaya EN. Endemichnye rasteniya Urala vo flore Sverdlovskoy oblasti [Endemic plants of the Urals in the flora of Sverdlovsk region]. Yekaterinburg: Goshchitskiy Publ.; 2013. 612 p. In Russian
16. Sturman VI. Natural and technogenic factors of air pollution in russian cities. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle = Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2008;6-2:15-29. In Russian
17. Antropov KM, Varaksin AN. Assessing nitrogen dioxide air pollution in Yekaterinburg with land use regression model. *Ekologicheskie sistemy i pribory = Ecological Systems and Devices*. 2011;8:47-54. In Russian
18. Veselkin DV, Kaigorodova SYu. Agrochemical properties of soils and the structure of Scots pine ectomycorrhizas in urbanized forests. *Agrokimiya = Agricultural Chemistry*. 2013;11:63-71. In Russian
19. Magurran AE. Ecological diversity and its measurement. Matveeva NV translator, Chernov YuI, editor. Moscow: Mir Publ.; 1992. 181 p. In Russian
20. Colwell RK. ESTIMATES: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. Version 9. [Electronic resource]. Available at: <http://purl.oclc.org/estimates> (accessed 08.10.2016).
21. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Horun LV. Chernaya kniga flory Sredney Rossii: chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii [The Black Data Book of the flora of Central Russia: Invasive plant species in ecosystems of Central Russia]. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 512 p. In Russian
22. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Bochkov VD. Alien plant species and their influence on the main botanical garden's flora dynamic. *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy = Russian Journal of Biological Invasions*. 2015;8(4):22-41. In Russian
23. Ladeyshchikova GV, Petrov AP. Introduksenty v lesoparkovoy zone g. Ekaterinburga [Alien species in the urban forest of Yekaterinburg]. *Al'manah sovremennoy nauki i = Pedagogy. Issues of Theory and Practice*. 2008;11(18):83-86. In Russian
24. Petrov AP, Ladeyshchikova GV, Zoteeva EA. Digressiya fitotsenozov i naturalizatsiya drevesnykh rasteniy v lesoparkovoy zone g. Ekaterinburga [Digression of plant communities and naturalization of woody plants in the forest park zone of Yekaterinburg]. In: *Botanicheskie issledovaniya na Urale. Materialy regional'noy s mezhdunarodnym uchastiem nauch. konf., pamyati PL. Gorchakovskogo* [Botanical research in the Urals. Proc. of the Sci. Conf.]. Ovesnov SA, editor. Perm': Perm'. gos. Universitet Publ.; 2009. pp. 279-281. In Russian
25. Tolkach OV, Dobrotvorsky OE. Renewal condition in green zones of Yekaterinburg city. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2011;13(1-4):919-921. In Russian

26. Zolotaryova NV, Podgaevskaya YeN, Shavnin SA. Structural changes in the soil surface cover of pine forests under the conditions of a large industrial city. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2012;5(37-1):218-221. In Russian
27. Tretyakova AS. Flora Yekaterinburga [Flora of Yekaterinburg]. Yekaterinburg: Ural Univ. Publ.; 2011. 192 p. In Russian
28. Shurova EA. Flora i rastitel'nost' Shartashskogo lesoparka [Flora and vegetation of Shartash forest park] In: *Struktura, produktivnost' i dinamika rastitel'nogo pokrova* [Structure, productivity and dynamics of vegetation cover]. Gorchakovskiy PL, editor. Sverdlovsk: Ural Branch of RAS; 1990. pp. 111-123. In Russian
29. Shurova EA. Adventivnaya flora g. Sverdlovsk i ego okrestnostey [Adventive flora of Sverdlovsk and its surroundings]. In: *Ratsional'noe ispol'zovanie i ohrana rastitel'nogo mira Urala* [Rational use and protection of flora of the Urals]. Gorchakovskiy PL, editor. Sverdlovsk: Ural Branch of RAS; 1991. pp. 128-133. In Russian
30. Mamaev SA. Opredelitel' derev'ev i kustarnikov Urala. Mestnye i introdutsirovannye vidy [Determinant of trees and shrubs of the Urals. Local and introduced species]. Yekaterinburg: Ural Branch of RAS; 2000. 260 p. In Russian

Received 22 August 2017; Revised 19 February 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Veselkin Denis V, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Russian Academy of Sciences, Head of the Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

Korzhinevskaya Anastasia A, Engineer, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: melnikova_aa@ipae.uran.ru

Podgaevskaya Elena N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: enp@ipae.uran.ru

УДК 582.32(571.121):574.24
doi: 10.17223/19988591/42/6

О.Г. Воронова¹, А.П. Дьяченко²

¹ Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

² Уральский государственный педагогический университет, г. Екатеринбург, Россия

Флора мхов территорий месторождений углеводородного сырья Ямало-Ненецкого автономного округа

Представлены данные о сборах мхов на территориях десяти месторождений углеводородного сырья Ямало-Ненецкого автономного округа (ЯНАО, округ), расположенных в трех природных подзонах. Коллекция мхов собрана во время инженерно-экологических изысканий с 2000 по 2011 г. По результатам обработки гербария составлен список, включающий 101 вид: в южной тундре – 70, лесотундре – 51, северной тайге – 46. В списке для всех таксонов указаны типы местообитаний с учетом распределения по ключевым участкам и субстраты. Отмечены два новых вида для ЯНАО: *Campylidium sommerfeltii* и *Sphagnum cuspidatum*, новые виды для каждой подзоны и восемь видов, известные на территории округа по единичным находкам: *Dicranum scorparium*, *Ditrichum pusillum*, *Fontinalis antipyretica*, *Ochyraea duriuscula*, *Bryum elegans*, *B. axel-blytii*, *Callicladium haldanianum*, *Pseudocalliergon lycopodioides*. Приведены гербарные этикетки для видов редких и впервые отмеченных в исследованных подзонах ЯНАО. Кратко обсуждены особенности встречаемости мхов по типам местообитаний, ключевым участкам, подзонам.

Ключевые слова: природные подзоны; бриофлора; месторождения горючих ископаемых; редкие виды; Тюменская область.

Введение

Ямало-Ненецкий автономный округ (ЯНАО, округ) расположен на севере Тюменской области, занимает площадь более 750 тыс. км² и включает п-в Ямал, Тазовский п-в, большую часть Гыданского п-ва, а также прилегающие острова Карского моря. В ботанико-географическом плане территория ЯНАО расположена в трех природных зонах: тундра, лесотундра, тайга (подзона северной тайги) [1] и в значительной степени представлена заболоченной низменностью, пересеченной множеством рек, среди которых крупнейшие водные артерии России: Обь, Таз, Пур, что делает ее привлекательной для бриологических исследований.

Первые сведения о мхах равнинной части современной территории ЯНАО относятся к концу XIX – началу XX в. [2–6]. К настоящему времени достаточно полно изучен видовой состав мхов п-ва Ямал и о-ва Белый, что нашло отражение в обобщающих работах И.В. Чернядьевой [7, 8], и на

территории Верхне-Тазовского государственного заповедника [9]. Проводились также исследования видового состава мхов Тазовского п-ва [10], юго-западной части Гыданского п-ва [11] и средней части ЯНАО от Сибирских Увалов до Тазовского п-ва [12], а также на территориях Шурышкарского [13] и Надымского районов [14]. Ряд данных взят из статей О.Ю. Писаренко [15] и О.В. Иванова с соавт. [16]. При этом значительная часть территории округа в связи с его большой протяженностью и труднодоступностью по-прежнему остается не изученной бриологами.

ЯНАО занимает одно из ведущих мест в России по запасам природного газа и нефти. На его территории открыто 232 месторождения углеводородного сырья (МУС), из которых на сегодняшний день около 70 находятся в промышленной разработке. На ЯНАО приходится более 56% разведанных запасов конденсата [17]. Нефтегазодобывающая промышленность наносит наибольший ущерб окружающей среде округа. При обустройстве месторождений предусматривается строительство таких объектов по добыче и транспортировке углеводородного сырья, как установки комплексной подготовки газа, дожимные компрессорные станции, вертолетные площадки, временные жилые комплексы, базы промысла, полигоны твердых бытовых и промышленных отходов, площадки водозаборов, нефтяные и газовые кусты скважин с нефтегазосборными сетями и горизонтальными факелами, карьеры, трубопроводы внешнего транспорта, автодороги и др. Кроме того, существенное влияние на природу оказывает загрязнение атмосферы, воды и почвы [18–24]. Компоненты растительного покрова, включая мхи, по-разному реагируют на комплекс этих факторов, приобретая к ним устойчивость или выпадая из структуры сообществ [25–30]. Тем не менее опубликованные сведения, касающиеся изучения бриофлоры данных территорий, практически отсутствуют.

В данной работе впервые представлен материал по видовому разнообразию мхов на территориях ряда МУС ЯНАО, накопившийся за десятилетний период инженерно-экологических изысканий. По истечении 5 лет после проведения последних работ стало возможным его опубликовать, что представляет, несомненно, научный интерес для бриологов и ботаников в целом.

Материалы и методики исследования

Сборы мхов проведены в 2000–2011 гг. сотрудниками ООО «ТюменНИИ-гипрогаз» (г. Тюмень) Н.В. Хозяиновой, Е.С. Баяновым и И.Н. Цибарт во время инженерно-экологических изысканий на территориях следующих МУС (рис. 1): Находкинское газовое месторождение (НМ), Юрхаровское (ЮМ), Песцовое (ПМ), Тазовское (ТМ), Уренгойское (УМ), Яро-Яхинское (ЯЯМ) и Губкинское нефтегазоконденсатные месторождения, Еты-Пуровское нефтяное месторождение (ЕПМ), Вынгайхинское нефтегазовое месторождение (ВМ), а также М.А. Магомедовой (г. Екатеринбург, Институт экологии

растений и животных УрО РАН), проводившей в 2005 г. исследования на территории Ен-Яхинского нефтегазоконденсатного месторождения (ЕЯМ). Геоботанические описания растительности нарушенных местообитаний и коренных сообществ выполнены на ключевых участках, расположенных в пределах $63^{\circ}46'N - 68^{\circ}04'N$, $75^{\circ}29'E - 79^{\circ}00'E$ в трех природных подзонах (рис. 1).



Рис. 1. Расположение территорий месторождений углеводородного сырья на карте Ямало-Ненецкого автономного округа (границы округа отмечены пунктиром):

- 1 – Находкинское; 2 – Юрхаровское; 3 – Песцовое; 4 – Ен-Яхинское,
5 – Тазовское; 6 – Уренгойское; 7 – Яро-Яхинское; 8 – Губкинское,
9 – Еты-Пуровское; 10 – Вынгайхинское

[Fig. 1. The location of hydrocarbon deposit sites in Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (the borders of the Okrug are marked with a dotted line): 1 - Nakhodkinskoye; 2 - Yurkharovskoye; 3 - Pestsovoe; 4 - Yen-Yakhinskiy; 5 - Tazovskoye; 6 - Urengoiyskoye; 7 - Yaro-Yakhinskiy; 8 - Gubkinskiy; 9 - Yety-Purovskoye; 10 - Vyngayakhinskiy]

Южная тундра (ЮТ):

НМ: Тазовский р-н, 67°59'N – 68°04'N, 78°01'E – 78°04'E.

ЮМ: Надымский р-н, 67°46'N – 67°51'N, 76°55'E – 77°08'E.

ПМ: Надымский р-н, 66°42'N – 66°58'N, 75°29'E – 76°40'E.

ЕЯМ: Пуровский р-н, 66°48'N – 67°02'N, 76°17'E – 76°35'E.

ТМ: Тазовский р-н, 67°20' N – 67°35'N, 77°39'E – 79°00'E.

Лесотундра (ЛТ):

УМ: Пуровский р-н, 65°53'N – 66°30'N, 76°27'E – 77°14'E.

ЯЯМ: Пуровский р-н, 66°14'N – 66°19'N, 78°40'E – 78°50'E.

Северная тайга (СТ):

ГМ: Пуровский р-н, 64°03'N – 65°36'N, 76°35'E – 77°06'E.

ЕПМ: Пуровский р-н, 63°59'N – 64°36'N, 77°36'E – 77°57'E.

ВМ: Пуровский р-н, 63°46'N – 64°20'N, 76°13'E – 76°45'E.

В результате анализа геоботанических описаний и гербарных этикеток выделили 84 естественного и нарушенного местообитания мхов: НМ – 7, ЮМ – 16, ПМ – 9, ЕЯМ – 5, ТМ – 4, УМ – 14, ЯЯМ – 13, ГМ – 7, ЕПМ – 5, ВМ – 4, при анализе многообразия которых сформировали укрупненные группы (типы местообитаний), опираясь на сведения по растительности Западной Сибири [1] и опыт О.Ю. Писаренко с соавт. [12], проводивших исследования в данном регионе:

1. Тундры: дренированные (Тд) и заболоченные (Тз).

2. Редколесья (Р).

3. Леса: темнохвойные (Лт), светлохвойные (Лс), хвойно-мелколиственные (Лхм).

4. Болота: верховые (Бв), переходные (Бп), низинные (Бн).

5. Прибрежные местообитания (Пм).

6. Водные местообитания (В).

7. Нарушенные местообитания: техногенные (Тн), пирогенные (Пн) и обнажения субстрата под действием природных факторов – естественные (Ен).

Дренированные тундры представлены ерниково-кустарничково-мохово-лишайниковыми, ерниково-багульниково-моховыми, лишайниково-моховыми, ивово-ерниково-осоково-моховыми сообществами, расположенными на возвышенных участках междуречных долин и имеющими в напочвенном покрове наряду с зелеными мхами значительное участие лишайников; заболоченные тундры – осоково-моховыми и багульниково-осоково-моховыми сообществами, приуроченными к слабодренируемым плоскобугристым водоразделам.

Редколесья сформированы лесотундровыми сообществами и представлены в районе исследования в основном монодоминантными лиственничниками либо березово-лиственничными с участием кустарничков фитоценозами. В напочвенном покрове доминируют зеленые мхи и лишайники.

Леса района исследования разнообразны. Типичные северотаежные темнохвойные сообщества представлены зеленомошными, багульниково-зе-

леномошными моно- и полидоминантными ельниками с примесью кедра. Светлохвойные лишайниковые и кустарничково-лишайниковые сообщества, расположенные на песчаных, хорошо прогреваемых почвах водоразделов, представлены чистыми сосняками либо с участием лиственницы и кедра. Хвойно-мелколиственные леса кустарничково-лишайниково-зеленомошные и вейниково-зеленомошные с участием в верхнем ярусе ели, сосны, березы, лиственницы, ив распространены по долинам рек от северной тайги вплоть до южных тундр.

Болота на исследованной территории занимают огромные площади и характерны для всех подзон. На плоско- и крупнобугристых верховых болотах, представленных чередованием торфяных бугров с обводненными мочажинами, обследованы кустарничково-мохово-лишайниковые, кустарничково-осоково-сфагновые, кустарничково-осоково-мохово-лишайниковые сообщества. На буграх доминируют кустарнички и лишайники, в мочажинах – осоки, зеленые и сфагновые мхи. Переходные болота имеют высокую степень обводненности, встречаются, как правило, в поймах рек, в различных типах понижений в заболоченных тундрах и представлены осоково-сфагновыми, травяно-осоково-сфагновыми, вейниковыми и осоково-злаковыми (хасыреями) болотными сообществами. Низинные болота – травяные или гипново-травяные сообщества, формирующиеся в долинах рек и в понижениях, которые постоянно или временно затопляются водой. На исследуемых участках для низинных болот типичны заросли ив, сопровождающиеся богатым травяным ярусом, состоящим из осок, вахты трёхлистной, сабельника болотного и др.: ивово-осоково-пушицевые, ивово-разнотравно-зеленомошные, ивово-разнотравные, сабельниково-осоковые ассоциации.

Прибрежные местообитания – сборная группа разнообразных сообществ, в том числе кустарниковых и осоковых, расположенных на побережье Тазовской губы, по берегам рек, озер, ручьев и подверженных периодическому затоплению.

К водным местообитаниям отнесли реки, в воде которых встречены мхи, являющиеся как облигатными, так и факультативными гидрофитами.

Все нарушенные субстраты на обследованных участках разделили на три группы: техногенно нарушенные (обочины дорог, в том числе отсыпанные песком, кустовые площадки, зарастающие карьеры и др.), пирогенно нарушенные в результате пожаров и обнаженный субстрат, образовавшийся под действием природных факторов (склоны оврагов, пятна пучения, раздувы).

С учетом выделенных укрупненных групп количество исследованных местообитаний распределилось следующим образом: тундры – 6 (дренированные – 3, заболоченные – 3), редколесья – 4, леса – 10 (темнохвойные – 2, светлохвойные – 3, хвойно-мелколиственные – 5), болота – 21 (верховые – 9, переходные – 7, низинные – 5), прибрежные местообитания – 24, водные – 2, нарушенные – 17 (техногенные – 6, пирогенные – 6, естественные обнажения – 5).

В результате обработки около 300 образцов, включая многовидовые, А.П. Дьяченко и О.Г. Вороновой составлен систематический список мхов, в котором после названий видов даны условные обозначения типов местобитаний в привязке к ключевым участкам, сгруппированным с учетом зонального принципа. В ряде случаев указаны элементы нанорельефа (кочки, мочажины, бугры, пятна пучения) и субстрат (если он иной, чем почва). Наличие спороношения отмечено знаком S+, виды, имеющие единичные местонахождения, – Un. При определении мхов кроме определителей [31–33] использовали данные, связанные с изучением строения и распространения представителей отдельных родов [34–35]. Приведены гербарные этикетки для видов редких и впервые отмеченных в исследованных подзонах ЯНАО. К числу редких отнесли мхи, известные для территории округа по единичным находкам. Гербарий хранится в Институте биологии Тюменского государственного университета (ТюмГУ), частично – в Уральском государственном педагогическом университете (УрГПУ). Названия видов соответствуют «Check-list of Mosses of East Europe and North Asia» [36] с учетом некоторых более поздних изменений, нашедших отражение во «Флоре мхов России» [37].

Результаты исследования и обсуждение

Список видов мхов

Порядок *Sphagnales* C. Martius

Семейство *Sphagnaceae* Martynov

Sphagnum aongstroemii Hartm. Бп (ЮМ), Бв: на кочках, в мочажинах (УМ).

S. balticum (Russow) C.E.O. Jensen Бп, Пм (НМ, ЮМ); Лт, Лхм (ЕТМ, ВМ).

S. capillifolium (Ehrh.) Hedw. Бп (ЮМ), Бн, Пм (УМ, ЯЯМ); Пн, Бв (ЕТМ, ВМ).

S. compactum Lam. et DC. Бв: на кочках, Бн, Р (УМ, ЯЯМ).

S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm. Un – новый вид для северной тайги и ЯНАО в целом: «Пуровский р-н, ЕПМ, берег р. Хадутамалгарка, на почве у воды. 64°02' N, 77°56' E, 25.06.2010. Хозяинова».

S. fimbriatum Wilson ex Wilson et Hook. f. Бп, Пм (ЮМ); Бп (УМ); Лс, Пм (ГМ, ЕПМ).

S. fuscum (Schimp.) H. Klinggr. Бп (ЮМ); Бв: на кочках, в мочажинах, Бп: в мочажинах (УМ, ЯЯМ); Бв (ВМ).

S. girgensohnii Russow Бп (ЮМ), Бв: на кочках, в мочажинах, Бп, Лхм, Пм (УМ, ЯЯМ).

S. jensenii H. Lindb. Un. Бп: в мочажинах (ГМ).

S. lenense H. Lindb. ex L.I. Savicz Тд, Бп, Пм (ЮМ, ПМ, ЕЯМ).

S. lindbergii Schimp. Бв: в мочажинах, Бп: на кочках, Р (УМ, ЯЯМ).

S. magellanicum Brid Бп (ЮМ), Лсм (ВМ).

S. majus (Russow) C.E.O. Jensen Бп (НМ).

S. obtusum Warnst.: Уп – Бп (ЮМ).

S. papillosum Lindb. Уп – Лсм (ВМ).

S. riparium Ångstr. Пм (ЮМ), Бв: на кочках, в мочажинах, Бп: в мочажинах, Пм (УМ, ЯЯМ).

S. rubellum Willson Бп, Пм: в воде (ЮМ).

S. russowii Warnst. Бв: на кочках, в мочажинах, Бп (УМ); Лт (ЕПМ).

S. squarrosum Crome in Норре Бн (ТМ); Бв: в мочажинах, Бп (УМ); Пм S+ (ЕПМ).

S. teres (Schimp.) Ångstr ex Hartm. Уп: Пм (ЕПМ).

S. warnstorffii Russow Уп – Тз (ЕЯМ).

Порядок *Polytrichales* M. Fleisch.

Семейство *Polytrichaceae* Schwägr.

Pogonatum denatum (Brid.) Brid. Пм S+, Тн S+, Ен (УМ, ЯЯМ).

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. Уп – впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, УМ, на нарушенных местообитаниях (обочины дорог, песчаные обнажения), на песке. 65°53'33" N, 77°13'36" E, 20.07.2011. Баянов».

Polytrichum commune Hedw. Пм (ПМ), Бв: на кочках, в мочажинах, Бн, Тн, Ен, Лхм (УМ, ЯЯМ); Бв: на буграх, Пм (ГМ, ЕПМ, ВМ).

P. hyperboreum R. Вг. Бп, Ен S+: на песке, Лхм (ЯЯМ).

P. jensenii I. Hagen Тз (ЕЯМ); Р, Пм (УМ, ЯЯМ).

P. juniperinum Hedw. Тд, Пн, Ен (ЮМ, ПМ); Бв S+: на кочках, в мочажинах, Бп, Пм, Ен S+: на торфе и песке, Тн, Р, Лхм: на пнях (УМ, ЯЯМ); Лт: на валежнике (ГМ, ЕПМ).

P. longisetum Sw. ex Brid. Уп – Пм (НМ).

P. piliferum Hedw. Ен S+ (ПМ), Лхм, Пм: на песке, Тн (УМ, ЯЯМ); Лс (ВМ).

P. strictum Brid. Бп, Пм, Пн, Ен (ЮМ, ПМ, ТМ); Бв: на кочках, торфе, в мочажинах, Бп: в мочажинах, Ен S+: на торф, песке, Лхм S+ (УМ, ЯЯМ); Бв S+: на буграх, торфе, Пн, Лс (ГМ, ЕПМ, ВМ).

P. swartzii Hartm. Тз, Пм (ПМ); Бв S+: на кочках, в мочажинах, Бп, Тн, Ен (УМ, ЯЯМ).

Psilopilum cavifolium (Wilson) I. Hagen Пм (ЮМ).

P. laevigatum (Wahlenb.) Lindb. Тн S+ (ПМ). Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, УМ, на нарушенных местообитаниях (обочина дороги к разведочной скважине), на песке. 65°53'33" N, 77°13'36" E, 20.07.2011. Баянов».

Порядок *Tetraphidales* M.Fleisch.

Семейство *Tetraphidaceae* Schimp.

Tetraphis pellucida Hedw. Уп – Лт: на валежнике, с выводковыми почками (ЕПМ).

Порядок *Funariales* M. Fleisch.

Семейство *Funariaceae* Schwägr.

Funaria hygrometrica Hedw. Пм: на торфе (ЮМ). Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, УМ, на нарушенных местообитаниях (обочина дороги к разведочной скважине), на песке. S+. 65°53'33" N, 77°13'36" E, 20.07.2011. Баянов».

Порядок *Grimmiales* M. Fleisch.**Семейство *Grimmiaceae* Arn.**

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. Тд, Ен (ПМ, ЕЯМ). Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, УМ, на естественно нарушенных местообитаниях (бугор пучения у дороги), на песке. 66°20'24" N, 76°27'00" E. 17.08.2002. Хозяинова».

Порядок *Dicranales* H.Philib. ex M.Fleisch.**Семейство *Dicranaceae* Schimp.**

Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp. Пм (ЮМ); Пм S+: на торфе, песке, Тн, Ен S+ (УМ, ЯЯМ).

D. crispa (Hedw.) Schimp. Пм, Тн S+ (ПМ, ЕЯМ).

D. subulata (Hedw.) Schimp. Un – Пм: на торфе (ЮМ).

Dicranum angustum Lindb. Бп (НМ, ЮМ).

D. bonjeanii De Not. in Lisa Un – Бп (НМ).

D. elongatum Schleich.ex Schwägr. Тд, Тн: на песке, Ен: на бугре пучения (ПМ); Бв: на кочках, торфе, в мочажинах, Бп: на кочках, Тн (УМ, ЯЯМ).

D. flexicaule Brid. Тд, Бв: на кочках, в мочажинах, Бп, Р, Лхм S+ (УМ, ЯЯМ); Лс (ВМ).

D. fragilifolium Lindb. Un – Пм: на валежнике (ГМ).

D. fuscescens Turner Пн (ПМ); Бв: на бугре S+ (ГМ).

D. groenlandicum Brid. Пм (НМ). Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО. Пуровский р-н, УМ: «плоскобугристое болото, ерниково-кустарничково-мохово-лишайниковая ассоциация, на кочках и в мочажинах. 65°54'38"N, 77°12'16" E, 20.07.2011. Баянов»; «травяно-осоково-сфагновая ассоциация, на кочках и в мочажинах. 65°53'35" N, 77°13'40" E, 20.07.2011. Баянов».

D. polysetum Sw. Un – Пм: на валежнике (ГМ).

D. scoparium Hedw. Редкий вид территории ЯНАО, находящийся на северной границе своего ареала: «Пуровский р-н, ГМ, берег старицы в пойме р. Холокуяха, на валежнике. 64°40'05" N, 76°40'16" E, 21.06.2004. Хозяинова»; «Пуровский р-н, ВМ, окрестности озера Пягунто, кочкарный рям, на торфе. 64°19'13" N, 76°43'12" E, 18.08.2001. Хозяинова».

D. spadiceum J.E. Zetterst. Тд, Тн: на песке (ПМ); Бв: на кочках, в мочажинах, Бп, Лхм, Ен: на песке, торфе (УМ, ЯЯМ).

D. undulatum Schrad.ex Brid. Бп: в мочажинах, Лхм (ЯЯМ).

Семейство *Rhabdoweisiaceae* Limpr.

Oncophorus wahlenbergii Brid. Un – P S+: на валежнике (ЯЯМ).

Семейство *Ditrichaceae* Limpr.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. Тд S+, Пм, Тн S+: на песке, Пн, Ен S+: на бугре пучения (НМ, ЮМ, ПМ, ТМ); Бв, Ен S+: на песке, торфе, Р: на ваlejнике, Лхм (ЯЯМ); Тн S+: на песке, Пм S+: на пне, Бв S+ (ГМ, ЕПМ, ВМ).

Ditrichum heteromallum (Hedw.) E. Britton Un – Тн S+: на песке (ПМ).

D. pusillum (Hedw.) Hampe. Редкий вид территории ЯНАО, впервые отмечен для южной тундры и лесотундры: «Надымский р-н, ПМ, южная тундра, пойма р. Юртибьяха, на глине. 66°57' N, 75°34' E. 09.09.2005. Хозяинова»; «Пуровский р-н, УМ, лесотундра, на нарушенных местообитаниях (обочина дороги к разведочной скважине), на песке. S+. 65°53'33" N, 77°13'36" E, 20.07.2011. Баянов»; «Пуровский р-н, ГМ, 8,5 км на юг от Северо-Губкинского промысла, пойма р. Пурпе, северная тайга, замытое болото, на песке. 64°03'48" N, 76°39'00" E, 26.06.2004. Хозяинова».

Порядок *Splachnales* (M. Fleisch.) Ochyra

Семейство *Meesiaceae* Schimp.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson Тн S+: на почве, песке, Пн (ЮМ, ПМ); Пм: на пне (ЕПМ). Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, УМ, на нарушенных местообитаниях (обочина дороги к разведочной скважине), на песке. 65°53'33" N, 77°13'36" E, 20.07.2011. Баянов».

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. Пм (НМ). Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, УМ, на влажной почве в пойме ручья, площадка у скважины № 732. 66°20'24" N, 76°56'24" E, 18.08.2002. Хозяинова».

Вид включен в Красную книгу Ханты-Мансийского автономного округа – территории, сопредельной с ЯНАО [38].

Семейство *Splachnaceae* Grev. et Arn.

Aplodon wormskjoldii (Hornem.) R. Br. Un – Пн (ЮМ).

Tetraplodon mnioides (Hedw.) Bruch et al. Un – Пм: на погадках (ЮМ).

Порядок *Bryales* Limpr.

Семейство *Bryaceae* Schwägr.

Bryum axel-blyttii Kaurin ex H. Philib. Редкий вид территории ЯНАО, впервые отмечен для северной тайги. «Надымский р-н, ПМ, южная тундра, пойма р. Юртибьяха, на глине, 66°57' N, 75°34' E, 09.09.2005. Хозяинова»; «Надымский р-н, ПМ, южная тундра, пересечение проектируемой к разведочной скважине трассы с автодорогой, на песке. S+. 66°57' N, 75°40' E, 17.08.2007. Хозяинова»; «Тазовский р-н, ТМ, южная тундра, берег озера, ивово-кустарничково-разнотравно-сфагновая ассоциация, на почве. 67°27'36" N, 78°40'12" E, 01.08.2005. Цибарт»; «Пуровский р-н, ГМ, северная тайга, 8,5 км на юг от Северо-Губкинского промысла, пойма р. Пурпе, замытое болото, на песке. 64°03'48" N, 76°39'00" E, 26.06.2004. Хозяинова».

B. bimum (Schreb.) Turner. Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, УМ, на нарушенных местообитаниях (обочины дорог, песчаные обнажения), на песке. 65°53'33" N, 77°13'36" E, 20.07.2011. Баянов»; Пуровский р-н, ЯЯМ: «кустарничково-морозково-вейниково-зеленомошная ассоциация, на нарушенной почве и песчаных обнажениях. S+. 66°15'35" N, 78°43'18" E,

24.08.2011. Баянов»; «березово-кустарничково-багульниково-зеленомошная ассоциация, на валежнике. 66°16'39" N, 78°49'33" E, 24.08.2011. Баянов».

V. caespiticium Hedw. Тн S+: на песке (ПМ).

V. creberrimum Taylor Тн (НМ); Пм S+: на пне (ЕПМ).

V. cyclophyllum (Schwägr.) Bruch et al. Уп – Бп (ЮМ).

V. elegans Nees. Редкий вид территории ЯНАО: «Тазовский р-н, НМ, южная тундра, склон коренного берега р. Нгодьяха, ивово-разнотравно-зеленомошная ассоциация, на почве. 68°04' N, 78°02' E, 12.09.2002. Хозяинова»; «Надымский р-н, ПМ, южная тундра, на бугре пучения в медальонной тундре. 66°42' N, 76°31' E, 08.09.2005. Хозяинова».

V. pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn., V. Mey. et Scherb. Пм (НМ). Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, ЯЯМ, елово-лиственнично-березовая с ерником ассоциация, на избыточно влажной почве, на песчаных обнажениях. 66°15'35" N, 78°43'18" E, 23.08.2011. Баянов».

Семейство *Mielichhoferiaceae* Schimp.

Pohlia bulbifera (Warnst.) Warnst. Пн: на глине (ЮМ).

P. drummondii (Müll. Hall.) A.L. Andrews Уп – Пм (ЕЯМ).

P. filum (Schimp.) Mårtensson Уп – Пн (ЮМ).

P. nutans (Hedw.) Lindb. Тд, Тз, Бп, Пм: на торфе, Ен: на бугре пучения (ЮМ, ПМ, ЕЯМ, ТМ); Бв: на кочках, в мочажинах, Бн, Пм: на песке, Р S+, Лхм: на березовых пнях, Тн: на песке, Ен: на торфе, песке (УМ, ЯЯМ); Бв, Пм: на валежнике, Лт S+: на основаниях стволов деревьев, валежнике, Пн (ГМ, ЕПМ).

P. prolifera (Kindb.) Lindb. ex Broth. Уп – Пм: на торфе (ЮМ).

Семейство *Mniaceae* Schwägr.

Mnium stellare Hedw. Уп – Пм: на валежнике (ГМ, единичные побеги).

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T.J. Кор. Пм: в воде, (НМ, ЮМ); Бв: на торфе (ВМ).

Pseudobryum cinclidioides (Huebener) T.J. Кор. Бн: на стволах ив, (НМ, ТМ); Бп (УМ); Пм (ЕПМ).

Семейство *Aulacomniaceae* Schimp.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwägr. Тд S+, Тз, Бн, Пм: на глине, Тн: на песке (ЮМ, ПМ, ЕЯМ); Бв: на кочках, в мочажинах, Бн, Пм, Р: на валежнике, Лхм (УМ, ЯЯМ); Бв S+: на бугре, Лт, Лс S+, Пм: на пне (ГМ, ЕПМ).

A. turgidum (Wahlendb.) Schwägr. Тд, Бп, Пм: на торфе, Пн, Ен S+: на буграх пучения (НМ, ЮМ, ПМ, ЕЯМ); Бн, Лхм (УМ, ЯЯМ).

Порядок *Hypnales* Dumort.

Семейство *Fontinalaceae* Schimp.

Fontinalis antipyretica Hedw. Уп – редкий вид территории ЯНАО: «Пуровский р-н, ЕПМ, северная тайга, в обрастаниях на палках и бревнах у берега р. Хадутамалгарка, в воде. 64°02' N, 77°56' E, 25.06.2010. Хозяинова».

Семейство *Plagiotheciaceae* (Broth.) M. Fleisch.

Plagiothecium laetum Bruch et al. Пн (ПМ); Лт (ЕПМ).

Семейство *Hylocomiaceae* (Broth.) M. Fleisch.

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al. Тд, Пн, Ен: на бугре пучения (ЮМ, ПМ); Лхм (ЯЯМ); Лт: на основаниях стволов деревьев, валежнике, почве, Пм: на валежнике (ГМ).

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. Пм: на глине, Ен: на бугре пучения (ПМ); Бв: на кочках, в мочажинах, Бп: в мочажинах, Р, Лхм, Пм, Ен: на песке, торфе (УМ, ЯЯМ); Лт S+: на валежнике, Лс, Пм, Бв (ГМ, ЕПМ, ВМ).

Семейство *Brachytheciaceae* Schimp.

Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp. Бн (ЕЯМ, ТМ).

B. salebrosum (F. Weber et D. Mohr) Bruch et al. Пн (ПМ); Пм: на пне (ЕПМ).

Sciuro-hypnum reflexum (Starke) Ignatov et Huttunen Un – Лсм (ЯЯМ).

Семейство *Calliergonaceae* (Kanda) Vanderp., Hedenäs, C.J. Cox et A.J. Shaw

Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb. Бн, Пм: на почве, глине (ПМ, ТМ); Бв: на кочках, в мочажинах, Бп: в мочажинах, Лхм (УМ, ЯЯМ); Пм: на пнях (ГМ, ЕПМ).

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. Бп, Бн, Пм (НМ, ЮМ).

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenäs Тз, Бн (ЕЯМ, ТМ); Пм (УМ).

Warnstorfia exannulata (Bruch et al.) Loeske Бп, Пм: на глине, Тн: на песке, в воде (НМ, ЮМ, ПМ); Бв: в мочажинах, воде, Бп, Пм (УМ); Бв S+: на бугре, Пм S+: на валежнике (ГМ, ЕПМ, ВМ).

Warnstorfia fluitans (Hedw.) Loeske Р, Пм (ЯЯМ); Пм S+: на валежнике (ГМ, ЕПМ).

Семейство *Scorpidiaceae* Ignatov et Ignatova

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske Тд, Бп, Бн, Пм: на стволах ив, глине, Пн, Ен: на бугре пучения (НМ, ЮМ, ПМ, ЕЯМ); Бв: на кочках, в мочажинах, Бп: на кочках из сфагнома, в мочажинах, Пм, Р S+: на валежнике, Лсм: на пнях (УМ, ЯЯМ); Лт: на основаниях стволов деревьев, валежнике; Пм: на валежнике (ГМ).

Scorpidium cossonii (Schimp.) Hedenäs. Впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: Пуровский р-н, УМ: «плоскобугристое болото, ерниково-кустарничково-мохово-лишайниковая ассоциация, на кочках. S+. 65°54'38" N, 77°12'16" E, 20.07.2011. Баянов»; «травяно-осоково-сфагновая ассоциация, на кочках. 65°53'35" N, 77°13'40" E. 20.07.2011. Баянов».

Семейство *Pyloisaceae* Schimp.

Callicladium haldanianum (Grev.) H.A. Crum. Редкий вид территории ЯНАО, находящийся на северной границе своего ареала. Пуровский р-н, ГМ: «45 км на с-з от ж.д. ст. Пурпе, у куста скважин № 20, ерниково-багульниково-лишайниковая ассоциация, на бугре. 64°57'37" N, 76°35'02" E, 20.06.2004. Хозяинова»; «20 км на с-з от ж.д. ст. Пурпе, пойма р. Пурпе, елово-кедрово-зеленомошная ассоциация, на основаниях стволов деревьев, валежнике. 64°38'06" N, 76°39'34" E, 23.06.2004. Хозяинова».

Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenäs Un – Пм (ЮМ).

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. Лхм (ЯЯМ); Лт, Пм: на валежнике (ГМ, ЕПМ).

Stereodon holmenii (Ando) Ignatov et Ignatova Un – Пн (ПМ).

Семейство Thuidiaceae Schimp.

Helodium blandowii (F. Weber et D. Mohr) Warnst. Un – Пм: на валежнике (ГМ).

Семейство Amblystegiaceae G.Roth

Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al. Un – Пм: на пне (ЕПМ).

Campylidium sommerfeltii (Myrin) Ochуга Un – новый вид для северной тайги и ЯНАО в целом: «Пуровский р-н, ГМ, берег старицы в пойме р. Хо-локуяха, на валежнике. 64°40'05" N, 76°40'16" E, 21.06.2004. Хозяинова».

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. Un – впервые отмечен для лесотундры ЯНАО: «Пуровский р-н, ЯЯМ, елово-лиственнично-березовая с ерником ассоциация, на влажной почве и песчаных обнажениях. 66°15'35" N, 78°43'18" E, 23.08.2011. Баянов».

D. polygamus (Bruch et al.) Hedenäs Un – Пм: на пне (ЕПМ).

Ochyraea duriuscula (De Not.) Ignatov et Ignatova Un – редкий вид территории ЯНАО, впервые отмечен для лесотундры: «Пуровский р-н, ЯЯМ, березово-кустарничково-багульниково-зеленомошная ассоциация, на почве и валежнике. 66°16'39" N, 78°49'33" E, 24.08.2011. Баянов».

Pseudocalliergon lycopodioides (Brid.) Hedenäs Un – редкий вид территории ЯНАО: «Надымский р-н, ПМ, южная тундра, верховья притока р. Алтойяха, в воде. 66°57'07" N, 75°35'48" E, 20.08.2007. Хозяинова».

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske Un – Пн (ЮМ).

По результатам литературных данных для равнинной части территории ЯНАО известно 298 видов, включая 6 разновидностей [2–16], из них для ЮТ – 275, ЛТ – 95, СТ – 152. На участках МУС отмечен 101 вид, из них в подзоне ЮТ – 70, ЛТ – 51, СТ – 46. Наиболее полные сборы сделаны в южной тундре и лесотундре, что нашло отражение в бриофлоре таких МУС, как ПМ – 32 вида, ЯЯМ – 35, ЮМ – 36, УМ – 40. При этом на территориях ТМ, ЕЯМ и НМ собрано 9, 12 и 17 видов соответственно. Количество видов мхов с территорий месторождений в подзоне северной тайги распределилось следующим образом: ВМ – 14, ГМ – 25, ЕПМ – 27. Большинство видов типичны для тех подзон, где они найдены. На территории всех подзон встречаются 20 видов, из них к наиболее широко распространенным относятся: *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. strictum*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Aulacomnium palustre*, *Calliergon cordifolium*, *Warnstorfia exannulata*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*. Единичные местонахождения отмечены для 34 видов. На территориях ЮТ и СТ найдены 53 вида, не встречающихся в ЛТ. При этом в ЛТ есть условия, подходящие для их произрастания, и они могут быть собраны при последующих полевых исследованиях.

Найденные виды относятся к 9 порядкам, 23 семействам, 44 родам. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для семейств *Sphagnaceae*, *Polytrichaceae*, *Dicranaceae*, на долю которых приходится в ЮТ – 45,7%, ЛТ – 50,9%, СТ – 43,5% от числа видов соответствующей подзоны. Семь семейств исследованных участков представлены по одному виду: *Tetraphidaceae*, *Funariaceae*, *Grimmiaceae*, *Rhabdoweisiaceae*, *Fontinalaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Thuidiaceae*.

На территориях МУС найдены виды, новые для каждой подзоны: ЮТ – *Ditrichum pusillum*; ЛТ – *Bryum binum*, *B. pseudotriquetrum*, *Dicranum groenlandicum*, *Ditrichum pusillum*, *Drepanocladus aduncus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Ochyraea duriuscula*, *Paludella squarrosa*, *Pogonatum urnigerum*, *Psilopilum laevigatum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Scorpidium cossonii*; СТ – *Bryum axel-blytii*, *Campylidium sommerfeltii*, *Sphagnum cuspidatum*; последние два вида – новые для всей территории ЯНАО. Данные находки увеличили видовое разнообразие мхов в подзоне ЮТ до 276, ЛТ – до 108, СТ – до 155, а в целом для равнинной части территории ЯНАО – до 300.

Отмечены новые местообитания для 8 видов, имеющих единичные местонахождения на территории ЯНАО: *Dicranum scoparium*, *Ditrichum pusillum*, *Fontinalis antipyretica*, *Ochyraea duriuscula*, *Bryum elegans*, *B. axel-blytii*, *Calli cladium haldanianum*, *Pseudocalliergon lycopodioides*.

Анализ распределения мхов по типам местообитаний показал, что наибольшее число видов (55) и разнообразие занимаемых ими субстратов приходятся на прибрежные сообщества: валежник, пни, стволы ив, погадки, почва, песок, глина, торф. На болотах отмечено 44 вида: на верховых – 25, переходных – 32, низинных – 13. В сборах, сделанных на верховых и переходных болотах, преобладают виды родов *Sphagnum*, *Polytrichum*, *Dicranum*, а также *Calliergon cordifolium*, *Pleurozium schreberi*, *Warnstorfia exanulata*. Бриофлора низинных болот представлена в основном гипновыми мхами и единичными экземплярами *Sphagnum capillifolium*, *S. squarrosum*, *Polytrichum commune*. В лесах отмечено 26 видов, из них 19 – в хвойно-мелколиственных лесах, формирующихся в долинах рек. Только здесь наряду с типичными бореальными видами найдены *Drepanocladus aduncus* и *Sciurohypnum reflexum*. Бриофлора темнохвойных лесов однообразна: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphagnum balticum*, *S. russowii*, здесь же найден *Calli cladium haldanianum*. На песчаных почвах светлохвойных лесов формируются куртины *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum piliferum*, *P. strictum*, *Dicranum flexicaule*, в заболачивающихся сосняках – *Sphagnum fimbriatum*, *Aulacomnium palustre*. В редколесьях выявлены 10 видов мхов, типичных для бореальной флоры, в дренированных и заболоченных тундрах – 12 и 6 соответственно. В напочвенном покрове дренированных тундр виды, тяготеющие к сухим либо со средней степенью увлажнения субстратам: *Di-*

cranum elongatum, *D. flexicaule*, *D. spadiceum*, *Racomitrium lanuginosum*, а также виды с широкой экологической амплитудой: *Aulacomnium palustre*, *Ceratodon purpureus*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Sanionia uncinata* и др. В заболоченных тундрах в напочвенном покрове отмечены: *Aulacomnium palustre*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum jensenii*, *P. swartzii*, *Sphagnum warnstorffii*, *Straminergon stramineum*.

В воде рек найдено два вида, редких для территории ЯНАО: *Fontinalis antipyretica*, *Pseudocalliergon lycopodioides*.

На исследованные территории МУС оказывается интенсивное антропогенное воздействие уже в течение нескольких десятков лет (от 10 до 40, в зависимости от года начала эксплуатации). В силу данной специфики особый интерес представляют 35 видов мхов, заселяющих нарушенные местообитания. На техногенно нарушенных субстратах найдены 22 вида, среди которых преобладают представители семейств *Polytrichaceae*, *Dicranaceae*, *Ditrichaceae*, *Bryaceae*, а также *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia nutans*, *Aulacomnium palustre*, *Warnstorffia exannulata*. На пирогенно нарушенных субстратах отмечены 14 видов, среди которых: *Aplodon wormskjoldii*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Leptobryum pyriforme*, *Plagiothecium laetum*, *Sphagnum capillifolium*, *Stereodon holmenii*, *Tomentypnum nitens*, а также представители семейств *Polytrichaceae* и *Mielichhoferiaceae*, при этом отсутствует *Dicranaceae*. Большинство представителей перечисленных семейств и видов встречается в естественно нарушенных местообитаниях. Все типы нарушенных субстратов заселяют: *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*, достаточно часто встречаются *Pogonatum dentatum*, *Polytrichum strictum*, *Leptobryum pyriforme*, что позволяет судить об их устойчивости к естественным процессам нарушений субстрата и комплексу негативных антропогенных факторов.

Заключение

Анализ сбора мхов на территориях десяти месторождений углеводородного сырья Ямало-Ненецкого автономного округа, расположенных в пределах южной тундры, лесотундры и северной тайги, выявил довольно разнообразную бриофлору этих территорий (33,7% от флоры мхов равнинной части ЯНАО). Преобладают виды, обычные для соответствующих подзон. Найдены новые виды в пределах каждой подзоны и отмечены местонахождения редких видов для исследованной территории. Выявлены мхи, заселяющие естественно и антропогенно нарушенные местообитания и проявляющие высокий уровень устойчивости к негативным факторам окружающей среды.

Полученные результаты могут служить основой долгосрочного мониторинга флоры мхов на территориях МУС и стать составной частью для разработки комплекса природоохранных мероприятий.

Литература

1. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / Е.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко и др. ; под ред. В.В. Воробьева, А.В. Белова. Новосибирск : Наука, 1985. 250 с.
2. Lindberg S.O., Arnell H.W. Musci Asiae borealis II. Laubmoose // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Stockholm, 1890. Bd. 23, № 10. S. 1–163.
3. Jensen C. Musci Asiae borealis. III Torfmoose // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Stockholm, 1909. Bd. 44, №5. S. 1–18.
4. Arnell H.W. Die Moose der Vega Expedition // Ark. Bot. 1917. Bd. 15, № 5. S. 1–111.
5. Федченко Б.А. Флора Азиатской России. Ч. 1, вып. 4: Мхи (Andreaeales, Bryales) / обработал В.Ф. Бротерус. Петроград : Издание Переселенческого управления Главного управления землеустройства и земледелия, типография А.Э. Коллинс, 1914. С. 1–78.
6. Федченко Б.А. Флора Азиатской России. Ч. 2, вып. 13: Мхи (Bryales) / обработал В.Ф. Бротерус. Петроград : Типография М.П. Фроловой, 1918. С. 80–182.
7. Чернядьева И.В. Флора мхов полуострова Ямал (Западно-Сибирская Арктика) // Arctoa. 2001. Т. 10. С. 121–150.
8. Чернядьева И.В. Листостебельные мхи // Полуостров Ямал: растительный покров / И.В. Чернядьева, М.А. Магомедова, Л.М. Морозова, С.Н. Эктова и др. ; под ред. П.Л. Горчаковского. Тюмень : Сити-пресс, 2006. С. 72–104.
9. Чернядьева И.В., Потемкин А.Д. Флора мохообразных заповедника // Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб., 2002. С. 35–46.
10. Волкова Л.А., Ребристая О.В. К бриофлоре Тазовского полуострова (Западная Сибирь) // Новости систематики низших растений. 1989. Т. 26. С. 150–157.
11. Чернядьева И.В. Листостебельные мхи низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западно-Сибирская Арктика) // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 8. С. 57–67.
12. Писаренко О.Ю., Лапшина Е.Д., Безгодов А.Г. К бриофлоре Ямало-Ненецкого автономного округа // Turczaninowia. 2017. Вып. 20, № 1. С. 35–51.
13. Czernyadjeva I.V., Ignatova E.A. Pohlia tundrae Shaw (Bryaceae, Musci) in Russia // Arctoa. 2004. Vol. 13. PP. 29–32.
14. Орехов П.Т. Аккумулятивные природные комплексы северной тайги Западной Сибири // Криосфера Земли. 2010. Т. 14, № 2. С. 23–28.
15. Писаренко О.Ю. Лесные мхи Западной Сибири: встречаемость и распространение // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 2 (10). С. 12–18.
16. Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. The database of the moss flora of Russia // Arctoa. 2017. Vol. 26. PP. 1–10.
17. О состоянии и использовании минерально-сырьевых ресурсов Российской Федерации в 2015 году. Нефть и конденсат / Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. Государственный доклад. М., 2016. С. 11–36.
18. Barnes D.L., Chuvilin E.M. Migration of petroleum in permafrost affected regions // Soil Biology. 2009. Vol. 16. PP. 263–278.
19. Layke C., Mapendembe A., Brown C., Walpole M., Winn J. Indicators from the global and sub-global Millennium Ecosystem Assessments: An analysis and next steps // Ecological Indicators. 2012. Vol. 17. PP. 77–87. doi: [10.1016/j.ecolind.2011.04.025](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.025)
20. Chandra S., Sharma R., Singh K., Sharma A. Application of bioremediation technology in the environment contaminated with petroleum hydrocarbon // Annals of Microbiology. 2013. Vol. 63, № 2. PP. 417–431. doi: [10.1007/s13213-012-0543-3](https://doi.org/10.1007/s13213-012-0543-3)

21. Pinedo J., Ibacez R., Primo O., Gomez P., Irabien A. Preliminary assessment of soil contamination by hydrocarbon storage activities: Main site investigation selection // *Journal of Geochemical Exploration*. 2014. Vol. 147. Part B. Soil pollution and reclamation: Advances in data, experiments and application. PP. 283–290.
22. Tumanyan A.F., Tyutyuma N.V., Bondarenko A.N., Shcherbakova N.A. Influence of Oil Pollution on Various Types of Soil // *Chemistry and Technology of fuels and oils*. 2017. Vol. 53, № 3. PP. 369–376.
23. Hofman J., Maher B.A., Muxworthy A.R. Biomagnetic Monitoring of Atmospheric Pollution: a Review of Magnetic Signatures from Biological Sensors // *Environmental science & Technology*. 2017. Vol. 51, № 12. PP. 6648–6664. doi: [10.1021/acs.est.7b00832](https://doi.org/10.1021/acs.est.7b00832).
24. Опекунова М.Г., Опекунов А.Ю., Кукушкин С.Ю., Арестова И.Ю. Оценка трансформации природной среды в районах разработки углеводородного сырья на севере Западной Сибири // *Сибирский экологический журнал*. 2018. Т. 25, № 1. С. 122–138.
25. Zvereva E.L., Toivonen E., Kozlov M.V. Changes in species richness of vascular plants under the impact of air pollution: a global perspective // *Global Ecology and Biogeography*. 2008. № 17. PP. 305–319.
26. Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Impacts of point pollutants on terrestrial biota. Dorbrecht, Heidelberg, London, New-York: Springer Science, 2009. 466 p.
27. Черненькова Т.В. Биоразнообразие лесного покрова при техногенном загрязнении // *Экология*. 2014. № 1. С. 3–13.
28. Белых Е.С., Майстренко Т.А., Груздев Б.И., Вахрушева О.М., Канева А.В., Трапезников А.В., Зайнуллина В.Г. Видовое разнообразие растительных сообществ на территориях, антропогенно загрязненных тяжелыми естественными радионуклеидами // *Экология*. 2015. № 5. С. 354–360.
29. Лязгунова И.В. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки // *Экология*. 2017. № 4. С. 250–260.
30. Smith R.J., Jovan S., Gray A.N. Sensitivity of carbon stores in boreal forest moss mats – effects of vegetation, topography and climate // *Plant and Soil*. 2017. Vol. 421, № 1–2. PP. 31–42. doi: [10.1007/s11104-017-3411-x](https://doi.org/10.1007/s11104-017-3411-x).
31. Абрамова А.Л., Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. 715 с.
32. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2003. С. 1–608.
33. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2: Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 609–960.
34. Ignatova E.A., Fedosov V.E. Species of *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophyta) with fragile leaves in Russia // *Arctoa*. 2008. Vol. 17. PP. 63–83.
35. Tubanova D.Ya., Tumurova O.D., Ignatova E.A. On *Dicranum elongatum* and *D. groenlandicum* in Russia // *Arctoa*. 2016. Vol. 25. PP. 285–300.
36. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of Mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. PP. 1–130.
37. Флора мхов России. Т. 2: Oedipodiales – Grimmiales. / М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова, В.Э. Федосов и др. ; под ред. М.С. Игнатова. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2017. 560 с.
38. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы / под ред. А.М. Васина, А.Л. Васиной. Екатеринбург : Изд-во Баско, 2013. 460 с.

*Поступила в редакцию 25.10.2017 г.; повторно 23.02.2018 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.*

Авторский коллектив:

Воронова Ольга Геннадьевна – доцент, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, биотехнологии и ландшафтной архитектуры Тюменского государственного университета (Россия, 625003, г. Тюмень, ул. Володарского, 6).

E-mail: voronovatyumen@gmail.com

Дьяченко Александр Петрович – доцент, д-р биол. наук, проф. кафедры биологии, экологии и методики их преподавания Уральского государственного педагогического университета (Россия, 620017, г. Екатеринбург, пр. Космонавтов, 26).

E-mail: eadyach@yandex.ru

For citation: Voronova OG, Dyachenko AP. Bryophyte flora of hydrocarbon deposit sites in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:119-139. doi: 10.17223/19988591/42/6 In Russian, English Summary

Olga G. Voronova¹, Alexander P. Dyachenko²

¹Tyumen State University, Tyumen, Russian Federation

²Ural State Pedagogical University, Yekaterinburg, Russian Federation

Bryophyte flora of hydrocarbon deposit sites in the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug

Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (YNAO) is a vast territory of more than 750 000 sq km situated in the north of Tyumen region in the tundra, forest tundra and boreal forest subzones. Its territory is interesting for bryoflora research because it is mostly a flat waterlogged plain crossed by numerous rivers including the Ob, the Taz and the Pur which are the major waterways of the region. YNAO is one of the largest natural gas and crude oil deposits in Russia. In this territory, 232 hydrocarbon deposit sites have been discovered and 70 ones are under development nowadays. This paper is the first to present the data on moss species diversity for a number of hydrocarbon deposits which were collected during a ten-year period of engineering and environmental surveying in YNAO. Five years after the last survey, it is possible to publish these data which may be interesting for bryologists and botanists, in general.

In 2000-2011, we collected moss samples in (1) the south tundra of the Pestsovoye, Yurkharovskoye, Nakhodkinskoye, Tazovskoye and Yen-Yakhinskoye hydrocarbon deposit sites, (2) the forest tundra of the Urengoiszkoye and Yaro-Yakhinsky hydrocarbon deposit sites, and in (3) the north boreal forest of the Gubkinsky, Vyngayakhinskoye and Yety-Purovskoye hydrocarbon deposit sites. The geobotanical characteristics of the disturbed habitats and primary communities were described for the key sites located within 63°46'N–68°04'N, 75°29'E–79°00'E. In the investigated territories of the hydrocarbon deposit sites, we registered 84 moss habitats and formed their aggregated groups: drained and boggy tundra; thin forests; dark coniferous, light coniferous and coniferous-parvifoliolate forests; raised, transition and low-land bogs; riverside, water and disturbed habitats (anthropogenic, pyrogenic ones and soil outcropping). Moss species were identified by AP Dyachenko and OG Voronova and brought into conformity with the requirements of the Check-list of Mosses of Eastern Europe and North Asia taking into account later changes in the moss flora of Russia (Moss flora of Russia. Oedipodiales – Grimmiiales, 2017). The herbarium is kept in the Institute of Biology, Tyumen State University (Tyumen, Russian Federation), and partly in Ural State Pedagogical University (Yekaterinburg, Russian Federation).

According to the previous studies, 298 moss species including 6 variants were distinguished for the plain territory of YNAO, among them, there were 275 species in the south tundra, 95 species in the forest tundra, and 152 species in the north boreal forest. At the hydrocarbon deposit sites under study, 101 species were distinguished including 70 species in the south tundra, 51 species in the forest tundra, and 46 species in the boreal forest. The wide-spread species include *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. strictum*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Aulacomnium palustre*, *Calliergon cordifolium*, *Warnstorfia exannulata*, *Pleurozium schreberi*, and *Sanionia uncinata*. Rare occurrence was registered for 34 species. The registered species represent 44 genera, 23 families, and 9 orders. The highest species diversity was distinguished for the families of *Sphagnaceae*, *Polytrichaceae*, *Dicranaceae*, which are 45.7% in the south tundra, 50.9% in the forest tundra, and 43.5% in the boreal forest of the subzone species number. New species were distinguished in each subzone: *Ditrichum pusillum* in the south tundra; *Bryum bimum*, *B. pseudotriquetrum*, *Dicranum groenlandicum*, *Ditrichum pusillum*, *Drepanocladus aduncus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Ochyraea duriuscula*, *Paludella squarrosa*, *Pogonatum urnigerum*, *Psilopilum laevigatum*, *Racomitrium lanuginosum*, and *Scorpidium cossonii* in the forest tundra; *Bryum axel-blytii*, *Campylidium sommerfeltii*, and *Sphagnum cuspidatum* in the boreal forest. The last two species are newly discovered for the entire YNAO territory. These findings increased the species diversity of mosses to 276 species in the south tundra, to 108 species in the forest tundra, and to 155 species in the boreal forest. The habitats of 8 endangered species rarely occurring in YNAO territory were registered: *Dicranum scoparium*, *Ditrichum pusillum*, *Fontinalis antipyretica*, *Ochyraea duriuscula*, *Bryum elegans*, *B. axel-blytii*, *Callicladium haldanianum*, and *Pseudocalliergon lycopodioides*. The analysis of the moss distribution according to habitats demonstrated that the largest number of species (55) grows in riverside communities, where they inhabit various substrates: wind-fallen trees, stubs, willow stocks, pellets, soils, sand, clays, and peats. In bogs, 44 species were registered, including 25 in the raised ones, 32 in the transition ones, and 13 in the low-land ones. 26 species were registered in forests, 10 in thin forests, 12 in drained tundra, 6 in boggy tundra, and 2 in water bodies. Moss species growing in the disturbed habitats are of special interest: *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, and *Polytrichum juniperinum* were ordinally registered, *Pogonatum dentatum*, *Polytrichum strictum*, and *Leptobryum pyriforme* were rather frequently registered. The results obtained can be the basis for a long-term bryoflora monitoring at hydrocarbon deposit sites and can become a component for developing environmental policy.

The paper contains 1 Figure and 38 References.

Key words: natural subzones; bryoflora; hydrocarbon deposit sites; endangered species; Tyumen Region.

References

1. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser EA, Romanova EA, Bogoyavlinskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetative cover of the West Siberian Plain]. Vorob'yev VV, Belov AV, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. 251 p. In Russian
2. Lindberg SO, Arnell HW. Musci Asiae borealis II. Laubmoose. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Stockholm, 1890;23(10):1-163. In Swedish
3. Jensen C. Musci Asiae borealis. III Torfmoose. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Stockholm, 1909;44 (5):1-18.
4. Arnell HW. Die Moose der Vega Expedition. *Ark. Bot.* 1917;15(5):1-111. In Swedish

5. Fedchenko BA. Flora Aziatskoy Rossii T. 1 (4) Mkhi (Andreeales, Bryales) [Flora of Asian Russia. Vol. 1(4) Mosses (Andreeales, Bryales)]. Petrograd: Kollins AE Publ.; 1914. 78 p. In Russian
6. Fedchenko BA. Flora Aziatskoy Rossii T. 2 (13) Mkhi (Bryales) [Flora of Asian Russia. Vol. 2(13) Mosses (Bryales)]. Petrograd: Frolovoy MP Publ.; 1918. 80-182 p. In Russian
7. Czernyadjeva IV. Moss flora of of Yamal Peninsula (West Siberian Arctic). *Arctoa*. 2001;10:121-150.
8. Czernyadjeva IV. Listostebel'nye mkhi [Bryopsida mosses]. In: *Poluostrov Yamal: rastitel'nyy pokrov* [Yamal Peninsula: vegetation cover]. Tyumen: Siti-press Publ.; 2006. 72-104 p. In Russian
9. Czernyadjeva IV, Potemkin AD. Flora mokhoobraznykh zapovednika [The bryoflora of the Reserve]. In: *Rastitel'nost', flora i pochvy Verkhne-Tazovskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Vegetation, flora and soils of the Verkhne-Tazovskii State Reserve]. Neshatayev VYu, editor. Saint Petersburg: Verkhne-Tazovskii State Reserve; 2002. pp. 35-46. In Russian. Herbarium specimens of Russian mosses. *Arctoa*, a Journal of Bryology, Moscow. Available at: <http://arctoa.ru/Flora/base.php> (accessed 21.10.2017).
10. Volkova LA, Rebristaya OV. K brioflore Tazovskogo poluostrova (Zapadnaya Sibir') [Brioflora of the Tazovsky Peninsula (Western Siberia)]. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 1989;26:150-157. In Russian
11. Czernyadjeva IV. Listostebel'nye mkhi nizov'ev reki Chugor'yakha (yugo-zapadnaya chast' Gydanskogo poluostrova, Zapadno-Sibirskaya Arktika) [Mosses of the lower reaches of the Chugor'yakha River (south-western part of the Gydan Peninsula, West Siberian Arctic)]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1994;79(8):57-67. In Russian
12. Pisarenko OYu, Lapshina ED, Bezgodov AG. K brioflore Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga [Brioflora of the Yamalo-Nenets Autonomous District]. *Turczaninowia*. 2017;20(1):35-51. doi: [10.14258/turczaninowia.20.1.3](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.1.3) In Russian
13. Czernyadjeva IV, Ignatova EA. Pohlia tundrae Shaw (Bryaceae, Musci) in Russia. *Arctoa*. 2004;13:29-32.
14. Orekhov PT. Akval'nye prirodnye komplekсы severnoy taygi Zapadnoy Sibiri [The aquatic natural complexes of the northern taiga of Western Siberia]. *Kriosfera Zemli = Cryosphere of the Earth*. 2010;14(2):23-28. In Russian
15. Pisarenko OYu. Mosses of West Siberian forests: Occurrence and distribution. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii = Plant Life of Asian Russia*. 2012;2(10):12-18. In Russian
16. Ivanov OV, Kolesnikova MA, Afonina OM, Akatova TV, Baisheva EZ, Belkina OA, Bezgodov AG, Czernyadjeva IV, Dudov SV, Fedosov VE, Ignatova EA, Ivanova EI, Kozhin MN, Lapshina ED, Notov AA, Pisarenko OYu, Popova NN, Savchenko AN, Teleganova VV, Ukrainskaya GYu, Ignatov MS. The database of the moss flora of Russia. *Arctoa*. 2017;26:1-10.
17. *O sostoyanii i ispol'zovanii mineral'no-syr'evykh resursov Rossiyskoy Federatsii v 2015 godu. Neft' i kondensat* [Current state and use of mineral resources of the Russian Federation in 2015. Oil and condensate]. In: *Gosudarstvennyy doklad* [The State Report]. Moscow: Ministry of natural resources and environment of the Russian Federation; 2016. pp. 11-36. In Russian
18. Barnes DL, Chuvilin EM. Migration of petroleum in permafrost affected regions. *Soil Biology*. 2009;16:263-278.
19. Layke C, Mapendembe A, Brown C, Walpole M, Winn J. Indicators from the global and sub-global Millennium Ecosystem Assessments: An analysis and next steps. *Ecological Indicators*. 2012;17:77-87. doi: [10.1016/j.ecolind.2011.04.025](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.025)
20. Chandra S, Sharma S, Singh K, Sharma A. Application of bioremediation technology in the environment contaminated with petroleum hydrocarbon. *Annals of Microbiology*. 2013;63(2):417-431. doi: [10.1007/s13213-012-0543-3](https://doi.org/10.1007/s13213-012-0543-3)

21. Pinedo J, Ibacez R, Primo O, Gomez P, Irabien A. Preliminary assessment of soil contamination by hydrocarbon storage activities: Main site investigation selection. Part B. Soil pollution and reclamation: Advances in data, experiments and application. *Journal of Geochemical Exploration*. 2014;147:283-290.
22. Tumanyan AF, Tyutyuma NV, Bondarenko AN, Shcherbakova NA. Influence of oil pollution on various types of soil. *Chemistry and Technology of Fuels and Oils*. 2017;53(3)369-376.
23. Hofman J, Maher BA, Muxworthy AR. Biomagnetic monitoring of atmospheric pollution: a review of magnetic signatures from biological sensors. *Environmental Science & Technology*. 2017;51(12):6648-6664. doi: [10.1021/acs.est.7b00832](https://doi.org/10.1021/acs.est.7b00832)
24. Opekunova MG, Opekunov AYu, Kukusckin SYu, Arestova IYu. The assessment of the environment transformation in the areas of hydrocarbon deposits in the North of Western Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2018;1:122-138. doi: [10.15372/SEJ20180111](https://doi.org/10.15372/SEJ20180111) In Russian
25. Zvereva EL, Toivonen E, Kozlov MV. Changes in species richness of vascular plants under the impact of air pollution: A global perspective. *Global Ecology and Biogeography*. 2008;17:305-319. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00366.x>
26. Kozlov MV, Zvereva EL, Zverev VE. Impacts of point pollutants on terrestrial biota. Dordrecht, Heidelberg, London, New-York: Springer Science; 2009. 466 p.
27. Chernen'kova TV. Biodiversity of forest vegetation under industrial pollution. *Ecology*. 2014;(1):3-13. doi: [10.7868/S0367059714010041](https://doi.org/10.7868/S0367059714010041) In Russian
28. Belykh ES, Maystrenko TA, Grushev BI, Vakhrusheva OM, Kaneva AV, Zainullin VG, Trapeznikov AV. Species diversity of plant communities from territories anthropogenically contaminated with natural radionuclides. *Ecology*. 2015;5:425-430. doi: [10.7868/S0367059715050054](https://doi.org/10.7868/S0367059715050054) In Russian
29. Lyazgunova IV. Dynamic trends of heavy metal contents in plants and soil under different industrial air pollution regimes. *Ecology*. 2017;4:250-260. doi: [10.7868/S0367059717040114](https://doi.org/10.7868/S0367059717040114) In Russian
30. Smith RJ, Jovan S, Gray AN. Sensitivity of carbon stores in boreal forest moss mats - effects of vegetation, topography and climate. *Plant and Soil*. 2017;421(1-2):31-42. doi: [10.1007/s11104-017-3411-x](https://doi.org/10.1007/s11104-017-3411-x)
31. Abramova AL, Savich-Lyubitskaya LI, Smirnova ZN. *Opredelitel' listostebel'nykh mkhov Arktiki SSSR* [Handbook for the determination of the mosses of arctic Russia]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1961. 715 p. In Russian
32. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mkhov sredney chasti Evropeyskoy Rossii. T. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae [Moss flora of the middle European Russia. Sphagnaceae-Hedwigiaceae Vol. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae]. Moscow: KMK Sci Press; 2003. pp. 1-608. In Russian
33. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mkhov sredney chasti Evropeyskoy Rossii. T. 2. Sphagnaceae – Hedwigiaceae [Moss flora of the middle European Russia. Vol. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae]. Moscow: KMK Sci Press; 2003. pp. 609-960. In Russian
34. Ignatova EA, Fedosov VE. Species of Dicranum (Dicranaceae, Bryophyta) with fragile leaves in Russia. *Arctoa*. 2008;17:63-83.
35. Tubanova DYa, Tumurova OD, Ignatova EA. On *Dicranum elongatum* and *D. groenlandicum* in Russia. *Arctoa*. 2016;25:285-300.
36. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA. Check-list of Mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130.
37. *Flora mkhov Rossii. Oedipodiales – Grimmiales* [Moss flora of Russia. Oedipodiales – Grimmiales]. Vol. 2. Ignatov MS, editor. Moscow: KMK Sci Press; 2017. 560 p. In Russian

38. *Krasnaya kniga Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga – Yugry: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Data Book of Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug-Ugra: Animals, Plants, Mushrooms]. 2nd ed. Vasin AM and Vasina AL, editors. Yekaterinburg: Basko Publ; 2013. 460 p. In Russian

Received 25 October 2017; Revised 23 February 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Voronova Olga G, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Botany, Biotechnology and Landscape Architecture, Tyumen State University, 6 Volodarskogo Str., Tyumen 625003, Russian Federation.

E-mail: voronovatyumen@gmail.com

Dyachenko Alexander P, Prof., Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Biology, Ecology and Teaching Methodology, Ural State Pedagogical University, 26 Kosmonavtov Pr., Yekaterinburg 620017, Russian Federation.

E-mail: eadyach@yandex.ru

УДК 634.0.416.1.: 582.475.4
doi: 10.17223/19988591/42/7

С.Н. Горошкевич

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

**Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour).
Пространственная организация разнообразия побегов**

Работа выполнена за счет базового бюджетного финансирования (ФАНО) при поддержке РФФИ (проект № 18-04-00833)

*Изучена структура кроны молодых генеративных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в 70–80-летнем кедровнике на юго-востоке Томской области (южная часть южной подзоны тайги). Анализ распределения побегов по размеру показал явное преобладание мелких, некоторый дефицит очень мелких, а также острый дефицит средних и особенно крупных побегов. Ярко выраженный акротетальный градиент вегетативного роста побегов наблюдается в системах ветвления любого ранга. По направлению от вершины к периферии кроны уровень разнообразия и средний размер побегов сокращаются сначала очень резко, затем очень плавно. С увеличением размера побега сдвигаются вперед сроки начала и окончания морфогенеза и роста побегов, увеличиваются их продолжительность и интенсивность, возрастает сложность метамерной организации побега и усиливается его полярная дифференциация (акротония). Корреляционные связи между вегетативными признаками всегда являются либо прямыми, либо обратными: исключены ситуации, когда с увеличением значения одного из признаков значение другого сначала увеличивалось бы, а затем снижалось или наоборот.*

Ключевые слова: *Pinus sibirica*; система побегов; крона; порядок ветвления; апикальное доминирование; градиент роста.

Введение

Многолетнее древесное растение при всей его генетической и физиологической целостности в то же время представляет собой «метапопуляцию» отдельных ветвей, каждая из которых имеет дату рождения и смерти, индивидуальные продолжительность и содержание жизни [1, 2]. В совокупности они являются сложной самоорганизующейся системой, корректное представление об организации которой необходимо для моделирования ее развития с самыми разнообразными целями. Это и общие вопросы самоорганизации иерархических систем [3–5], и анализ развития систем ветвления

в разных экологических условиях [6], и расчет продуктивности на уровне отдельного дерева [7] или древесного полога в целом [8].

В кроне легко распознаются иерархически организованные субъединицы [9, 10]. Элементы высшего порядка – это скелетные ветви, состоящие из модулей – элементарных осевых побегов с листьями, почками, боковыми побегами [11]. Модули, в свою очередь, состоят из более мелких субъединиц – метамеров (лист + пазушная почка + междоузлие) [12, 13]. Модули и метамеры, имеющие более или менее одинаковые функции, повторяются в кроне многие тысячи раз [1]. Они в значительной мере независимы друг от друга, взаимозаменяемы; после гибели или удаления одних другие продолжают функционировать [14].

Дерево ежегодно образует многие тысячи новых модулей, во многом похожих на предыдущие, но и чем-то отличающихся от них. Основатели теории архитектурных моделей кроны [10] акцентировали внимание на качественных признаках (какие типы модулей участвуют в сложении данной кроны). Это актуально для тропических деревьев, у которых качественное разнообразие очень велико. В умеренных широтах, тем более, в бореальной зоне, сколько-нибудь широко распространены лишь 2 архитектурных модели из 23 известных: Troll и Rauch, т.е. как раз те, которые отличаются от остальных относительно большим числом относительно мелких модулей. Поэтому актуально исследование количественного разнообразия внутри этих моделей. Основы этого подхода заложены J.V.Fisher [15]: оказалось, что внутри одной архитектурной модели могут формироваться совершенно разные кроны в зависимости от длины модулей, их повторяемости, взаимоотношений порядков ветвления, выживаемости элементов структуры и т.д. В России это направление представлено, например, работами И.С.Антоновой с соавт. [16–19].

В этих и других работах недостаточное внимание уделялось исследованию диалектической организации разнообразия структурных элементов внутри одного типа модулей и кроны в целом (диапазоны разнообразия и характер распределения факторов и признаков, их пространственные и временные градиенты, переход количественных изменений в новое качество). Именно эти вопросы нам хотелось бы решить на примере кроны кедрового сибирского. В первой статье настоящей серии мы рассмотрели факторы разнообразия побегов в кроне: порядок ветвления и собственный возраст ветви [20]. С увеличением порядка ветвления уровень роста снижается не линейно, а гиперболически: чем старше порядок, тем меньше различия между ним и предшествующим порядком. На протяжении развития крупных ветвей уровень вегетативного роста снижается сильно, у средних – «средне», у мелких – остается практически неизменным, а у очень мелких – несколько повышается. В верхней части кроны терминальные почки относительно слабо доминируют над латеральными, но в ходе развития возникших из них многолетних ветвей апикальное доминирование постоянно возрастает.

В нижней части кроны, напротив, доминирование одних почек над другими выражено очень сильно, но развивающиеся из них ветви достаточно быстро выравниваются по скорости роста. *Два компонента разнообразия побегов* (собственный возраст ветвей и порядок ветвления) и *две группы факторов* (внешние, в основном освещенность; и внутренние, в основном «корнеобеспеченность») согласованно (усиливая действие друг друга) влияют на изменчивость размера побегов. Эта согласованность настолько тесная, что в дальнейшем мы больше не будем возвращаться к анализу природы разнообразия побегов по общему уровню вегетативного роста и не будем специально рассматривать другие свойства побегов в контексте *двух компонентов их разнообразия и двух групп определяющих его факторов*. Весь дальнейший анализ будет построен на связи между общим уровнем вегетативного роста побегов и другими признаками. Иными словами, если мы будем говорить, например, что значение такого-то признака снижается по мере снижения общего уровня вегетативного роста, это будет означать, что оно снижается по направлению от вершины к основанию кроны, от ее периферии к стволу, с увеличением собственного возраста ветвей, порядка ветвления и т.д.

Цель настоящей работы – исследовать структуру кроны кедра сибирского в начале генеративного этапа онтогенеза: разнообразие побегов по размеру, его пространственную организацию, градиенты основных признаков и корреляции между ними.

Материалы и методики исследования

Материал собран в Смокотинском припоселковом кедровнике (56°15' с.ш., 84°25' в.д.). Это юго-восток Томской области, южная часть южной подзоны тайги. Кедровник расположен в районе бывшего с. Смокотино в 28 км к югу от г. Томска на 2-й надпойменной террасе р. Ум. Высота над уровнем моря 125 м. Тип леса разнотравный. Древоростой одновозрастный (70–80 лет), состав 7К2Е1П, класс бонитета III, полнота 0,7, средняя высота деревьев 18 м, диаметр ствола 39 см. Для сбора ветвей использовали 5 деревьев с постоянной пробной площади: средних по высоте и диаметру ствола, а также по числу и соотношению мужских и женских побегов.

В каждой из 40–45 мутовок с живыми ветвями подсчитывали число скелетных осей первого порядка, затем отбирали для анализа 8 из них, средних по размеру (из 5-й, 10-й, 15-й, 20-й, 25-й, 30-й, 35-й и 40-й мутовок, считая от вершины). На скелетных ветвях учитывали все живые ветви всех порядков ветвления. Для каждой из них определяли расстояние от основания скелетной ветви, а также длину трех последних годовичных побегов. Эти данные использовали для «картирования» ростовой зональности кроны, а также для расчета общего числа побегов каждого класса длины.

Чтобы определить основные показатели роста различных по длине побегов, мы разделили весь диапазон их разнообразия на 5 неравных отрезков:

до 5, 6–11, 12–27, 28–62, более 63% от максимального для данного дерева значения длины побега. В каждом отрезке собрали на каждом дереве 5 ветвей. На каждой из этих ветвей для измерений использовали 3 последних годовичных побега. Таким образом, сравниваемые вариационные ряды состояли из 75 значений: 5 деревьев \times 5 ветвей \times 3 побега. Статистическую значимость различий между вариантами сравнения определяли посредством дисперсионного анализа данных (ANOVA): попарные сравнения вариантов проводили с помощью метода линейных контрастов Шеффе.

Результаты исследования

Рассмотрим сначала распределение побегов по размеру, затем локализацию разных побегов в кроне, затем градиенты признаков и, наконец, корреляции между признаками. Среднее число побегов в кроне у использованной группы деревьев – около 30 тысяч. Их распределение по размеру очень далеко от нормального. Оно характеризовалось гистограммой, имеющей сложную форму: примерно 1/6 часть побегов имели длину около 1 см, более половины – 2–3 см, а по мере дальнейшего увеличения длины число побегов постепенно сокращалось таким образом, что в последних классах распределения (17–25 см) содержались единичные побеги, которые даже не могли быть отражены на рисунке в принятом масштабе (рис. 1).

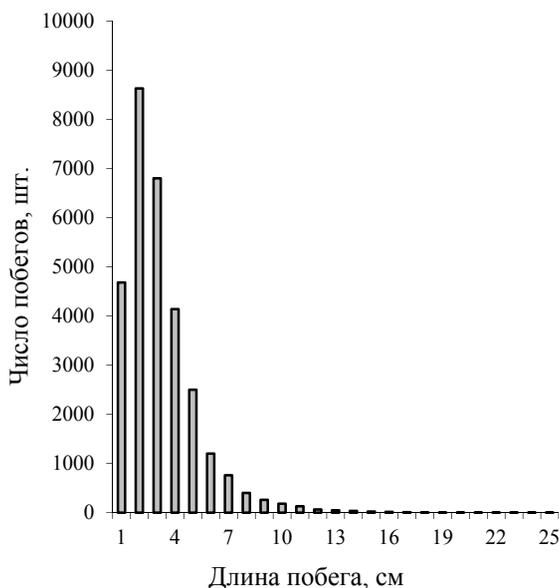


Рис. 1. Распределение побегов по длине
[Fig. 1. Distribution of shoots according to their length.
On the X-axis - Shoot length, cm; on the Y-axis - Number of shoots]

Самые мелкие побеги располагались в глубине кроны (рис. 2). По направлению к периферии кроны, особенно в сторону вершины дерева, средняя длина побегов закономерно возрастала. Изолинии, как правило, располагались параллельно друг другу, демонстрируя четкую картину вегетативной зональности кроны. Ширина зон, ограниченных изолиниями, существенно различалась в разных частях кроны: резко сужалась по направлению от вершины к основанию. Это характеризует изменение величины рассматриваемого градиента вдоль кроны (рис. 3). В верхней части кроны он очень крутой: на протяжении 1,5 м по направлению от вершины средняя длина побега снижалась в 10 раз, с 20 до 2 см. В нижней части кроны этот градиент едва выражен: на протяжении оставшихся 6 м средняя длина побега снижалась всего лишь в 4 раза, с 2 до 0,5 см.

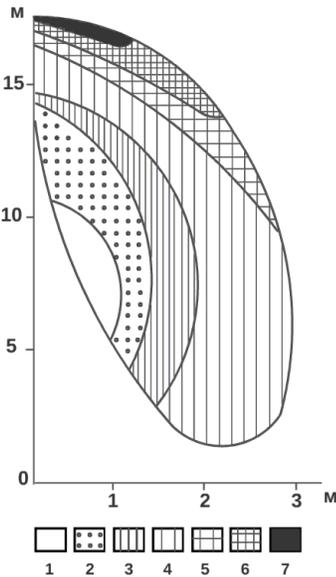


Рис. 2. Размещение в кроне зон с различной средней длиной годовичного побега: 1 – < 0,5 см; 2 – 0,5–0,6 см; 3 – 0,7–1,0 см; 4 – 1,1–2,0 см; 5 – 2,1–4,0 см; 6 – 4,1–10,0 см; 7 – > 10 см
[Fig. 2. Crown zones with various average length of shoots]

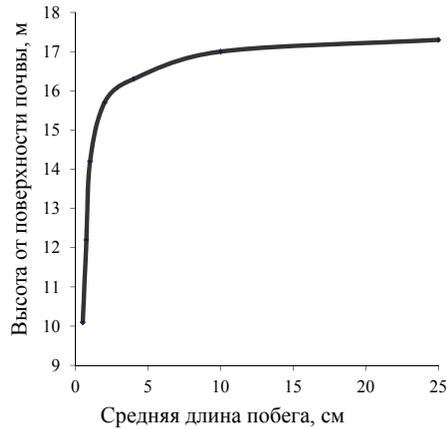


Рис. 3. Изменение средней длины побега вдоль ствола по направлению от вершины к основанию кроны
[Fig. 3. Change in the average shoot length along the trunk from the top to the base of the crown.
On the Y-axis - Height from ground level, m;
on the X-axis - Average shoot length, cm]

Как и следовало ожидать, вместе с длиной побега увеличивались все остальные признаки (табл. 1). Связь между ними очень тесная, линейная. Различия выражались лишь в разном уровне разнообразия внутри ряда: при

увеличении длины побега в 26 раз число метамеров и ширина ксилемного кольца увеличивались примерно на порядок, а число метамеров – всего в 2,8 раза.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Основные показатели органогенеза и роста различных по размеру побегов
[The main indicators of organogenesis and growth of shoots varying in size]

Признаки [Indicators]	Размерные категории побегов [Size categories of shoots]				
	Очень крупные [Very large]	Крупные [Large]	Средние [Medium-sized]	Мелкие [Small]	Очень мелкие [Very small]
Длина побега, см [Shoot length, cm]	26,00a*	14,00b	5,80c	2,50d	1,00e
Число метамеров, шт. [Number of stem units]	90,2a	58,3b	30,1c	19,8d	9,6e
Длина междоузлий, мм [Internode length, mm]	0,28a	0,24ab	0,19b	0,13c	0,10c
Ширина кольца ксилемы, мм [Width of xylem ring, mm]	1,25a	0,70b	0,48c	0,30d	0,12e

Примечание. * Разные буквы показывают наличие статистически значимых различий в строках, $p < 0,05$

[Note. *Different letters show statistically significant differences in lines, $p < 0.05$]

Кроме среднего размера побегов, зоны существенно отличались еще и по изменчивости этого размера (табл. 2). Уровень изменчивости последовательно и очень сильно возрастал по направлению от внутренних частей кроны к ее поверхности. Так, в глубине кроны встречались лишь побеги длиной менее 1 см. Напротив, в зонах с высокой средней длиной побега (верхняя периферическая часть кроны) встречались побеги, в сущности, любого размера.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Изменчивость длины побегов в зонах кроны с различной средней длиной побега
[Variation of shoot length in crown zones with different average shoot length]

Зоны со средней длиной побега, см [Zones with average shoot length, cm]	Доля побегов различных классов длины (см), % от общего числа побегов в зоне [Ratio of shoots of various length classes (cm), % of the total number of shoots in the given zone]							Всего [Total]
	< 0,5	0,5–0,6	0,7–1,0	1,1–2,0	2,0–4,1	4,1–10,0	> 10	
< 0,5	66	31	3	0	0	0	0	100
0,5–0,6	41	47	10	2	0	0	0	100
0,7–1,0	18	25	43	11	3	0	0	100
1,1–2,0	10	13	18	44	13	2	0	100
2,1–4,0	4	7	9	14	50	16	0	100
4,1–10,0	2	4	6	9	15	47	17	100
> 10	0	1	3	5	9	16	66	100

Упрощенно эту закономерность можно представить так: в глубине кроны все побеги одинаково мелкие, в средних слоях есть мелкие и средние по раз-

меру, по периферии встречаются любые (от мелких до крупных). С чем это связано? Очевидно, с тем, что разнообразие побегов «организуется» не только вокруг главной оси дерева (ствола), но и вокруг всех остальных сколько-нибудь значимых осей. В представленной схеме мы исходим из того, что на мелком осевом побеге не может возникнуть средний или крупный боковой побег; на крупном же осевом побеге формируются боковые побеги любого размера. Из очень мелких латеральных побегов развиваются ветви с замедленным ростом. Ежегодно образующиеся на них очень мелкие годовичные побеги продолжения остаются сконцентрированными вокруг крупных осей младших и средних порядков ветвления. Поэтому зона очень мелких побегов оказывается сильно разветвленной и повторяет очертания скелетной части кроны (этот принцип организации разнообразия побегов по размеру представлен на рис. 4).

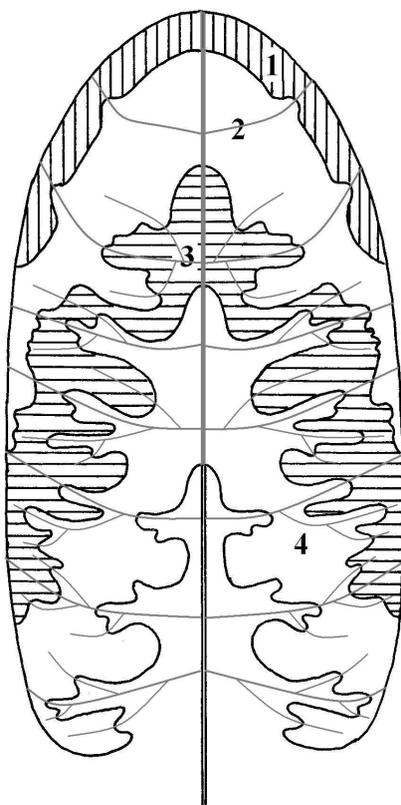


Рис. 4. Упрощенная схема расположения побегов различного размера в кроне дерева: 1 – крупные побеги; 2 – средние по размеру побеги; 3 – мелкие побеги; 4 – очень мелкие побеги

[Fig. 4. A simplified location scheme of shoots of different size in the tree crown: 1 - Large shoots, 2 - Medium-sized shoots, 3 - Small shoots, 4 - Very small shoots]

Крупные латеральные побеги порождают латеральные ветви с высоким уровнем роста. Растут они, естественно, по градиенту освещенности. Поэтому ежегодно образующиеся на них крупные побеги продолжения все время остаются в периферической части кроны, а зона мощных побегов имеет форму купола с простыми, не «ветвистыми» границами. Зоны средних по размеру и мелких побегов располагаются между двумя описанными выше зонами. По конфигурации границ зона средних по размеру побегов ближе к зоне крупных побегов, а зона мелких побегов – к зоне очень мелких побегов.

Обсуждение результатов исследования

Крона дерева состоит из двух функционально взаимосвязанных, но принципиально разных типов структурных элементов. Первый – это образующие скелет кроны старые (многолетние) ветви. Все они связаны между собой в единое «дерево». Их основные функции – флоэмный и ксилемный транспорт веществ, а также механическое поддержание разобщенных между собой элементов второго типа – молодых облиственных побегов с почками. Функции этого типа элементов несравненно более многообразны: новообразование элементов структуры, фотосинтез, транспирация, половая репродукция и др. Учитывая направленность настоящей работы, основным объектом нашего интереса являются элементы второго типа, а некоторая информация об элементах первого типа используется лишь для интерпретации результатов. Более того, обсуждая структуру кроны, мы будем иметь в виду, как правило, лишь совокупность однолетних (текущего года) побегов с почками.

Эти однолетние побеги в кроне любого дерева весьма разнообразны, и разнообразны они, в первую очередь, по размеру. Сразу оговоримся, что, употребляя слово «размер», мы имеем в виду весь набор характеризующих его признаков: высоту и диаметр апикальной меристемы, число образующихся за сезон метамеров (в том числе латеральных побегов), длину междоузлий и годичного побега в целом, диаметр стебля и площадь отдельных тканей на его поперечном срезе, массу листьев или площадь их поверхности и т.д. Давно доказано [21–22] и подтверждено для нашего объекта [20], что все эти признаки прямо и достаточно тесно связаны между собой в метамерной изменчивости, следовательно, могут использоваться как единый комплекс, характеризующий именно размер побега. Это обстоятельство позволяет в некоторых случаях, когда требуется определить размер большого числа побегов, ограничиваться измерением одного из характеризующих его признаков, например, длины оси [23–24]. Очевидно, что размер побега целиком определяется уровнем (продолжительностью и/или интенсивностью) вегетативного роста (чем сильнее и/или продолжительней рост, тем больше размер). Поэтому в дальнейшем понятия «размер» и «уровень роста» будут рассматриваться нами как синонимы и использоваться в зависимости от контекста.

Длина побега определяется числом метамеров и длиной междоузлий. У *Pinus* вообще [25] (Lanner, 1976 и др.) и у кедра сибирского в частности [20] первый элемент разнообразия гораздо важнее второго. Число метамеров, в свою очередь, зависит от продолжительности и интенсивности органогенеза, а длина междоузлий – от продолжительности и интенсивности роста. Начнем с анализа продолжительности этих процессов. Формирование почек и рост побега весьма тесно связаны между собой в сезонной динамике: по ходу одного можно с уверенностью судить о ходе другого [26–28]. Следовательно, есть возможность обсуждать их не раздельно, а вместе, обозначив как единый процесс морфогенеза и роста. В научной литературе много сведений о сезонной динамике этого процесса в зависимости от размера побегов. Разные авторы работали с разными видами, произрастающими в самых разнообразных климатических условиях, анализировали многие признаки: от грубых (длина побега, длина хвои) до тонких (митотическая частота, митотический индекс, размер клеток). Некоторые не нашли различий, например, И.Т. Кищенко [29] по началу роста побега у *Pinus sylvestris* L. в Карелии. Другие, наоборот, обнаружили огромные (более 2 месяцев) различия, например, М.Р. Bollman и G.B. Sweet [30] по окончанию заложения листовых примордиев у *Pinus radiata* Don. в Новой Зеландии. Поэтому обобщить и усреднить имеющуюся информацию сложно, тем более, что большинство исследователей не сравнивали крайние по размеру побеги. Однако если суммировать результаты многих авторов по *Pinaceae* из лесной зоны умеренного пояса [31–35], то окажется, что у мелких побегов морфогенез и рост в среднем начинаются примерно на неделю раньше, а заканчиваются примерно на месяц раньше, чем у крупных. Последние, таким образом, остаются активными гораздо дольше, а пик их активности сдвинут на более поздние сроки. Наши данные по кедру сибирскому показывают, что он весьма типичен в этом отношении [36].

В чем адаптивный смысл описанных различий, и каков физиологический механизм их реализации? Удивительно, но факт: в научной литературе практически отсутствуют даже попытки обсуждения этих вопросов. Относительно опережающего весеннего развития мелких побегов по отношению к крупным имеется лишь точка зрения М. Zumer [37], который полагает: адаптивное значение этого явления состоит в защите главного лидирующего побега от обмерзания в случае поздних заморозков. С этим, пожалуй, можно согласиться. Действительно, у бореальных *Pinaceae* вся сезонная активность в сфере побегообразования явно сдвинута на первую половину вегетационного периода, заканчивается она задолго до осенних морозов, и реальную опасность для растений представляют только поздние весенние заморозки. В этой связи естественный отбор, по-видимому, вывел из под удара в первую очередь мощные привершинные побеги как наиболее важные для успеха в борьбе за существование и к тому же расположенные зачастую вне утепляющего влияния полога на его границе с открытой атмосфе-

рой. Особая важность этих побегов как обеспечивающих захват жизненного пространства, по-видимому, обусловила также сдвиг их максимальной ростовой и морфогенетической активности на наиболее обеспеченный ресурсами среды период – середину лета. Если для ответа на вопрос «почему?» достаточно умозрений, то ответ на вопрос «как?» требует конкретных и при этом глубоких знаний о физиологической дифференциации кроны. Современное состояние исследований в этой области пока не позволяет ответить на него удовлетворительно: недостает фактов – «строительного материала» для теории.

Если по продолжительности морфогенеза и роста мелкие побеги уступают крупным не более чем в 2–3 раза, то по большинству «итоговых» ростовых признаков различия между ними на порядок больше. Очевидно, что последние складываются, в основном, за счет интенсивности морфогенеза и роста. Следовательно, все, что сказано выше о значении и причинах дифференциации побегов по размеру, относится в равной мере к их дифференциации по интенсивности процессов морфогенеза и роста. Нам осталось рассмотреть лишь некоторые частности, вытекающие из этих общих закономерностей. До сих пор морфогенез и рост побегов мы рассматривали вместе. Если разграничить их, то окажется, что вклад первого в разнообразие побегов и их отдельных элементов по размеру многократно больше, чем второго. Это прослеживается на всех уровнях организации, начиная с клеточного: различия в размере органов определяются почти исключительно числом клеток (т.е. интенсивностью цитогенеза), но не размером составляющих его клеток [38–40]. На метамерном уровне это проявляется почти так же четко: длина побега зависит в основном от числа узлов, а не от длины междоузлий. Иными словами, крупные побеги оказываются крупными, главным образом, потому, что имеют широкую апикальную меристему, которая образует за сезон много новых метамеров. Два последних признака, скорее всего, функционально взаимосвязаны. Согласно полевой теории филлотаксиса вновь заложившийся листовая примордий создает вокруг себя некую зону ингибирования, в которой невозможен органогенез; следующий примордий закладывается тогда, когда меристема подрастает настолько, что в ней появляется свободная от ингибирования зона [41, 42]. Понятно, что чем шире апикальная меристема, тем чаще появляются в ней такие свободные зоны, следовательно, продолжительность пластохрона оказывается меньше, а число образующихся за сезон метамеров – больше.

Как же организовано разнообразие побегов по размеру в кроне дерева? Если объединить все побеги в единый вариационный ряд, их распределение по размеру оказывается настолько далеким от нормального, что оценка уровня изменчивости признака коэффициентом вариации, как это делал в свое время С.А. Мамаев [43], становится совершенно бессмысленной. В то же время, и без специальной количественной оценки очевидно, что уровень метамерной изменчивости размера побегов очень высок: самые крупные по-

беги крупнее самых мелких в десятки раз. Форма распределения побегов по размеру основательно изучена В.Ф. Уилсоном [44] на примере видов *Quercus*, *Acer*, *Picea* и *Pinus*. Оказалось, что у этих разных во всех отношениях растений распределение побегов по размеру на удивление единообразно (логарифмически нормальное): характеризуется ярко выраженными положительными асимметрией и эксцессом. Видимо, это отличительная черта дерева как жизненной формы. Вполне естественно, что и у нашего объекта распределение оказалось таким же: очень много мелких, мало средних и совсем мало крупных побегов.

Распределение побегов различного размера в кроне дерева – это, пожалуй, самое заметное внешнее проявление ее полярности. На том этапе онтогенеза, о котором идет речь в настоящей работе, крона имеет иерархический план организации [по 45]: градиент вегетативного роста сугубо акропетальный и выражен он очень ярко. Для осей первого порядка ветвления это показано многими авторами на примере многих видов [46–48]. В нашей работе установлено, что акропетальный градиент вегетативного роста характерен для систем ветвления любого ранга: от простейших, состоящих всего из нескольких осей, до кроны в целом. Это характерное свойство деревьев связано с «устремленностью» их кроны вверх, к выходу в верхний ярус лесного фитоценоза. Акропетальный градиент вегетативного роста у деревьев регулируется двумя группами факторов: внутренними (физиологическими) и внешними (экологическими). Физиологические факторы (ростовые корреляции, главным образом, апикальное доминирование) являются первичными. Поэтому даже в условиях полного солнечного освещения акропетальный градиент вегетативного роста сохраняется. В то же время экологические факторы (освещенность) резко усиливают полярную дифференциацию побегов по размеру. Это, кстати, отлично проявляется и в условиях полного освещения, только «центр тяжести» переносится на другой уровень: с кроны в целом к отдельным скелетным ветвям.

Отмечая акропетальность размерного градиента побегов в кроне, исследователи, как правило, не обращали внимания на его внутреннюю неоднородность. В нашей работе показано, что такая неоднородность имеет место и выражена очень четко: по направлению от вершины кроны к основанию или от ее периферии к стволу размер побегов в поверхностном слое снижается резко, а в остальной части – плавно. Для удовлетворительной интерпретации этого факта достаточно внешних причин: градиента освещенности. Этот градиент выражается точно такой же параболической кривой: большая часть света поглощается самым плотным периферическим слоем кроны, а внутренние, относительно рыхлые слои обеспечены остаточным светом более или менее равномерно [49–51].

Когда мы говорим о концентрических куполообразных слоях кроны, различающихся по размеру побегов и вложенных друг в друга наподобие матрешек, надо иметь в виду, что эти слои можно обнаружить только в том

случае, если использовать средний размер побега. На самом же деле такой купол, симметричный относительно ствола дерева, реально образуют лишь наиболее мощные побеги в периферической части кроны. Чем меньше размер побегов, тем больше они рассредоточены по кроне. Это отлично проявляется, например, при анализе распределения по размеру побегов разных порядков ветвления: чем старше порядок, тем меньше разнообразие [16–20]. Рассредоточенность относительно мелких побегов предполагает не хаотическое расположение побегов, а их организованность вокруг осей старших порядков ветвления. При этом чем меньше размер побегов, тем выше организующее значение осей старших порядков, следовательно, сложней конфигурация занимаемого такими побегами пространства. Световой режим кроны во многом зависит от тех свойств родов и видов, которые определяют их положение на шкале теневыносливости [52]. Даже у теневыносливого кедра сибирского в молодом возрасте организованные вокруг главной оси дерева «слои–купола–матрешки» выражены слабо, следовательно, велика доля внутренних факторов в пространственной организации побегов разного размера. Очевидно, что у светолюбивых видов с рыхлой, проницаемой для света кроной концентрические слои похожих по свойствам побегов должны быть выражены еще хуже, а доля внутренних факторов в дифференциации кроны должна быть еще выше.

Таким образом, и развитие отдельных ветвей, и их коррелятивное взаимодействие между собой обуславливают такое распределение по размеру составляющих крону побегов, при котором наблюдается явное преобладание мелких, некоторый дефицит очень мелких, а также острый дефицит средних и особенно крупных побегов. Для молодых деревьев характерен ярко выраженный акропетальный градиент всех без исключения проявлений вегетативного роста побегов. По направлению от вершины и периферии кроны уровень разнообразия и средний размер побегов сокращаются сначала очень резко, затем очень плавно. Внутренние факторы вегетативной дифференциации кроны, в первую очередь, акропетальный градиент «корнеобеспеченности» побегов, безусловно, являются первичными [53, 54]. Внешние факторы, в первую очередь градиент освещенности, вторичны, но не менее важны. Взаимодействие между внутренними и внешними факторами осуществляется по принципу синергизма: они взаимно усиливают действие друг друга.

Все морфологические и морфофизиологические признаки, характеризующие вегетативные процессы, определяются размером побегов (общим уровнем их роста). С увеличением размера побега сдвигаются вперед сроки начала и особенно окончания морфогенеза и роста побегов, увеличивается их продолжительность и интенсивность, возрастает сложность метамерной организации побега и усиливается его полярная дифференциация (акротония). Корреляционные связи между любыми вегетативными признаками всегда являются либо прямыми, либо обратными: исключены ситуации, ког-

да с увеличением значения одного из признаков значение другого признака сначала увеличивалось бы, а затем снижалось или наоборот, сначала снижалось, а затем – увеличивалось.

Заключение

Анализ распределения побегов по размеру в кроне молодых генеративных деревьев кедра сибирского показал явное преобладание мелких, некоторый дефицит очень мелких, а также острый дефицит средних и особенно крупных побегов. Для систем ветвления любого ранга характерен акропетальный градиент вегетативного роста, т.е. имеется более или менее доминирующий дистальный полюс, где сосредоточены относительно молодые ветви младших порядков ветвления, а по направлению к дистальному полюсу уровень вегетативных процессов в той или иной мере снижается параллельно с увеличением собственного возраста ветвей и доли осей старших порядков ветвления. Кроме этой «генеральной» закономерности, есть еще несколько усложняющие картину закономерности «второго порядка», однако они влияют лишь на величину градиента изменений, не меняя его общего направления.

По направлению от вершины кроны к ее основанию и от периферии к «мертвой» зоне внутри кроны уровень разнообразия и средний размер побегов сокращаются сначала очень резко, затем очень плавно. С увеличением размера побега сдвигаются вперед сроки начала и окончания морфогенеза и роста побегов, увеличивается их продолжительность и интенсивность, возрастает сложность метамерной организации побега и усиливается его полярная дифференциация (акротония). Корреляционные связи между вегетативными признаками всегда являются либо прямыми, либо обратными: исключены ситуации, когда с увеличением значения одного из признаков значение другого сначала увеличивалось бы, а затем снижалось или наоборот.

Литература

1. White J. The plant as a metapopulation // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1979. Vol. 10. PP. 109–145.
2. Harper J. L. Plant demography and ecological theory // *Oikos*. 1980. Vol. 35. PP. 224–253.
3. Oborny B. External and internal control in plant development // *Complexity*. 2004. Vol. 9. PP. 22–28.
4. Sachs T. Self-organization of tree form: a model for complex social systems // *Journal of Theoretical Biology*. 2004. Vol. 230. PP. 197–202.
5. Damascos M.A., Prado C.H., Ronquim C.C. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species // *Annals of Botany*. 2005. Vol. 96. PP. 1075–1084.
6. Pearcy R.W., Muraoka H., Valladares F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and tradeoffs with a 3-D simulation model // *New Phytologist*. 2005. Vol. 166. PP. 791–800.

7. Fourcaud T., Zhang X.-P., Stokes A., Lambers H., Korner C. Plant growth modelling and applications: the increasing importance of plant architecture in growth models // *Annals of Botany*. 2008. Vol. 101 (8). PP. 1053–1063.
8. Kennedy M.C. Functional–structural models optimize the placement of foliage units for multiple whole-canopy functions // *Ecological Research*. 2010. Vol. 25. PP. 723–732.
9. Hallé F., Oldeman R.A.A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris : Masson, 1970. 178 p.
10. Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. *Tropical trees and forest: an architectural analysis*. Berlin, Heidelberg, NY : Springer Verlag, 1978. 442 p.
11. Waller D.M. The dynamics of growth and form // Crawley, M.J., ed. *Plant Ecology*. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: Blackwell Scientific Publications, 1986. PP. 291–320.
12. White J. Plant metamerism // R. Dirzo and J. Sarukh'án, eds. *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sunderland, MA : Sinauer, 1984. PP. 176–185.
13. Room P.M., Maillette L., Hanan J.S. Module and meristem dynamics and virtual plants // *Advances in Ecological Research*. 1994. Vol. 25. PP. 105–157.
14. Novoplansky A., Cohen D., Sachs T. Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots // *Physiologia Plantarum*. 1989. Vol. 77. PP. 136–140.
15. Fisher J. B. Tree architecture: relationships between structure and function / R.A. White, W.C. Dickison, eds. *Contemporary problems in plant anatomy*. New York : Academic Press, 1984. PP. 541–589.
16. Антонова И.С., Тертерян Р.А. Развитие побеговых систем у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // *Ботанический журнал*. 1997. Т. 82, № 9. С. 39–53.
17. Антонова И.С., Тертерян Р.А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // *Ботанический журнал*. 2000. Т. 85, № 1. С. 109–123.
18. Антонова И.С., Белова О.А. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений в связи с условиями среды и фитоценотической позицией // *Вестник Тверского государственного университета. Биология и экология*. 2008. Вып. 9. С. 10–16.
19. Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета*. Сер. 3. 2011. Вып. 4. С. 52–62.
20. Горошкевич С.Н. Структура кроны у молодых генеративных деревьев *Pinus sibirica* (Pinaceae). Факторы разнообразия побегов // *Ботанический журнал*. 2008. Т. 93, № 9. С. 1378–1393.
21. Цельникер Ю. Л. Динамика фотохимической и ферментной систем фотосинтеза в онтогенезе хвои и листа // *Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев*. М. : Наука, 1993. С. 35–55.
22. Longuetaud F., Caraglio Y. Pith: a marker of primary growth of in *Picea abies* (L.) Karst // *Trees – Structure and Function*. 2009. Vol. 23. PP. 325–334.
23. Nicolini E., Chanson B., Bonne F. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.) // *Annals of Botany (London)*. 2001. Vol. 87. PP. 737–750.
24. Guedon Y., Caraglio Y., Heuret P., Lebarbier E., Meredieu U. Analyzing growth components in trees // *Journal of Theoretical Biology*. 2007. Vol. 248. PP. 418–447.
25. Lanner R.M. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential // M. G. R. Cannell and F. T. Last, eds. *Tree physiology and yield improvement*. L. : Academic Press, 1976. PP. 223–243.
26. Owston P.W. Multiple flushing in eastern white pine // *Forest Science*. 1968. Vol. 14. PP. 66–67.

27. Елагин И.Н. Применение методов фенологии при изучении динамики роста и развития растений // Лесоведение. 1970. № 1. С. 91–92.
28. Owens J.N., Molder M. Bud development in Sitka spruce. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots // Canadian Journal of Botany. 1976. Vol. 54 (3–4). PP. 766–779.
29. Кищенко И.Т. Сезонный рост побегов и хвои сосны в разных частях кроны // Лесоведение. 1983. № 3. С. 27–32.
30. Bollman M.P. Sweet G.B. Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand. II. The seasonal shoot growth pattern on seven clones at four sites // New Zealand Journal of Forest Science. 1979. Vol. 9, № 2. PP. 153–165.
31. Kozłowski T.T. Growth characteristics of forest trees // Journal of Forestry. 1963. Vol. 61 (9). PP. 655–662.
32. Franklin J.F., Ritchie G. A. Phenology of cone and shoot development of Noble fir and some associated true firs // Forest Science. 1970. Vol. 16 (3). PP. 356–364.
33. Powell G.R. Initiation and development of subterminal buds in *Abies balsamea* // Canadian Journal of Forest Researches. 1977. Vol. 7 (2). PP. 258–262.
34. Owens J.N., Molder M. Development of long-shoot terminal buds of western white pine (*Pinus monticola*) // Canadian Journal of Botany. 1977. Vol. 55 (10). PP. 1308–1321.
35. Owens J.N., Colangeli A.M. Promotion of flowering in western hemlock by gibberellin A_{4/7} applied at different stages of bud and shoot development // Canadian Journal of Forest Researches. 1989. Vol. 19 (8). PP. 1051–1058.
36. Горошкевич С.Н. Различия в фенологии органогенеза как фактор дифференциации кроны кедр сибирского на генеративные ярусы // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 2. С. 278–282.
37. Zumer M. Knoppsprett hos gran (*Picea abies* (L.) Karst.) // Meldinger fra Norges Landbrukshogskole. 1968. Bd. 47 (10). S. 14–18.
38. Milthorpe F.L., Newton P. Studies on the expansion of the leaf surface. 3. The influence of radiation cell division and leaf expansion // Journal of Experimental Botany. 1960. Vol. 14 (42). PP. 483–495.
39. Sunderland M. Cell division and expansion in the growth of the leaf // Journal of Experimental Botany. 1960. Vol. 11 (31). PP. 148–158.
40. Dale J. E. Cell division in leaves // Yeoman M.M., ed. Cell division in higher plants. L. : Academic Press, 1976. PP. 315–345.
41. Schoute J. C. Beiträge zur Blattstellungslehre // I Die theorie. Recueil des Travaux Botanique Neerlandais. 1913. Bd. 10. SS. 153–339. In German
42. Wardlaw C.W. Experiments on organogenesis in ferns // Growth. 1949. Vol. 9. PP. 93–131.
43. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. : Наука, 1972. 283 с.
44. Wilson B. F. Tree branches as populations of twigs // Canadian Journal of Botany. 1989. Vol. 67 (2). PP. 434–442.
45. Edelin C. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de Plan d'organisation // L'arbre biologie et developpement. Actes du 2 Colloque international fur l'arbre Montpellier 1–15 September 1990. Montpellier, 1991. PP. 127–154. In French
46. Ward W.W. Bud distribution and branching in red oak // Botanical Gazette. 1964. Vol. 125 (3). PP. 217–220.
47. Jensen E.C. The crown structure of a single codominant Douglas-fir. Seattle: University of Washington, WA, 1976. 76 p.
48. Powell G.R. Shoot and bud development in balsam fir: implications for pruning of Christmas trees // Forest Chronicle. 1982. Vol. 58 (4). PP. 168–172.
49. Horn H.S. The adaptive geometry of trees. Princeton (N.J.) : University press, 1971. 144 p.
50. Larcher W., Ökologie der Pflanzen. Stuttgart : Verlag Eugen Ulmer, 1976. 322 p. In German.

51. Cescatti A., Niinemets U. Sunlight capture. Leaf to landscape / Smith W.K., Vogelmann T.C., Critchley C. eds. Photosynthetic Adaptation of Chloroplast to Landscape. Berlin : Springer Verlag, 2004. PP. 42–85
52. Цельникер Ю.Л. Радиационный режим под пологом леса. М. : Наука, 1969. 101 с.
53. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 195 с.
54. Ford E.D., Avery A., Ford R. Simulation of branch growth in the Pinaceae: interactions of morphology, phenology, foliage productivity and the requirement for structural support, on the export of carbon // Journal of Theoretical Biology. 1990. Vol. 146. PP. 15–36.

Поступила в редакцию 28.12.2017 г.; повторно 17.04.2018 г.;
Принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.

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

E-mail: gorosh@imces.ru

For citation: Goroshkevich SN. Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:140-159. doi: 10.17223/19988591/42/7 In Russian, English Summary

Sergey N. Goroshkevich

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

Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity

In the 70-80-year-old Siberian stone pine forest in the southeast of Tomsk Region (56°15'N, 84°25'E), the crown structure of young generative Siberian pine trees (*Pinus sibirica* Du Tour) was studied. Five trees, average in height and DBH, were used to collect branches. The number of the first order branches was counted in each whorl. Then, eight of them, medium in size, were selected for analysis. There were branches from the 5th, 10th, 15th, 20th, 25th, 30th, 35th and 40th whorls, counting from the top. On these branches, all live shoots of all branching orders were counted. For each of them, the distance from the trunk, as well as the length of the last three annual shoots, was measured. The entire range of shoot diversity was divided into 5 unequal segments: up to 5, 6-11, 12-27, 28-62, and more than 63% of the maximum shoot length for a given tree. In each segment on each tree, 5 shoots were collected. On each of them, the number of stem units, the length of the internodes, and the width of the first xylem ring was determined.

It was established that in the crown there is a clear predominance of small, some deficit of very small, and an acute deficit of medium-sized and, especially, large shoots (See Fig. 1). In the direction from the top and from the periphery of the crown, the level of diversity and the average size of shoots decrease, at first, very sharply, then very gradually (See Fig. 2, Fig. 3 and Table 1). Concentric domelike crown layers that differ in shoot size and are put into each other only exist if the average size of a shoot is used. As a matter of fact, only the most vigorous shoots in the peripheral part of a crown really form such a dome, which is symmetrical relative to the trunk of the tree. The smaller the size of the shoots, the more they are dispersed throughout the crown volume

(See Fig. 4). However, they are located not chaotically, but are organized around the axes of lower order of branching. At the same time, the smaller the size of the shoots is, the higher the organizing value of the axes of lower orders and the more complex the configuration of the space occupied by such shoots are. All the morphological and morphophysiological features that characterize vegetative processes are determined by the size of shoots (the overall level of their growth) (See Table 1). With an increase in the shoot size, the beginning and ending of seasonal periods of morphogenesis and shoot growth move forward, their duration and intensity increase, the metameric structure of the shoot becomes more complicated, and its polar differentiation (acrotonia) increases. Correlations between any vegetative features are always either direct or inverse.

The paper contains 4 Figures, 2 Tables and 54 References.

Key words: *Pinus sibirica*; shoot system; crown structure; order of branching; apical dominance; growth gradient.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 18-04-00833a).

References

1. White J. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1979;10:109-145. doi: [10.1146/annurev.es.10.110179.000545](https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.000545)
2. Harper JL. Plant demography and ecological theory. *Oikos*. 1980;35:224-253. doi: [10.2307/3544432](https://doi.org/10.2307/3544432)
3. Oborny B. External and internal control in plant development. *Complexity*. 2004;9:22-28. doi: [10.1002/cplx.20012](https://doi.org/10.1002/cplx.20012)
4. Sachs T. Self-organization of tree form: a model for complex social systems. *Journal of Theoretical Biology*. 2004;230:197-202. doi: [10.1016/j.jtbi.2004.05.006](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.05.006)
5. Damascos MA, Prado CH, Ronquim CC. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in cerrado woody species. *Annals of Botany*. 2005;96:1075-1084. doi: [10.1093/aob/mci258](https://doi.org/10.1093/aob/mci258)
6. Pearcy RW, Muraoka H, Valladares F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and tradeoffs with a 3-D simulation model. *New Phytologist*. 2005;166:791-800. doi: [10.1111/j.1469-8137.2005.01328.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01328.x)
7. Fourcaud T, Zhang XP, Stokes A, Lambers H, Korner C. Plant growth modelling and applications: the increasing importance of plant architecture in growth models. *Annals of Botany*. 2008;101(8):1053-1063. doi: [10.1093/aob/mcn050](https://doi.org/10.1093/aob/mcn050)
8. Kennedy MC. Functional-structural models optimize the placement of foliage units for multiple whole-canopy functions. *Ecological Research*. 2010;25:723-732. doi: [10.1007/s11284-009-0658-6](https://doi.org/10.1007/s11284-009-0658-6)
9. Hallé F, Oldeman RAA. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux [An essay on the architecture and growth dynamics of tropical trees]. Paris: Masson Publ.; 1970. 178 p. In French
10. Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. Tropical trees and forest: an architectural analysis. Berlin, Heidelberg, NY: Springer Verlag; 1978. 442 p. doi: [10.1007/978-3-642-81190-6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-81190-6)
11. Waller DM. The dynamics of growth and form. Crawley MJ, editor. *Plant Ecology*. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: Blackwell Scientific Publications; 1986. pp. 291-320. doi: [10.1017/S0266467400001875](https://doi.org/10.1017/S0266467400001875)
12. White J. Plant metamerism. Dirzo R and Sarukha'n J, editors. Perspectives on Plant Population Ecology. Sunderland, MA: Sinauer Publ.; 1984. pp. 176-185.
13. Room PM, Maillette L, Hanan JS. Module and metamer dynamics and virtual plants. *Advances in Ecological Research*. 1994;25:105-157.

14. Novoplansky A, Cohen D, Sachs T. Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots. *Physiologia Plantarum*. 1989;77:136-140. doi: [10.1111/j.1399-3054.1989.tb05989.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1989.tb05989.x)
15. Fisher JB. Tree architecture: relationships between structure and function. In: *Contemporary problems in plant anatomy*. White RA and Dickison WC, editors. New York: Academic Press; 1984. pp. 541-589.
16. Antonova IS, Terteryan RA. Razvitiye pobegovykh sistem u *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [Development of shoot systems in *Pinus sylvestris* (Pinaceae)]. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 1997;82(9):39-53. In Russian
17. Antonova IS, Terteryan RA. K voprosu o strukturnoy organizatsii krovy *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [On structural organization of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) crown]. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 2000;85(1):109-123. In Russian
18. Antonova IS, Belova OA. Transformatsiia modulei raznykh urovnei krovy nekotorykh drevesnykh rastenii v svyazi s usloviyami sredy i fitotsenoticheskoi pozitsiei [Transformation of modules of different levels of a crown of some woody plants in connection with environmental conditions and phytocenotic position]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya i ekologiya* = *Tver State University Bulletin. Biology and ecology*. 2008;9:10-16. In Russian
19. Antonova IS, Sharovkina MM. Nekotorye osobennosti stroeniia pobegovykh sistem i krovy molodykh generativnykh derev *Tilia platyphyllos* Scop. v umerenno-kontinentalnom klimате v raznykh usloviyakh biotopa [Some structural features of shoot systems and crowns of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. on the continental climate under different biotope conditions]. *Vestnik St. Petersburg University. Ser. 3*. 2011;3(4):52-62. In Russian
20. Goroshkevich SN. Crown structure and shoot diversity in *Pinus sibirica* (Pinaceae) young generative trees. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 2008;93(9):1378-1393. In Russian
21. Tsel'niker YuL. Dinamika fotokhimicheskoy i fermentnoy sistem fotosinteza v ontogeneze khvoi i lista [Dynamics of photochemical and enzymatic systems of photosynthesis in the ontogenesis of needles and leaves]. In: *Rost i gazoobmen SO2 u lesnykh derev'ev* [Growth and gas exchange of CO₂ in forest trees]. Moscow: Nauka Publ.; 1993. pp. 35-55. In Russian
22. Longuetaud F, Caraglio Y. Pith: a marker of primary growth of in *Picea abies* (L.) Karst. *Trees – Structure and Function*. 2009;23:325-334. doi: <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0280-1>
23. Nicolini E, Chanson B, Bonne F. Stem growth and epicormic branch formation in understory beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany*. 2001;87:737-750. doi: [10.1006/anbo.2001.1398](https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1398)
24. Guedon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu U. Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology*. 2007;248:418-447. doi: [10.1016/j.jtbi.2007.05.029](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.05.029)
25. Lanner RM. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential. In: *Tree physiology and yield improvement*. Cannell MGR and Last FT, editors. New York: Academic Press; 1976. pp. 223-243.
26. Owston PW. Multiple flushing in eastern white pine. *Forest Science*. 1968;14:66-67. doi: <https://doi.org/10.1093/forestscience/14.1.66>
27. Elagin IN. Primenenie metodov fenologii pri izuchenii dinamiki rosta i razvitiya rasteniy [Application of phenology methods in studying the dynamics of plant growth and development]. *Lesovedenie* = *Russian Journal of Forest Science*. 1970;1:91-92. In Russian
28. Owens JN, Molder M. Bud development in Sitka spruce. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots. *Canadian Journal of Botany*. 1976;54(3-4):766-779. doi: [10.1139/b76-029](https://doi.org/10.1139/b76-029)

29. Kishchenko IT. Sezonnii rost pobegov i khvoi sosny v raznykh chastiakh krony [Seasonal growth of shoots and needles of pine in different parts of the crown]. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 1983;3:27-32. In Russian
30. Bollman MP, Sweet GB. Bud morphogenesis of *Pinus radiata* in New Zealand. II. The seasonal shoot growth pattern of seven clones at four sites. *New Zealand Journal of Forest Science*. 1979;9(2):153-165.
31. Kozłowski TT. Growth characteristics of forest trees. *Journal of Forestry*. 1963;61(9):655-662. doi: [10.1093/jof/61.9.655](https://doi.org/10.1093/jof/61.9.655)
32. Franklin JF, Ritchie GA. Phenology of cone and shoot development of Noble fir and some associated true firs. *Forest Science*. 1970;16(3):356-364. doi: [10.1093/forestscience/16.3.356](https://doi.org/10.1093/forestscience/16.3.356)
33. Powell GR. Initiation and development of subterminal buds in *Abies balsamea*. *Canadian Journal of Forest Research*. 1977;7(2):258-262. doi: [10.1139/x77-035](https://doi.org/10.1139/x77-035)
34. Owens JN, Molder M. Development of long-shoot terminal buds of western white pine (*Pinus monticola*). *Canadian Journal of Botany*. 1977;55(10):1308-1321. doi: [10.1139/b77-152](https://doi.org/10.1139/b77-152)
35. Owens JN, Colangeli AM. Promotion of flowering in western hemlock by gibberellin A_{4/7} applied at different stages of bud and shoot development. *Canadian Journal of Forest Research*. 1989;19(8):1051-1058. doi: [10.1139/x89-160](https://doi.org/10.1139/x89-160)
36. Goroshkevich SN. Razlichiya v fenologii organogeneza kak faktor differentsiatsii krony kedra sibirskogo na generativnye yarusy [Differences in the phenology of organogenesis as a factor in the differentiation of the Siberian stone pine crown into generative layers]. *Fiziologiya rasteniy = Russian Journal of Plant Physiology*. 1993;40(2):278-282. In Russian
37. Zumer M. Knoppsprett hos gran (*Picea abies* (L.) Karst.). *Meldinger fra Norges Landbrukshogskole*. 1968;47(10):14-18. In Norwegian
38. Milthorpe FL, Newton P. Studies on the expansion of the leaf surface. 3. The influence of radiation cell division and leaf expansion. *Journal of Experimental Botany*. 1960;14(42):483-495. doi: [10.1093/jxb/14.3.483](https://doi.org/10.1093/jxb/14.3.483)
39. Sunderland M. Cell division and expansion in the growth of the leaf. *Journal of Experimental Botany*. 1960;11(31):148-158. doi: [10.1093/jxb/11.1.68](https://doi.org/10.1093/jxb/11.1.68)
40. Dale JE. Cell division in leaves. In: *Cell division in higher plants*. Yeoman MM, editor. London: Academic Press; 1976. pp. 315-345.
41. Schoute JC. Beiträge zur Blattstellungslehre. I Die theorie. *Recueil des Travaux Botanique Neerlandais*. 191;10:153-339. In German
42. Wardlaw CW. Experiments on organogenesis in ferns. *Growth*. 1949;9:93-131.
43. Mamaev SA. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale) [Forms of Intraspecific Variability of Woody Plants (based on Pinaceae family at the Ural)]. Moscow: Nauka Publ.; 1972. 283 p. In Russian
44. Wilson BF. Tree branches as populations of twigs. *Canadian Journal of Botany*. 1989;67(2):434-442. doi: [10.1139/b89-060](https://doi.org/10.1139/b89-060)
45. Edelin C. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de Plan d'organisation. L'arbre biologie et developpement. Actes du 2 Colloque international fur l'arbre Montpellier 1-15 September 1990. Montpellier, 1991;127-154. In French
46. Ward WW. Bud distribution and branching in red oak. *Botanical Gazette*. 1964;125(3):217-220.
47. Jensen EC. The crown structure of a single codominant Douglas-fir. Seattle: University of Washington, WA; 1976. 76 p.
48. Powell GR. Shoot and bud development in balsam fir: implications for pruning of Christmas trees. *Forest Chronicle*. 1982;58(4):168-172. doi: [10.5558/tfc58168-4](https://doi.org/10.5558/tfc58168-4)
49. Horn HS. The adaptive geometry of trees. Princeton (N.J.): University press; 1971. 144 p.

50. Larcher W, Ökologie der Pflanzen. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1976. 322 p. In German
51. Cescatti A, Niinemets U. Sunlight capture. Leaf to landscape. In: *Photosynthetic Adaptation of Chloroplast to Landscape*. Smith WK, Vogelmann TC and Chritchley C, editors. Berlin: Springer Verlag; 2004. pp. 42-85.
52. Tsel'niker YuL. Radiatsionnyy rezhim pod pologom lesa [Radiative regime under forest layers]. Moscow: Nauka Publ.; 1969. 101 p. In Russian
53. Sabinin DA. Fiziologiya razvitiya rasteniy [Physiology of plant development]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1963. 195p. In Russian
54. Ford ED, Avery A, Ford R. Simulation of branch growth in the Pinaceae: interactions of morphology, phenology, foliage productivity and the requirement for structural support, on the export of carbon. *Journal of Theoretical Biology*. 1990;146:15-36.

*Received 28 December 2017; Revised 17 April 2018;
Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018*

Author info:

Goroshkevich Sergey N, Dr.Sci. (Biol.), Professorial Research Fellow, Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskii Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: gorosh@imces.ru

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 615.322+581.192
doi: 10.17223/19988591/42/8

Е.С. Васфилова, Т.А. Воробьева

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Особенности накопления глюкофруктанов у видов рода *Allium* L. (Amaryllidaceae)

Работа выполнена в рамках темы «Теоретические и методические аспекты изучения и оценки адаптации интродуцированных растений природной и культурной флоры», номер государственной регистрации: АААА-А17-117072810010-4/

Изучены особенности накопления фруктосодержащих углеводов (глюкофруктанов) у видов рода *Allium* при интродукции в условиях Среднего Урала. Для большинства видов такие данные получены впервые. Установлено, что содержание высокомолекулярных глюкофруктанов (GF_H) у видов луковичной жизненной формы (*A. aflatinense*, *A. saeruleum*) достоверно выше, чем у группы луковично-корневищных растений с крупными корневищами и слабо развитыми луковичами (*A. ledebourianum*, *A. nitans*, *A. ramosum*). Группа луковично-корневищных растений с крупными луковичами и слабовыраженными корневищами (*A. obliquum*, *A. altaicum*, *A. strictum*) занимала промежуточное положение между двумя предыдущими группами, не отличаясь достоверно ни от одной из них. Отмечены различия в накоплении низкомолекулярных (GF_L) и высокомолекулярных глюкофруктанов в разных органах растений: у *A. altaicum* и *A. obliquum*, из группы луковично-корневищных видов с хорошо развитыми луковичами, содержание GF_L и GF_H в луковичах в 1,5–2 раза выше, чем в корневищах. У *A. nitans* и *A. ramosum*, имеющих мелкие луковичи, различия в содержании GF_L невелики, а концентрация GF_H у *A. ramosum* в корневищах в 1,3 раза выше, чем в луковичах. Накопление глюкофруктанов значительно меняется в течение вегетационного сезона, что связано с различной интенсивностью процессов роста и развития растений. В период отрастания содержание GF_H очень низкое, максимальное их накопление отмечается в период цветения и плодоношения, а к концу вегетационного периода их концентрация заметно снижается. Содержание GF_L у разных видов достигает максимума в разные фазы, что определяется особенностями сезонного развития видов.

Ключевые слова: низкомолекулярные глюкофруктаны; высокомолекулярные глюкофруктаны; инулин.

Введение

Интерес к растительным полисахаридам, особенно фруктосодержащим углеводам (глюкофруктанам), в последнее время заметно возрос, что

связано с появлением новых данных об их защитной роли в организме растения и о широком спектре их фармакологического действия. Установлено, что глюкофруктаны способствуют регуляции и нормализации углеводного и липидного метаболизма, снижению уровня холестерина и триглицеридов в крови (препятствуя развитию атеросклероза), снижению уровня сахара в крови, предотвращению заболеваний щитовидной железы, увеличению сопротивляемости бактериальным и вирусным инфекциям и инвазиям различных паразитов, благотворно влияют на иммунную систему, снижают опасность развития ожирения, остеопороза (повышая абсорбцию кальция и магния и увеличивая минерализацию костной ткани), усиливают функциональную активность печени и т.д. [1–5]. Глюкофруктаны представляют собой соединения с выраженной пребиотической активностью. Они не перевариваются в кишечнике человека, но при этом способствуют созданию оптимальных условий для роста и развития нормальной кишечной микрофлоры, особенно бифидобактерий, а также уменьшают риск развития рака толстого кишечника. Эта группа веществ широко используется в пищевой промышленности при производстве молока и молочных продуктов, масла, сыра, мороженого, хлебных изделий [4, 6–9]. Фруктаны типа левана (levan) обладают выраженным увлажняющим действием на кожу, сопоставимым с действием гиалуроновой кислоты, а также противовоспалительными свойствами, в связи с чем перспективны для использования в косметологии [10].

Около 15% всех цветковых растений обладают способностью синтезировать фруктаны [11, 12]. Эти соединения являются основными запасными углеводами у видов из семейств Asteraceae, Liliaceae и Gramineae [13]. Это легко мобилизуемый источник энергии, который используется в начальный период развития побегов и листьев или для восстановления нормального метаболизма после повреждения надземной части растения. Исследователи отмечают присутствие фруктанов у ряда злаков (пшеницы, овса, ячменя), овощей (лука, цикория, салата), декоративных растений (георгины, тюльпана) и др. [4, 12, 14–16]. О содержании в видах рода *Allium* L. значительного количества полисахаридов, в том числе на основе фруктозы, упоминают S.J. Shepherd, P.R. Gibson [17], A.C. Flores, J.A. Morlett., R. Rodríguez [18]. Для этого рода наиболее характерны фруктаны типа инулина (inulin), неоинулина (inulin neoseris), нео-левана (levan neoseris) [12, 19, 20].

В настоящее время выявлены различные виды фармакологического действия видов *Allium*. Они обладают антибиотическими свойствами, способны понижать уровень сахара и холестерина в крови, ингибируют агрегацию тромбоцитов, могут применяться для лечения атеросклероза и сердечно-сосудистых заболеваний [21]. Исследование возможностей использования различных видов *Allium* в медицине представляет большой интерес. При этом есть основания предполагать, что установленные фармакологические эффекты связаны, в частности, с наличием фруктозосодержащих углеводов – глюкофруктанов.

Цель данной работы – изучение особенностей накопления глюкофруктанов у ряда видов рода *Allium*, интродуцированных в Ботаническом саду УрО РАН (г. Екатеринбург).

Материалы и методики исследования

Растительное сырье. Как отмечено ранее [22], фруктаны накапливаются, главным образом, в подземной части растений, где их концентрация может достигать 50%; в листьях содержание фруктанов составляет обычно 1–2%. По мнению Р.И. Багаутдиновой и соавт. [23], 2–5% низкомолекулярных фруктанов соответствуют уровню свободной фруктозы, которая является необходимым компонентом метаболизма у всех видов растений независимо от их систематического положения. В связи с этим нами изучены, в первую очередь, подземные органы различных видов *Allium*.

По особенностям морфологической структуры подземных органов в роде *Allium* выделяют следующие жизненные формы: луковичные, луковично-корневищные и корневищные [24]. Виды второй жизненной формы ряд авторов подразделяет на группу со слабовыраженным корневищем и развитыми луковицами и группу с хорошо выраженным корневищем и слабо развитыми луковицами [25, 26]. Нами изучались виды луков, относящиеся к следующим группам:

– луковичные – *A. aflatunense* B.Fedtsch. (sect. *Megaloprason*), *A. caeruleum* Pall. (sect. *Coerulea*);

– луковично-корневищные со слабовыраженным корневищем и крупными луковицами (2–4 см и более) – *A. altaicum* Pall. (sect. *Cepa*), *A. obliquum* L. (sect. *Oreoprason*), *A. strictum* Schrad. (sect. *Rhizirideum*);

– луковично-корневищные с хорошо выраженным корневищем и мелкими луковицами (до 1,5–2 см) – *A. ledebourianum* Schult. & Schult. f. (sect. *Schoenoprason*), *A. nutans* L. (sect. *Rhizirideum*), *A. ramosum* L. (sect. *Butomissa*).

Материал для анализа собирали в 2016–2017 гг. в условиях культуры в открытом грунте, в Ботаническом саду Уральского отделения РАН (Екатеринбург) от растений, находившихся в генеративном состоянии. Количество фруктозосодержащих углеводов определяли в сентябре, после плодоношения. Для *A. caeruleum*, *A. ledebourianum*, *A. nutans* в 2017 г. проводили изучение сезонной динамики накопления фруктанов; для этого отбирали пробы в различные фенофазы: весеннее отрастание, бутонизация, цветение, плодоношение, вегетация после плодоношения, конец вегетации.

Пробоподготовка. Для каждого конкретного образца брали усреднённую пробу от 5–10 особей. Свежесобранные и отмытые от земли луковицы и корневища измельчали до частиц размером 7–10 мм и выдерживали в сушильном шкафу при температуре 100°C в течение 30 мин для инактивации ферментов; затем сырье досушивали при температуре 60°C до воздушно-сухого состояния. Непосредственно перед анализом сырье дополнительно

но измельчали и ситовым методом отбирали фракцию с размерами частиц 0,5–1 мм.

Количественный анализ глюкофруктанов. Для количественного определения фруктозосодержащих углеводов за основу взяли методику, разработанную Д.Н. Оленниковым и Л.М. Танхаевой [27, 28]. В основе анализа лежит спектрофотометрический метод, который довольно широко используется рядом исследователей для определения содержания глюкофруктанов, с использованием различных реагентов [13, 20, 29], в том числе резорцина [30].

Следует отметить, что объем понятий «олигофруктаны» (низкомолекулярные фруктаны), «полифруктаны» (высокомолекулярные фруктаны), «инулин» несколько различается у разных авторов. В некоторых работах все фруктаны со степенью полимеризации более 3 обозначают термином «инулин», ряд других исследователей под инулином понимает только полифруктаны. В целом принято считать, что у олигофруктанов степень полимеризации варьирует от 3 до 10, в среднем (DP_{av}) равна 4; у полифруктанов (длинноцепочечный или высокомолекулярный инулин, inulin HP) она колеблется от 10 до 60, DP_{av} равна 25 [4, 20].

В ходе анализа мы выделяли две фракции глюкофруктанов: низкомолекулярную (GF_L) и высокомолекулярную (GF_H). Низкомолекулярную фракцию получали трехкратной экстракцией сухого растительного материала 95%-ным этанолом (30, 15 и 15 мин, на водяной бане LB-217, ЗАО «Лабораторное оборудование и приборы» (Россия), при температуре 80°C, упаривали досуха и растворяли осадок в дистиллированной воде. Поскольку высокомолекулярные фруктаны практически не растворяются в этаноле высокой концентрации [27], можно предполагать, что в состав этой фракции входили фруктоза и низкомолекулярные глюкофруктаны, хорошо растворимые в спирте. Далее из растительного остатка водой экстрагировали высокомолекулярные глюкофруктаны (inulin HP), которые хорошо растворяются в воде (трижды по 60 мин, на кипящей водяной бане). Затем проводили гидролиз до фруктозы концентрированной хлористоводородной кислотой в течение 8 мин при температуре 100°C. Содержание фруктозы определяли спектрофотометрическим методом на спектрофотометре SPECORD 50 «Analytik Jena» (Германия), используя реакцию с резорцином.

Статистическая обработка результатов. Содержание низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов рассчитывали в процентах на воздушно-сухое сырье. Данные по каждому образцу представлены в виде среднеарифметического значения из трех измерений и его стандартной ошибки ($\pm SE$). Для каждого образца сырья вычисляли соотношение процентного содержания высокомолекулярных и низкомолекулярных глюкофруктанов (GF_H/GF_L). Различия в содержании глюкофруктанов (низкомолекулярных и высокомолекулярных) между образцами видов, относящихся к разным жизненным формам, оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа и с помощью непараметрического критерия Краскела – Уоллиса с использова-

нием программы StatSoft STATISTICA for Windows 6.0. Различия между группами (апостериорные сравнения) оценивали по критерию Unequal N HSD (модифицированный критерий Tukey HSD для выборок разного объема).

Результаты исследования и обсуждение

В настоящее время существуют единичные данные о содержании фруктанов у видов *Allium*. По сведениям Т.В. Barkhatova et al. [16], их концентрация относительно невелика – 1–1,75 г/100 г сырой массы. Как отмечают З.А. Бадретдинова и А.В. Канарский [31], содержание фруктанов у некоторых видов *Allium* (*A. porrum* L., *A. schoenoprasum* L. и др.) колеблется от 3,4 до 6,6%; однако в свежесобранных луковицах *A. sativum* L. оно составляет около 22–24%. S.J. Shepherd и P.R. Gibson [17] приводят данные о том, что содержание фруктанов у разных видов *Allium* колеблется от 1,1 до 10,1 г/100 г, в том числе у *A. sativum* – от 9 до 16 г/100 г; концентрация фруктозы и сахарозы в свежесобранном сырье разных видов луков варьирует от 0,7 до 4%.

Наши результаты показали значительное различие между изученными видами *Allium* по содержанию низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов во время вегетации после плодоношения (у *A. aflatunense* и *A. obliquum* после окончания плодоношения наступает период покоя) (табл. 1). Это, вероятно, связано с особенностями морфологии подземных органов. Наиболее высоким оказалось содержание высокомолекулярных глюкофруктанов у *A. aflatunense* и *A. caeruleum*, относящихся к группе луковичных видов: от 22,22 до 41,40% (табл. 1). У этих видов *Allium* данные соединения накапливались в концентрациях, заметно превышающих таковые в корнях *Cichorium intybus* L., которые в европейских странах служат основным источником полифруктанов и содержат до 18–20% инулина [4, 7, 31]. Большая концентрация высокомолекулярных глюкофруктанов обнаружена также в образцах сырья *A. obliquum*, относящегося к группе луковично-корневищных растений с хорошо развитыми луковицами – от 18,12 до 28,41%. У всех этих видов отмечено также высокое соотношение концентраций высокомолекулярных и низкомолекулярных глюкофруктанов (GF_H/GF_L); у последнего вида оно доходит до 271,63 (табл. 1). Очевидно, это наиболее перспективные источники высокомолекулярных глюкофруктанов. Следует отметить, что данные виды устойчивы в культуре, хорошо воспроизводятся, накапливают достаточную подземную биомассу.

Несколько ниже, чем у луковичных, но все же достаточно высоким (16,87–27,71%) оказалось содержание высокомолекулярных глюкофруктанов в образцах двух других видов из группы луковично-корневищных растений с хорошо развитыми луковицами: *A. altaicum* и *A. strictum*, а также *A. ramosum*, относящегося к группе луковично-корневищных растений со слабовыраженными луковицами. При этом у *A. strictum* и *A. ramosum* показатель GF_H/GF_L тоже высокий (3,94–8,15); у *A. altaicum* он немного ниже: 1,26 в луковицах и 1,62 в корневищах (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Содержание низко- (GF_L) и высокомолекулярных (GF_H) глюкофруктанов и отношение GF_H/GF_L у 8 изученных видов рода *Allium*
 [The content of low- (GF_L) and high molecular glucofructans (GF_H) and the ratio of GF_H/GF_L in 8 studied species of the genus *Allium* (mean \pm SE)]

Вид, орган [Species, organ]	Год [Year]	Содержание GF_L , % на воздушно-су- хое сырье [Content of GF_L , % for an air-dry raw material]	Содержание GF_H , % на воздушно-су- хое сырье [Content of GF_H , % for an air-dry raw material]	Отношение GF_H/GF_L [Ratio of GF_H/GF_L]
<i>Allium aflatumense</i> , луковицы [bulbs]	2016	3,04 \pm 0,29	41,40 \pm 0,94	13,62
	2017	0,47 \pm 0,17	33,83 \pm 2,09	71,98
<i>A. altaicum</i> , луковицы [bulbs]	2016	17,19 \pm 0,37	21,60 \pm 0,95	1,26
<i>A. altaicum</i> , кор- невища [rhizomes]	2016	9,45 \pm 0,13	15,32 \pm 0,13	1,62
<i>A. caeruleum</i> , луковицы [bulbs]	2016	8,33 \pm 0,20	35,55 \pm 0,21	4,27
	2017	9,13 \pm 0,04	22,22 \pm 0,50	2,43
<i>A. ledebourianum</i> , вся подземная часть [total un- derground part]	2017	12,95 \pm 0,71	4,83 \pm 0,07	0,37
<i>A. nutans</i> , луковицы [bulbs]	2017	11,61 \pm 0,03	0,29 \pm 0,15	0,02
<i>A. nutans</i> , корне- вища [rhizomes]	2017	9,67 \pm 0,44	0,00	0,00
<i>A. obliquum</i> , луковицы [bulbs]	2016	12,61 \pm 0,25	28,41 \pm 0,51	2,25
<i>A. obliquum</i> , кор- невища [rhizomes]	2016	0,08 \pm 0,06	21,73 \pm 0,10	271,63
<i>A. obliquum</i> , вся подземная часть [total underground part]	2017	12,76 \pm 0,12	18,12 \pm 0,74	1,42
<i>A. ramosum</i> , луковицы [bulbs]	2016	5,29 \pm 0,10	20,82 \pm 0,06	3,94
<i>A. ramosum</i> , кор- невища [rhizomes]	2016	3,40 \pm 0,05	27,71 \pm 0,59	8,15
<i>A. strictum</i> , вся под- земная часть [total underground part]	2016	2,71 \pm 0,08	16,87 \pm 0,52	6,23

Наиболее низкое содержание глюкофруктанов и значение GF_H/GF_L отмечены у видов из группы луковично-корневищных растений со слабовыраженными луковицами – *A. ledebourianum* и особенно *A. nutans*, у которого высокомолекулярные глюкофруктаны почти полностью отсутствуют, отношение GF_H/GF_L близко к нулю. Р.И. Багаутдинова и соавт. [23] приводят для *A. nutans* близкие данные: в первой декаде июня (в период активного роста) фруктосодержащие углеводы этого вида представлены преимущественно низкомолекулярной фракцией: 18,4% в корневищах, 5,3% в корнях; количество полифруктанов составляло соответственно 5,4 и 5,8%.

Различия между видами разных жизненных форм по содержанию высокомолекулярных глюкофруктанов подтверждены нами с помощью однофакторного дисперсионного анализа: $F=7,095$, $p=0,0093$. При этом статистически достоверные различия выявлены между видами луковичной жизненной формы, у которых наиболее высока способность к накоплению данных соединений, и луковично-корневищными видами с мощным корневищем и слабо выраженными луковицами, со сниженной способностью к синтезу высокомолекулярных глюкофруктанов ($p=0,0100$, по критерию Unequal N). Среднее значение содержания высокомолекулярных глюкофруктанов у образцов первой группы составляло $33,25 \pm 4,45\%$, у образцов второй группы – $10,74 \pm 3,98\%$. Достоверность влияния жизненной формы на накопление высокомолекулярных глюкофруктанов подтверждена также с помощью непараметрического критерия Краскела–Уоллиса ($p=0,0214$). Луковично-корневищные виды со слабовыраженным корневищем и хорошо развитыми луковицами занимали промежуточное положение между двумя предыдущими группами, не отличаясь достоверно ни от одной из них; средняя концентрация высокомолекулярных глюкофруктанов у образцов данной жизненной формы составила $20,34 \pm 3,64\%$.

Содержание низкомолекулярных глюкофруктанов наиболее высоко ($9,45$ – $17,19\%$) у *A. obliquum* (только в луковицах), *A. altaicum*, *A. ledebourianum* и *A. nutans* (табл. 1). Накопление этих соединений не связано, по-видимому, с особенностями жизненной формы. Проведенный дисперсионный анализ показал отсутствие различий между видами различных жизненных форм по содержанию низкомолекулярных глюкофруктанов, а также по соотношению GF_H/GF_L .

На накопление глюкофруктанов, помимо морфологической специфики, вероятно, оказывают влияние и особенности экологии изученных видов. Так, *A. ramosum*, относящийся к группе луковично-корневищных видов со слабовыраженными луковицами (для которых характерно пониженное содержание глюкофруктанов), обитает, в основном, в засушливых условиях – в степях, на сухих солонцеватых лугах, по степным каменистым и щебнистым склонам [32]. Рядом исследователей показано, что способность к повышенному накоплению фруктанов является одним из приспособлений к существованию в условиях водного дефицита и положительно коррелирует с устойчивостью растений к засухе [11, 19]. Возможно, поэтому *A. ramosum* накапливал все же довольно большое количество фруктанов, обеспечивающих его адаптацию к условиям естественной среды обитания.

Проведенный нами анализ выявил различия в накоплении глюкофруктанов в разных органах изученных видов. Так, у *A. altaicum* и *A. obliquum*, относящихся к группе луковично-корневищных видов с хорошо развитыми луковицами, содержание высокомолекулярных глюкофруктанов в луковицах оказалось почти в полтора раза выше, чем в корневищах (табл. 1): соответственно $21,60$ и $15,32\%$ у первого вида, $28,41$ и $21,73\%$ – у второго

вида. Содержание низкомолекулярных глюкофруктанов в луковицах *A. altaicum* и *A. obliquum* также выше, чем в корневищах – в два и более раз. Но у *A. ramosum*, имеющего слабо выраженные луковицы, картина обратная: содержание высокомолекулярных глюкофруктанов в луковицах примерно в 1,3 раза меньше, чем в корневищах (соответственно 20,82 и 27,71%); очевидно, у этого вида мелкие луковицы не могут быть источником запасных питательных веществ для растения, и высокомолекулярные глюкофруктаны в данном случае накапливаются в повышенном количестве в корневищах имеющих намного большую относительную биомассу. Различия в содержании низкомолекулярных глюкофруктанов в луковицах и корневищах, как у *A. ramosum*, так и у *A. nutans* незначительны (табл. 1). Следует отметить, что сопоставление содержания глюкофруктанов в различных органах (луковицах и корневищах) проведено для небольшого числа видов; для проверки предположения о различиях концентраций глюкофруктанов в луковицах и корневищах в зависимости от принадлежности вида к определенной жизненной форме необходимы дальнейшие исследования.

Накопление глюкофруктанов значительно менялось в течение вегетационного сезона, что связано с различной интенсивностью процессов роста и развития растений. Нами изучалась сезонная динамика накопления низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов в 2017 г. у трех видов лука различных жизненных форм: *A. caeruleum* (луковичные), *A. nutans* и *A. ledebourianum* (луковично-корневищные).

Наши наблюдения показали, что у *A. caeruleum* и *A. ledebourianum* в период отрастания, а также у *A. ledebourianum* в фазе бутонизации содержание высокомолекулярных глюкофруктанов очень мало (0–0,78%), что может быть связано с активным ростом растений в этот период и усиленным расходом запасных питательных веществ. Максимальное накопление этих соединений отмечалось в период цветения и плодоношения (16,83–24,55%), а к концу вегетационного периода их содержание снижалось до 5,76–12,21% (табл. 2). Аналогичные данные приводят А.С. Flores, J.A. Morlett, R. Rodriguez [18], отмечая, что в подземных органах видов *Allium*, собранных в ранние сроки, содержалось больше полисахаридов, чем в собранных позднее; после хранения их количество также снижалось. Наиболее резко уменьшалось количество высокомолекулярных глюкофруктанов после плодоношения у *A. ledebourianum* (табл. 2), что, вероятно, связано с интенсивным ростом листьев второй (летне-осенней) генерации после окончания плодоношения и деполимеризацией глюкофруктанов. У *A. caeruleum*, в отличие от *A. ledebourianum*, после окончания плодоношения обычно наблюдается короткий период покоя, а затем начинается рост листьев второй генерации, но он менее интенсивный, чем у *A. ledebourianum*, поэтому снижение содержания GF_n происходит постепенно.

Содержание низкомолекулярных глюкофруктанов (так же, как и высокомолекулярных) у обоих изученных видов наиболее низко в период от-

растания. У *A. caeruleum* оно колебалось в довольно небольших пределах, достигая максимума в период бутонизации, что обусловлено, по-видимому, активным фотосинтезом сформировавшихся листьев; к периоду цветения содержание фруктозы снижалось до 6,83% (табл. 2). У *A. ledebourianum* количество низкомолекулярных глюкофруктанов нарастало в течение вегетационного периода, достигая максимума в фенофазе плодоношения, в конце июля (14,16%); к концу вегетации оно снижалось до 7,85% (см. табл. 2). Похожие данные приводят N. Shiomi, S. Onodera, H. Sakai [13] для трех сортов *Allium cepa* L.: содержание фруктозы и низкомолекулярных фруктанов у них увеличивалось от июня к августу, а затем снижалось в сентябре.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Сезонная динамика накопления низко- (GF_L) и высокомолекулярных (GF_H) глюкофруктанов у *Allium caeruleum* и *A. ledebourianum*, % на воздушно-сухое сырье [Seasonal dynamics of accumulation of low- and high molecular glucofructans in *Allium caeruleum* and *A. ledebourianum*, % for an air-dry raw material (mean \pm SE)]

Вид, орган [Species, organ]	Тип фруктанов [Type of fructans]	Фенофазы [Phenophases]					
		Отрастание [Regrowth] 11.IV	Бутонизация [Budding] 30.V	Цветение [Flowering] 05.VII	Плодоношение [Fruiting] 28.VII	Вегетация после плодоношения [Vegetation after fruiting] 26.IX	Конец вегетации [End of the growing season] 24.X
<i>A. caeruleum</i> , луковицы [bulbs]	GF_L	7,15 $\pm 0,44$	15,16 $\pm 0,04$	6,83 $\pm 0,09$	9,33 $\pm 0,39$	9,13 $\pm 0,04$	10,66 $\pm 0,20$
	GF_H	0,00	17,61 $\pm 2,97$	24,55 $\pm 0,27$	28,53 $\pm 0,76$	22,22 $\pm 0,50$	12,21 $\pm 0,45$
<i>A. ledebourianum</i> , вся подземная часть [total underground part]	GF_L	2,41 $\pm 0,12$	5,57 $\pm 0,27$	9,65 $\pm 0,33$	14,16 $\pm 0,17$	12,95 $\pm 0,71$	7,85 $\pm 0,29$
	GF_H	0,78 $\pm 0,09$	0,00	16,83 $\pm 1,73$	16,47 $\pm 1,08$	4,83 $\pm 0,07$	5,76 $\pm 0,41$

У *A. nutans* в период бутонизации (в луковицах также и в период цветения) содержание низкомолекулярных глюкофруктанов минимально: 1,39–4,90% (табл. 3).

Это, вероятно, связано с их интенсивным расходом в период активной жизнедеятельности на фоне отсутствия высокомолекулярных глюкофруктанов. В конце августа, в период плодоношения, количество низкомолекулярных глюкофруктанов достигало максимума и оставалось на этом уровне до окончания вегетационного сезона (7,47–11,61%); это, возможно,

компенсирует отсутствие высокомолекулярных глюкофруктанов как запасных питательных веществ.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Сезонная динамика накопления низкомолекулярных глюкофруктанов (GF_L) у *Allium nutans*, % на воздушно-сухое сырье
[Seasonal dynamics of the accumulation of low molecular glucofructans (GF_L) in *Allium nutans*, % for an air-dry raw material (mean \pm SE)]

Орган [Organ]	Фенофазы [Phenophases]					
	Отрас- тание [Regrowth] 11.IV	Буто- низа- ция [Bud- ding] 30.V	Цветение [Flowering] 28.VII	Плодоно- шение [Fruiting] 29.VII	Веgetация после плодоношения [Vegetation after fruiting] 26.IX	Конец веgetа- ции [End of the growing season] 24.X
Луковицы [Bulbs]	9,23 $\pm 0,19$	4,90 $\pm 0,25$	3,75 $\pm 0,29$	7,47 $\pm 0,25$	11,61 $\pm 0,03$	10,45 $\pm 0,25$
Корне- вища [Rhizomes]	6,27 $\pm 0,07$	1,39 $\pm 0,24$	8,73 $\pm 0,37$	10,39 $\pm 0,41$	9,67 $\pm 0,44$	11,05 $\pm 0,38$

Таким образом, динамика накопления глюкофруктанов в значительной степени зависит от особенностей сезонного развития изученных видов.

З а к л ю ч е н и е

Изучение особенностей накопления глюкофруктанов у восьми видов рода *Allium*, интродуцированных в условия Среднего Урала (Екатеринбург), позволило установить взаимосвязь между содержанием этих соединений и особенностями морфологии подземных органов. Показано, что содержание высокомолекулярных глюкофруктанов (GF_H) у видов луковичной жизненной формы (*A. aflatunense*, *A. caeruleum*) достоверно выше, чем у группы луковично-корневищных растений с крупными корневищами и слабо развитыми луковицами (*A. ledebourianum*, *A. nutans*, *A. ramosum*). Виды из группы луковично-корневищных растений с крупными луковицами (*A. obliquum*, *A. altaicum*, *A. strictum*) занимали промежуточное положение между двумя предыдущими группами не отличаясь достоверно ни от одной из них. Содержание низко- и высокомолекулярных глюкофруктанов в луковицах оказалось в 1,5–2 раза выше, чем в корневищах, у луковично-корневищных видов с хорошо развитыми луковицами (*A. altaicum*, *A. obliquum*); но у *A. ramosum* с мощными корневищами и слабовыраженными луковицами содержание высокомолекулярных глюкофруктанов в корневищах в 1,3 раза выше, чем в луковицах. Содержание высокомолекулярных глюкофруктанов в период весеннего отрастания очень низкое, максимальное накопление этих соединений отмечалось в период цветения и плодоношения, а к концу вегетационного периода оно уменьшалось.

Литература

1. Kaur N., Gupta A.K. Applications of inulin and oligofructose in health and nutrition // Journal of Biosciences 2002. Vol. 27. Iss.7. PP. 703–714. doi: [10.1007/BF02708379](https://doi.org/10.1007/BF02708379)
2. Криштанова Н.А., Сафонова М.Ю., Болотова В.Ц., Павлова Е.Д., Саканян Е.И. Перспективы использования растительных полисахаридов в качестве лечебных и лечебно-профилактических средств // Вестник Воронежского государственного университета. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 2005. № 1. С. 212–221.
3. Abrams S.A., Griffin I.J., Hawthorne K.M., Liang L., Gunn S.K., Darlington G., Ellis K.J. A combination of prebiotic short- and long-chain inulin-type fructans enhances calcium absorption and bone mineralization in young adolescents // The American Journal of Clinical Nutrition. 2005. Vol. 82. № 2. PP. 471–476.
4. Roberfroid M.B. Inulin – type fructans: functional food ingredients // Journal of Nutrition. 2007. Vol. 137, № 11. PP. 2493–2502.
5. Ferreira S.S., Passos C.P., Madureira P., Vilanova M., Coimbra M.A. Structure–function relationships of immunostimulatory polysaccharides: A review // Carbohydrate Polymers. 2015. Vol. 132. PP. 378–396. doi: [10.1016/j.carbpol.2015.05.079](https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2015.05.079)
6. Gibson G.R., Beatty E.R., Wang X., Cummings J.H. Selective stimulation of bifidobacteria in the human colon by oligofructose and inulin // Gastroenterology. 1995. Vol. 108, is. 4. PP. 975–982. doi: [10.1016/0016-5085\(95\)90192-2](https://doi.org/10.1016/0016-5085(95)90192-2)
7. Niness, K.R., Inulin and oligofructose: What are they? // Journal of Nutrition. 1999. Vol. 129, № 7. PP. 1402–1406.
8. Boeckner L.S., Schnepf M.I., Tunland B.C. Inulin: A review of nutritional and health implications // Advances in Food and Nutrition Research. 2001. Vol. 43. PP. 1–63. doi: [10.1016/S1043-4526\(01\)43002-6](https://doi.org/10.1016/S1043-4526(01)43002-6)
9. Caleffi E.R., Krausová G., Hysřlová I., Paredes L.L.R., dos Santos M.M., Sasaki G.L. Goncalves R.A.C., de Oliveira A.J.B. Isolation and prebiotic activity of inulin-type fructan extracted from *Pfaffia glomerata* (Spreng) Pedersen roots // International Journal of Biological Macromolecules. 2015. Vol. 80. PP. 392–399. doi: [10.1016/j.ijbiomac.2015.06.053](https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2015.06.053)
10. Kim K.H., Chung C.B., Kim Y.H., Kim K.S. Cosmeceutical properties of levan produced by *Zymomonas mobilis* // International journal of cosmetic science. 2006. Vol. 28, № 3. PP. 231–232. doi: [10.1111/j.1467-2494.2006.00314_2.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-2494.2006.00314_2.x)
11. Hendry G.A.F. Evolutionary origins and natural functions of fructans - a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal // New Phytologist. 1993. Vol. 123. Iss. 1. PP. 3–14. doi: [10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x)
12. Vijn I, Smeekens S. Fructan: More Than a Reserve Carbohydrate? // Plant Physiology. 1999. Vol. 120. Iss. 2. PP. 351–360. doi: [10.1104/pp.120.2.351](https://doi.org/10.1104/pp.120.2.351)
13. Shiomi N., Onodera S., Sakai H. Fructo-oligosaccharide content and fructosyltransferase activity during growth of onion bulbs // New phytologist. 1997. Vol. 136, Iss. 1. PP. 105–113. doi: [10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x)
14. Бельмер С.В., Гасилина Т.В. Пребиотики, инулин и детское питание // Вопросы современной педиатрии. 2010. Т.9. № 3. С. 121–125.
15. Watzl B, Girrbach S, Roller M. Inulin, oligofructose and immunomodulation // British Journal of Nutrition. 2005. Vol. 93, Iss. 1. PP. 49–55. doi: [10.1079/BJN20041357](https://doi.org/10.1079/BJN20041357)
16. Barkhatova T.V., Nazarenko M.N., Kozhukhova M.A., Khripko I.A. Obtaining and identification of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers // Foods and Raw Materials, 2015. Vol. 3, № 2. PP. 13–22. doi: [10.12737/13115](https://doi.org/10.12737/13115)
17. Shepherd S.J., Gibson P.R. Fructose malabsorption and symptoms of irritable bowel syndrome: Guidelines for effective dietary management // Journal of The American Dietetic Association. 2006. Vol. 106. PP. 1631–1639. doi: [10.1016/j.jada.2006.07.010](https://doi.org/10.1016/j.jada.2006.07.010)

18. Flores A.C., Morlett J.A., Rodríguez R. Inulin potential for enzymatic obtaining of prebiotic oligosaccharides // *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2016. Vol. 56, is. 11. PP. 1893–1902. doi: 10.1080/10408398.2013.807220
19. Livingston III D.P., Hinch D.K., Heyer A.G. Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants // *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2009. Vol. 66, is. 13. PP. 2007–2023. doi: 10.1007/s00018-009-0002-x
20. Salinas C., Handford M., Pauly M., Dupree P., Cardemil L. Structural modifications of fructans in *Aloe barbadensis* Miller (*Aloe vera*) grown under water stress // *PLoS One*. 2016. Vol. 11, is. 7. PP. 1–24. doi: 10.1371/journal.pone.0159819.
21. Carson John F. Chemistry and biological properties of onions and garlic // *Food Reviews International*. 1987. Vol. 3, is. 1–2. PP. 71–103. doi: 10.1080/87559128709540808
22. Оленников Д.Н., Кащенко Н.И. Полисахариды. Современное состояние изученности: экспериментально-наукотметрическое исследование // *Химия растительного сырья*. 2014. № 1. С. 5–26. doi: 10.14258/jcprm.1401005
23. Багаутдинова Р.И., Федосеева Г.П., Оконешникова Т.Ф. Фруктозосодержащие углеводы растений разных семейств – локализация и состав // *Химия и компьютерное моделирование. Бутлеровские сообщения*. 2001. Т. 2, № 5. С. 13–16.
24. Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск : Наука СО РАН, 2004. 280 с.
25. Гринберг Е.Г., Сузан В.Г. Луковые растения в Сибири и на Урале. Новосибирск : Наука СО РАН, 2007. 224 с.
26. Энциклопедия декоративных садовых растений. URL: http://flower.onego.ru/lukov/allium_i.html (дата обращения: 25.12.2017).
27. Оленников Д.Н., Танхаева Л.М. Исследование колориметрической реакции инулина с резорцином в зависимости от условий ее проведения // *Химия растительного сырья*. 2008. № 1. С. 87–93.
28. Оленников Д.Н., Танхаева Л.М. Методика количественного определения суммарного содержания полифруктанов в корнях лопуха (*Arctium* spp.) // *Химия растительного сырья*. 2010. № 1. С. 115–120.
29. Saengkanuk A., Nuchadomrong S., Jogloy S., Patanothai A., Srijaranai S. A simplified spectrophotometric method for the determination of inulin in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers // *European food research & technology*. 2011. Vol. 233, №.4. PP. 609–616.
30. Ivanova L., Filova G., Ivanov I., Denev P., Petkova N. Antioxidants and carbohydrate content in infusions and microwave extracts from eight medicinal plants // *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. 2017. Vol. 7 (10). PP. 55–61. doi:10.7324/JAPS.2017.71008
31. Бадретдинова З.А., Канарский А.В. Фруктаны сельскохозяйственных культур // *Вестник Казанского технологического университета*. 2013. Т. 16. № 19. С. 207–210.
32. Флора Сибири. Агасеae – Орхидасеae / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1987. Т.4. С. 83–84.

Поступила в редакцию 29.01.2018 г.; повторно 12.05.2018 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.

Авторский коллектив:

Васфилова Евгения Самуиловна – канд. биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории интродукции травянистых растений Ботанического сада УрО РАН (620144, г. Екатеринбург, Россия, ул. 8 Марта, 202а).
E-mail: euvas@mail.ru

Воробьева Татьяна Андреевна – ведущий инженер лаборатории интродукции травянистых растений Ботанического сада УрО РАН (620144, г. Екатеринбург, Россия, ул. 8 Марта, 202а).
E-mail: aroma.botsad@mail.ru

For citation: Vasfilova ES, Vorob'eva TA. Peculiarities of accumulation of glucofructans in *Allium* L. (Amaryllidaceae) species. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:160-175. doi: 10.17223/19988591/42/8 In Russian, English Summary

Evgeniya S. Vasfilova, Tat'yana A. Vorob'eva

Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

Peculiarities of accumulation of glucofructans in *Allium* L. (Amaryllidaceae) species

Fructose-containing carbohydrates (glucofructans) are now intensively studied, which is associated with the appearance of new data on their protective role in the plant organism and their pharmacological properties. These compounds are present in a number of ornamental plants, cereals, and vegetables, including onions. Various types of pharmacological action of onions, which can be associated with the presence of fructans, are revealed. The aim of this work was to study the peculiarities of accumulating glucofructans in 8 *Allium* L. species, introduced in the Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg).

We studied species of onions belonging to the following morphological groups: bulbous - *A. aflatumense* B.Fedtsch. and *A. caeruleum* Pall.; bulbous-rhizomatous with a weakly expressed rhizome and large bulbs (2-4 cm and more) - *A. altaicum* Pall., *A. obliquum* L., and *A. strictum* Schrad.; bulbous-rhizomatous with a well-pronounced rhizome and small bulbs (up to 1.5-2 cm) - *A. ledebourianum* Schult. & Schult. f., *A. nutans* L., and *A. ramosum* L. The material for analysis was collected in 2016-2017, in conditions of culture in the open ground, from plants that were in a generative state. For each specific specimen, an average sample of 5-10 individuals was taken. Freshly harvested bulbs and rhizomes were ground to particles of 7-10 millimeters in size and were kept in a drying oven at a temperature of 100°C for 30 minutes, for inactivation of enzymes; then, the raw material was dried at a temperature of 60°C until air-dry state. Immediately prior to the analysis, the raw material was further milled and a fraction was selected with particle sizes of 0.5-1 mm. During the analysis the low-molecular and high-molecular fractions of glucofructans were isolated. The low molecular fraction was obtained by three-fold extraction of the dry plant material with 95% ethanol at 80°C, evaporated to dryness, and the precipitate dissolved in distilled water. From the plant residue, a high molecular fraction was extracted with water (three times for 60 minutes, in a boiling water bath), hydrolysis with concentrated hydrochloric acid was carried out for 8 minutes at a temperature of 100°C. The fructose content was determined spectrophotometrically using a reaction with resorcinol. The concentration of low- and high-molecular glucofructans was calculated as a percentage of air-dry raw materials. For each sample of raw materials, the ratio of concentrations of high molecular and low molecular glucofructans (GF_H/GF_L) was calculated. Differences in the content of glucofructans (low-molecular and high-molecular) between samples of species belonging to different life forms were estimated using the method of one-way analysis of variance and using the nonparametric Kruskal-Wallis criterion.

In the course of work, we revealed the relationship between the content of glucofructans and the features of the morphology of the underground organs. The highest content of high molecular glucofructans was found in *A. aflatumense* and *A. caeruleum*, belonging to the group of bulbous species: from 22.22 to 41.40% (See Table 1). A high

concentration of GF_H was also found in raw material of *A. obliquum* that belongs to the group of onion-rhizome plants with well-developed bulbs. These species have a high ratio of concentrations of high molecular and low molecular glucofructans (GF_H/GF_L). Somewhat lower than on bulbous species, but still high enough (16.87-27.71%) was the content of high molecular glucofructans in the raw materials of two other species from the group of onion-rhizome plants with well-developed bulbs - *A. altaicum* and *A. strictum*, as well as *A. ramosum* that belongs to the group of onion-rhizome plants with weakly expressed bulbs. In *A. strictum* and *A. ramosum*, the GF_H/GF_L ratio is high - 3.94-8.15; in *A. altaicum* it is slightly lower: 1.26 in bulbs and 1.62 in the rhizomes. The lowest content of glucofructans and the value of GF_H/GF_L were in species from the group of onion-rhizome plants with small bulbs - *A. ledebourianum* and especially *A. nutans*, in which high molecular glucofructans are almost completely absent. Univariate analysis of variance revealed statistically significant differences between species of *Allium* of bulbous life form (in which the ability to accumulate high molecular glucofructans is the highest) and species of bulbous-rhizome form with a powerful rhizome and weakly expressed bulbs, with a reduced ability to synthesis of these compounds ($p = 0.01004$, by the criterion of Unequal N HSD). There were no reliable differences between species of different life forms by the content of low molecular weight glucofructans, and also by the ratio GF_H/GF_L . Differences in the accumulation of glucofructans in different organs of the studied species are revealed. In *A. altaicum* and *A. obliquum*, belonging to the group of bulbous-rhizome species with well-developed bulbs, the content of high-molecular glucofructans in bulbs was almost 1.5 times higher than in rhizomes, and the content of low-molecular glucofructans was two or more times higher (See Table 1). But in *A. ramosum*, which has weakly expressed bulbs, the picture is inverse: the content of high-molecular glucofructans in bulbs is about 1.3 times less than in rhizomes; the differences in the content of low molecular glucofructans in bulbs and rhizomes are insignificant. The accumulation of high molecular glucofructans significantly changed during the growing season (See Tables 2 and 3). During the period of spring regrowth, their content is very low; the maximum accumulation was noted during flowering and fruiting, and by the end of the growing season it decreased. The content of oligofructans in different species reached a maximum in various phenophases, which is related to the specific features of seasonal development of the studied species.

The paper contains 3 Tables and 32 References.

Key words: low molecular glucofructans; high molecular glucofructans; inulin.

Funding: This work was carried out within the framework of the theme "Theoretical and methodological development, study and assessment of adaptation of introductory plants of natural and cultural flora" No AAAA-A17-117072810010-4.

References

1. Kaur N, Gupta AK. Applications of inulin and oligofructose in health and nutrition. *Journal of Biosciences*. 2002;27(7):703-714. doi: [10.1007/BF02708379](https://doi.org/10.1007/BF02708379)
2. Krishtanova NA, Safonova MYu, Bolotova VTs, Pavlova ED, Sakanyan EI. The prospects of the use of vegetable polysaccharides as medical and medical and preventive drugs. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo univversiteta. Seriya: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya = Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy*. 2005,1:212-221. In Russian
3. Abrams SA, Griffin IJ, Hawthorne KM, Liang L, Gunn SK, Darlington G, Ellis KJ. A combination of prebiotic short- and long-chain inulin-type fructans enhances calcium absorption and bone mineralization in young adolescents. *The American Journal of Clinical Nutrition*. 2005;82(2):471-476.

4. Roberfroid MB. Inulin – type fructans: functional food ingredients. *Journal of Nutrition*. 2007;137(11):2493-2502.
5. Ferreira SS, Passos CP, Madureira P, Vilanova M, Coimbra MA. Structure–function relationships of immunostimulatory polysaccharides: A review. *Carbohydrate Polymers*. 2015;132:378-396. doi: [10.1016/j.carbpol.2015.05.079](https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2015.05.079)
6. Gibson GR, Beatty ER, Wang X, Cummings JH. Selective stimulation of bifidobacteria in the human colon by oligofructose and inulin. *Gastroenterology*. 1995;108(4):975-982. doi: [10.1016/0016-5085\(95\)90192-2](https://doi.org/10.1016/0016-5085(95)90192-2)
7. Niness KR, Inulin and oligofructose: What are they? *Journal of Nutrition*. 1999;7:1402-1406.
8. Boeckner LS, Schnepf MI, Tunland BC. Inulin: A review of nutritional and health implications. *Advances in Food and Nutrition Research*. 2001;43:1-63. doi: [10.1016/S1043-4526\(01\)43002-6](https://doi.org/10.1016/S1043-4526(01)43002-6)
9. Caleffi ER, Krausová G, Hysřlová I, Paredes LLR, dos Santos MM, Sasaki GL, Goncalves RAC, de Oliveira AJB. Isolation and prebiotic activity of inulin-type fructan extracted from *Pfaffia glomerata* (Spreng) Pedersen roots. *International Journal of Biological Macromolecules*. 2015;80:392-399. doi: [10.1016/j.ijbiomac.2015.06.053](https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2015.06.053)
10. Kim KH, Chung CB, Kim YH, Kim KS. Cosmeceutical properties of levan produced by *Zymomonas mobilis*. *International journal of cosmetic science*. 2006;28(3):231-232. doi: [10.1111/j.1467-2494.2006.00314_2.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-2494.2006.00314_2.x)
11. Hendry GAF. Evolutionary origins and natural functions of fructans - a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. *New Phytologist*. 1993;123(1):3-14. doi: [10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x)
12. Vijn I, Smeekens S. Fructan: More Than a Reserve Carbohydrate? *Plant Physiology*. 1999;120(2):351-360. <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.351>
13. Shiomi N, Onodera S, Sakai H. Fructo-oligosaccharide content and fructosyltransferase activity during growth of onion bulbs. *New phytologist*. 1997;136(1):105-113. doi: [10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00726.x)
14. Bel'mer SV, Gasilina TV. Prebiotics, inulin and baby food. *Voprosy Sovremennoi Pediatrii = Current Pediatrics*. 2010;9(3):121-125. In Russian
15. Watzl B, Gırrbach S, Roller M. Inulin, oligofructose and immunomodulation. *British Journal of Nutrition*. 2005;93(1):49-55. doi: [10.1079/BJN20041357](https://doi.org/10.1079/BJN20041357)
16. Barkhatova TV, Nazarenko MN, Kozhukhova MA, Khripko IA. Obtaining and identification of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers. *Foods and Raw Materials*. 2015;3(2):13-22. doi: [10.12737/13115](https://doi.org/10.12737/13115)
17. Shepherd SJ, Gibson PR. Fructose malabsorption and symptoms of irritable bowel syndrome: Guidelines for effective dietary management. *Journal of the American Dietetic Association*. 2006;106:1631-1639. doi: [10.1016/j.jada.2006.07.010](https://doi.org/10.1016/j.jada.2006.07.010)
18. Flores AC, Morlett JA, Rodríguez R. Inulin potential for enzymatic obtaining of prebiotic oligosaccharides. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2016;56(11):1893-1902. doi: [10.1080/10408398.2013.807220](https://doi.org/10.1080/10408398.2013.807220)
19. Livingston III DP, Hıncha DK, Heyer AG. Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2009;66(13):2007-2023. doi: [10.1007/s00018-009-0002-x](https://doi.org/10.1007/s00018-009-0002-x)
20. Salinas C, Handford M, Pauly M, Dupree P, Cardemil L. Structural modifications of fructans in *Aloe barbadensis* Miller (Aloe vera) grown under water stress. *PLoS One*. 2016;11(7):1-24. doi: [10.1371/journal.pone.0159819](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159819).
21. Carson JF. Chemistry and biological properties of onions and garlic. *Food Reviews International*. 1987;3(1–2):71-103. doi: [10.1080/87559128709540808](https://doi.org/10.1080/87559128709540808)
22. Olennikov DN, Kashchenko NI. Polisakharidy. Sovremennoe sostoyanie izuchennosti: eksperimental'no-naukometricheskoe issledovanie [Polysaccharides. Current state of

- knowledge: an experimental and scientometric investigation]. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja = Chemistry of Plant Raw Material*. 2014;1:5-26. In Russian. doi: [10.14258/jcprm.1401005](https://doi.org/10.14258/jcprm.1401005)
23. Bagautdinova RI, Fedoseeva GP, Okoneshnikova TF. Fruktozosoderzhashchie uglevody rasteniy raznykh semeystv – lokalizatsiya i sostav [Fructose-containing carbohydrates of plants of different families: localization and composition]. *Khimiya i komp'yuternoe modelirovanie. Butlerovskie soobshcheniya = Chemistry and Computational Simulation. Butlerov Communications*. 2001;2(5):13-16. In Russian
 24. Cheremushkina VA. Biologiya lukov Evrazii [Biology of onions of Eurasia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2004. 280 p. In Russian
 25. Grinberg EG, Suzan VG. Lukovye rasteniya v Sibiri i na Urale [Onion plants in Siberia and the Urals]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2007. 224 p. In Russian
 26. Kokoreva VA. Luki dekorativnye [Decorative onions]. Moscow: “Armada-Press”; 2001. 32 p. In Russian
 27. Olennikov DN, Tankhaeva LM. Issledovanie kolorimetricheskoy reaktsii inulina s rezortsinom v zavisimosti ot usloviy ee provedeniya [Investigation of the colorimetric reaction of inulin with resorcinol, depending on the conditions of its carrying out]. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja = Chemistry of Plant Raw Material*. 2008;1:87-94. In Russian
 28. Olennikov DN, Tankhaeva LM. Metodika kolichestvennogo opredeleniya summarnogo sodержaniya polifruktanov v kornyakh lopukha (*Arctium* spp.) [The method of quantitative determination of the total content of polyfructans in burdock roots]. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja = Chemistry of Plant Raw Material*. 2010;1:115-120. In Russian
 29. Saengkanuk A, Nuchadomrong S, Jogloy S, Patanothai A, Srijaranai S. A simplified spectrophotometric method for the determination of inulin in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) tubers. *European Food Research & Technology*. 2011;233(4):609-616.
 30. Ivanova L, Filova G, Ivanov I, Denev P, Petkova N. Antioxidants and carbohydrate content in infusions and microwave extracts from eight medicinal plants. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. 2017;7(10):55-61. doi: [10.7324/JAPS.2017.71008](https://doi.org/10.7324/JAPS.2017.71008)
 31. Badretdinova ZA, Kanarskiy AV. Fruktany sel'skokhozyaystvennykh kul'tur [Fructans of agricultural crops]. *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta*. 2013;16(19):207-210. In Russian
 32. *Flora Sibiri. Araceae - Orchidaceae* [Flora of Siberia. Araceae - Orchidaceae]. Vol. 4. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. pp. 83-84. In Russian

Received 29 January 2018; Revised 12 May 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Authors info:

Vasfilova Evgeniya S, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Senior Researcher, Laboratory of Introduction of Herbaceous Plants, Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: euvas@mail.ru

Vorob'eva Tat'yana A., Leading Engineer, Laboratory of Introduction of Herbaceous Plants, Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation

E-mail: aroma.botsad@mail.ru

УДК 57.045; 574.32; 581.144.1; 581.198
doi: 10.17223/19988591/42/9

Р.Г. Фархутдинов¹, З.Р. Саитова¹, И.А. Шпирная¹,
Д.Ю. Зайцев², Г.В. Шарипова²

¹Башкирский государственный университет, г. Уфа, Россия

²Уфимский институт биологии УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия

Гормональный и антиоксидантный статус популяций *Physcia stellaris* (L.) Nyl., произрастающих в разных природных зонах Республики Башкортостан

Лишайники вида *Physcia stellaris* (L.) Nyl собирали в лесах лесостепной (Альшеевский район), горно-лесной (Ишимбайский район) зонах Республики Башкортостан и в парках г. Стерлитамак. Установлено, что представители популяции *P. stellaris* г. Стерлитамака имели меньшую сухую массу, площадь, среднюю длину, а также число апотеций и допастей, по сравнению с лишайниками, растущими в Ишимбайском и Альшеевском районах. Статистически значимых различий в морфометрических показателях между образцами лишайников, выросших в Ишимбайском и Альшеевском районах не выявлено. Показана более высокая активность каталазы в образцах из г. Стерлитамак, что свидетельствует об участии антиоксидантной системы лишайников в процессах адаптации к условиям антропогенного воздействия. Определены различия гормонального статуса (индолилуксусной кислоты, абсцизовой кислоты, суммы цитокининов и производных зеатина) у лишайников, растущих в разных условиях обитания. Установлено, что в образцах лишайников, произрастающих в городе, наблюдались высокий уровень содержания АБК и относительно низкие концентрации ауксинов и цитокининов в талломах. Сделано предположение о том, что относительно низкая ростовая активность лишайников, произрастающих в городе, может быть связана с реакцией гормональной системы. Обнаружены различия в гормональном статусе лишайников, произрастающих в разных природных зонах. Показано наличие определенной связи между высоким уровнем содержания ауксинов и более крупными размерами клеток фотобионта в Ишимбайском районе. И наоборот, более мелкие клетки фотобионта в Альшеевском районе установлены на фоне высокого уровня содержания цитокининов в талломах лишайников.

Ключевые слова: изменение морфологического состояния; каталаза; ауксины; АБК; цитокинины.

Введение

Лишайники изучаются очень давно и активно в роли индикаторов состояния окружающей среды; известно, что степень угнетения их ростовых показателей является маркером уровня антропогенной нагрузки [1]. Изме-

нение морфологического состояния лишайников (уменьшение размеров, биомассы, площади, количества лопастей и апотеций) является первым визуально различимым признаком, который свидетельствует о воздействии на лишайники загрязняющих веществ [2, 3], однако большая и неконтролируемая изменчивость морфометрических признаков эпифитных лишайников рассматривается в литературе как помеха для установления особенностей онтогенеза особи в определенных экологических условиях [3, 4]. Известно, что у большинства растений процесс регуляции ростовых процессов находится под контролем гормональной системы [5, 6]. Данных о роли фитогормонов в ростовых процессах лишайников в литературе значительно меньше [7], и чаще обсуждается роль гормональной системы в ответной реакции на определенный тип загрязнения [8]. В литературе очень мало обсуждается механизм формирования ростовых реакций лишайников, поэтому нам представлялось интересным изучение возможной роли гормональной системы в формировании морфометрических показателей в зависимости от природно-климатических и экологических особенностей мест произрастания лишайников.

В ходе проведения предварительного описания лишенофлоры г. Стерлитамака и окружающих его лесов в Ишимбайском и Альшеевском районах Республики Башкортостан (РБ) нами установлено, что эпифитный лишайник вида *Physcia stellaris* (L.) Nyl хорошо представлен на всех исследуемых пробных площадках [9]. Цель исследования – установление роли гормональной и антиоксидантной систем в процессах адаптации лишайников вида *P. stellaris* к определенным экологическим факторам среды обитания.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – эпифитный лишайник вида *Physcia stellaris* (L.) Nyl. Место сбора материала – парки г. Стерлитамак и леса Ишимбайского и Альшеевского районов РБ. Стерлитамак, с одной стороны, является городом с высокой антропогенной нагрузкой (Индекс загрязнения атмосферы равен 9,2) [10], а с другой – располагается на границе двух природных зон: горно-лесной (Ишимбайский район) и предуральной лесостепи (Альшеевский район).

Сбор лишайников вида *P. stellaris* проведен в июне–июле 2016–2017 гг., маршрутным методом в трех базовых точках: первая точка – Альшеевский район (53°58'06,5"N, 55°03'7,56"E), вторая точка – Ишимбайский район (53°62'50"N, 56°60'7,9"E), третья точка – г. Стерлитамак Республики Башкортостан (53°62'9,9"N, 55°9'3,01"E). Количество пробных площадок в каждой точке составляло 5. При определении пробной площадки (10 × 10 м) учитывали: схожесть древесных пород, плотность лесопосадки, близость дорог и водоемов приуроченность к рельефу, коэффициент встречаемости *P. stellaris* на исследуемой территории [11].

Лишайники для исследований собирали в генеративном возрасте в сухую погоду на одноствольных деревьях липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.)

с длиной окружности ствола 70–160 см, на высоте 0,9–1,65 м, без механических повреждений коры. Средняя масса собранного материала каждого варианта в сухом состоянии составляла 250 ± 5 г. При сборе талломов с деревьев учитывалось следующее: общее видовое богатство, плотность популяции, положение в синузии каждого таллома, освещенность, сохранность таллома [11]. Определяли в слоевищах *P. stellaris* следующие морфометрические признаки: площадь слоевища, максимальный линейный размер, биомассу, количество лопастей и апотеций, а также окраску апотеций, степень поврежденности, окраску талломов, плотность ризин [11]. Собранный растительный материал сушили при комнатной температуре (22–26°C) до воздушно-сухого состояния (10–12% воды) для прекращения активности физиологических процессов и выравнивания состояния образцов, собранных в разных условиях произрастания.

Для определения степени затенения на всех пробных площадях проводилось сравнительное измерение освещенности люксметром Ю-117 по методике В.А. Алексеева (1975) с некоторыми изменениями: во время малооблачных дней (30.06, 13.07 и 19.07.2017 г) с периодичностью 2 ч под пологом леса на высоте 2 м и на открытом месте с 10.00 до 18.00 [12]. Подобным же образом проводили сравнение влажности воздуха на открытой поляне и в местах произрастания лишайников с помощью контроллера влажности Tense HT310 (Турция) однократно в 14.00 местного времени (UTC+5).

Для определения физиолого-биохимических показателей проводили регидратацию лишайников, в процессе которой восстанавливалась активность гормональной системы и ферментов [13, 14], для этого лишайники помещали в климатическую камеру на 14 ч при температуре $10 \pm 2^\circ\text{C}$ и влажности воздуха 80–90% [15]. Для определения уровня содержания фитогормонов проводили экстракцию, очистку, концентрирование и их последующее определение с помощью твердофазного иммуоферментного анализа [5]. Для определения активности фермента каталазы проводили регидратацию 0,2 г сухого образца, далее образец гомогенизировали, дважды центрифугировали при 10000 об/мин при 4°C. Каталазную активность определяли по остаточному количеству перекиси водорода, образующей комплекс с молибдатом аммония [16, 17].

Для определения размеров клеток гифов грибов и клеток водорослей готовили временные препараты: 0,5 г предварительно увлажненного образца лишайника нарезали и растирали в 5 мл воды, полученный гомогенат просматривали с применением светового микроскопа Axio Imager (Carl Zeiss, Jena, Germany) при различном увеличении объектива, фотографировали при помощи цифровой камеры AxioCam MRc 5 (Carl Zeiss, Jena, Germany). В каждом временном препарате измеряли не менее 50 клеток водорослей и грибов, объем клеток водорослей вычисляли по формуле шара $V=1/6\pi d^3$, где d – диаметр клетки. Объем клеток гифов грибов вычисляли по формуле эллипсоида: $V=4/3\pi abc=4/3\pi ab^2$, где a – половина длины; b – половина шири-

ны клетки (значения радиуса b и c условно равны) [18]. Для цитологических исследований проводили выборку образцов из виргинильного и генеративного онтогенетического спектра популяции. Особи более раннего и позднего возраста не рассматривались.

Рентгенофлуоресцентный анализ высушенных образцов лишайников на содержание в них SO_3 проводили на энергодисперсионном рентгенофлуоресцентном спектрометре типа EDX (Schimadzu, Japan).

Все эксперименты проведены не менее чем в трех биологических повторностях, физиолого-биохимические анализы – в пяти повторностях на каждый вариант. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Microsoft Office Excel 2010. Данные на рисунках приведены в виде средних арифметических с ошибками.

Результаты исследования и обсуждение

Известно, что скорость роста лишайников зависит от большого числа природных факторов (температура, влажность, освещенность и т.д.) [19]. Как видно из табл. 1, показатели освещенности в местах отбора проб различались. Наиболее затемненными явились места произрастания лишайников в лесах Ишимбайского района, а самыми освещенными – деревья в парках г. Стерлитамак (табл. 1). Определение степени освещенности лишайников из лесостепной зоны показало, что этот показатель ближе к значениям, полученным в городских парках. Относительная влажность воздуха также различалась, наиболее насыщенным парами воды оказался воздух в лесу Ишимбайского района, а наиболее «сухим» – в парках г. Стерлитамак (см. табл. 1). Статистически значимых различий по температуре воздуха в точках отбора проб нами не установлено.

Морфометрические показатели лишайников трех популяций *P. stellaris* также отличались. Как видно из табл. 1, лишайники г. Стерлитамака имели меньшую сухую массу, площадь, среднюю длину, а также меньшее число апотеций и лопастей по сравнению с лишайниками, растущими в Ишимбайском и Альшеевском районах. Установлено, что их биомасса меньше в 4 и 5 раз соответственно. У лишайников «стерлитамакской» популяции меньшее число апотеций более чем в 2 раза. Статистически значимых различий между определяемыми нами морфометрическими показателями лишайников, выросших в Ишимбайском и Альшеевском районах не установлено.

Известно, что накопление серы в талломах, оказывает негативное влияние на рост и развитие лишайников [8]. Определение содержания серы в талломах лишайников связано с тем, что ряд предприятий г. Стерлитамак выбрасывает различные соединения серы в пылевидной и аэрозольной форме [20]. Как видно из табл. 1, в образцах, собранных в городе, наблюдается максимальное накопление оксида серы (VI). В более удаленных от источника загрязнения (по прямой) точках сбора – на 60 ± 3 км в Альшеевском и на

45±3 км в Ишимбайском районах – установлено меньшее накопление соединений серы в лишайниках (табл. 1).

Таким образом, рост лишайников «городской» популяции проходил в условиях негативного действия соединений серы, меньшей увлажненности воздуха и при большей освещенности. Наиболее благоприятные условия для роста лишайников имелись в условиях горно-лесной зоны.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Морфометрические показатели ценопопуляций *Physcia stellaris* (L.) Nyl., произрастающих в разных природных зонах, и некоторые экологические факторы среды
[Morphometric parameters of *Physcia stellaris* (L.) Nyl. coenopopulations located in different natural areas (mean±SE)]

Показатели [Parameters]	Место сбора [Location]		
	г. Стерлитамак [City of Sterlitamak] 53°62'9,9"N, 55°9'3,01"E	Альшеевский район [Alsheyevsky district] 53°58'06,5"N, 55°03'7,56"E	Ишимбайский район [Ishimbaysky district] 53°62'50"N, 56°60'7,9"E
Биомасса, г [Biomass, g]	0,03 ±0,01	0,15±0,06	0,12±0,05
Длина, мм [Length, mm]	13,8 ±2,7	15,8±2,5	16,4±3,4
Площадь, мм ² [Area, mm ²]	118,7±18,4	168,1 ±16,5	161,2±18,3
Число апотеций, шт. [Fruiting bodies, pcs]	39,7±6,5	87,1 ±8,9	84,3±11,4
Число лопастей, шт. [Number of lobes, pcs]	20,0 ±2,6	31,0±1,9	33,1±2,1
Содержание воды в свежесобранных лишайниках [Water content in the raw lichens], %	11,1±1,2	20,3±2,46	46,4±6,02
Снижение освещенности [Decrease in illumination]*, %	58±1,3	62,0±2,2	78,0±1,9
Повышение относительной влажности воздуха [Increase in relative air humidity]**, %	2±1,0	6,0±1,0	8,0±2,0
Содержание SO ₃ , % массы [Content of SO ₃ , % of mass]	1,8±0,05	1,31±0,04	1,29±0,04

Примечание. Статистически значимые различия между образцами г. Стерлитамак и районов выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$). * Разница между освещенностью под пологом леса и открытого места. ** Разница между относительной влажностью воздуха под пологом леса и открытого места.

[Note. Statistically significant differences between the samples in Sterlitamak and districts are shown in bold ($p < 0.05$). *indicates the difference between illumination under the forest canopy and open space. **indicates the difference between the relative air humidity under the canopy of the forest and the open space].

В приготовленных влажных временных препаратах определяли размеры клеток грибов и водорослей, входящих в состав симбиотического организма лишайника *P. stellaris*. Как видно из табл. 2, у лишайников, выросших в

разных природных условиях, размеры и объемы клеток различные. Средние значения размеров клеток гифов грибов лишайников *P. stellaris*, собранных в парках г. Стерлитамака, меньше на 45 и 141%, чем в Альшеевском и Ишимбайском районах соответственно (табл. 2). Гораздо большее сравнительное угнетение ростовых процессов наблюдалось у клеток фитобионтов. Так, размеры клеток водорослей лишайников *P. stellaris* г. Стерлитамак в 3,7 и 5,2 раза меньше, чем в Альшеевском и Ишимбайском районах соответственно. Если разница между «городскими» лишайниками и их относительно благополучными в экологическом плане «сельскими» сородичами может быть связана с активными антропогенными факторами [20], то с чем может быть связано различие в образцах, собранных в Альшеевском и Ишимбайском районах? Вероятно, здесь большую роль играли, как известно из литературы, абиотические факторы, в частности, влажность и освещенность мест произрастания (табл. 1).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Объемы клеток гифов грибов и клеток водорослей лишайников
Physcia stellaris (L.) Nyl, мкм³**

[Volumes of hyphae cells of fungi and algal cells of *Physcia stellaris* (L.) Nyl lichens, μm^3 (mean \pm SE)]

№	Место сбора [Location]	Клетки грибов [Cells of fungi]	Клетки водорослей [Cells of algae]
1	г. Стерлитамак [City of Sterlitamak]	28,7 \pm 2,2	469 \pm 55
2	Альшеевский район [Alsheyevsky district]	41,6\pm5,1	1767\pm207
3	Ишимбайский район [Ishimbaysky district]	69,4 \pm7,2	2438\pm378

Примечание. Статистически значимые различия между образцами г. Стерлитамак и районов выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$).

[Note: Statistically significant differences between the samples in Sterlitamak and districts are shown in bold ($p < 0.05$)].

Важным показателем для оценки уровня влияния внешних факторов среды на растение является активность ферментов антиоксидантной системы [21]. Основным звеном антиоксидантной защиты растений являются ферменты (например, каталаза), ликвидирующие перекись водорода, проводящие детоксикацию ксенобиотиков [22], тяжелых металлов [23, 24] и обеспечивающих адаптивную гибкость организма [25].

Определение уровня активности фермента каталазы показало, что «районные» образцы имели близкую активность, а у «городских» образцов активность фермента в 1,5 раза выше. Как видно из табл. 1, в образцах из г. Стерлитамак происходило накопление оксида серы (VI), это может приводить, по данным литературы, к перепроизводству активных форм кислорода и вызывать повреждение белков, липидов, углеводов, ДНК и самих клеток симбионта [26]. Соответственно, повышение активности фермента каталазы может свидетельствовать, по данным литературы, об активном участии ан-

тиоксидантной системы лишайников *P. stellaris* г. Стерлитамака в процессах адаптации к одному из агрессивных факторов среды [26].

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Активность фермента каталазы в лишайниках *Physcia stellaris* (L.) Nyl, мкат/л
[Catalase enzyme activity in *Physcia stellaris* (L.) Nyl lichens, mcat/l (mean±SE)]

№	Место сбора [Location]	Активность [Activity]
1	г. Стерлитамак [City of Sterlitamak]	0,73±0,01
2	Альшеевский район [Alsheyevsky district]	0,47±0,04
3	Ишимбайский район [Ishimbaysky district]	0,42±0,03

Примечание. Статистически значимые различия между образцами г. Стерлитамак и районов выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$).

[Note: Statistically significant differences between the samples in Sterlitamak and districts are shown in bold ($p < 0.05$)].

Данные о роли фитогормонов в ростовых процессах лишайников немногочисленны [27, 28]. Это связано с тем, что гормональную регуляцию связывают, как правило, с достаточно быстрыми физиологическими процессами (от секунд до дней), в то время как ростовые процессы у лишайников порой длятся десятилетиями. Однако представляется возможным говорить о гормональном фоне или статусе, который формируется при эпизодическом «пробуждении» лишайников и является необходимым для запуска и регуляции в них физиолого-биохимических процессов и, в конечном итоге, ростовых процессов.

Как видно из табл. 4, определение уровня содержания ауксинов показало относительно низкий уровень их содержания в «городских» образцах по сравнению с данными определения ауксинов в образцах, собранных в Альшеевском и Ишимбайском районах. В образцах из Ишимбайского района уровень содержания ИУК выше, чем в лишайниках из Альшеевского района (табл. 4). Учитывая данные литературы о том, что ауксины стимулируют рост клеток растяжением у растений [5], находящихся под воздействием факторов среды [7], можно предположить, что формирование более крупных клеток лишайников, выросших в горно-лесной зоне, проходило на фоне относительно высокого уровня ауксинов (см. табл. 2).

Уровень содержания абсцизовой кислоты (АБК) в талломах лишайников различался (табл. 4). В образцах из г. Стерлитамак мы видим более высокий уровень содержания АБК, чем в образцах, собранных в Ишимбайском и Альшеевском районах ($p < 0,05$). Очевидно, что рост и развитие лишайников в «городской» среде проходил на фоне снижения активности многих физиолого-биохимических процессов, и это связано в том числе с накоплением «стрессового» гормона [7]. В образцах из Альшеевского района уровень содержания АБК в талломах лишайников статистически значимо выше ($p < 0,05$), чем в Ишимбайском районе (табл. 4). Известно, что при снижении степени обводненности растительной ткани происходит увеличение уровня

содержания АБК [5] (см. табл. 1), обводненность лишайников в образцах из Альшеевского района в 2 раза ниже, чем в образцах из Ишимбайского района. Хотя это не сказалось на внешних параметрах лишайников (табл. 1), но могло привести к формированию меньших по размеру клеток у лишайников из лесостепной зоны (см. табл. 2).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Содержание ИУК, АБК, суммы цитокининов и производных зеатина (ZN, ZR, Z) в лишайниках *Physcia stellaris* (L.) Nyl, собранных в г. Стерлитамаке, в Альшеевском и Ишимбайском районах, нг/г сухой массы
[The content of IAA, ABA, the sums of cytokinins and zeatin derivatives (ZN, ZR, Z) in *Physcia stellaris* (L.) Nyl lichens collected in Sterlitamak and in Alshevsky and Ishimbaysky districts, ng/g of dry mass]

№	Место сбора [Location]	ИУК [IAA]	АБК [ABA]	Цитокинины [Cytokinins]			
				Сумма [Total]	ZN	ZR	Z
1	г. Стерлитамак [City of Sterlitamak]	12±0,9	146±10,0	47±5,0	10±0,8	12±0,7	16±0,7
2	Альшеевский район [Alshevsky district]	37±4,0	102±9,0	96±10,0	16±1,1	26±2,0	34±2,7
3	Ишимбайский район [Ishimbaysky district]	43±3,6	78±6,0	71±9,0	18±2,0	38±2,3	8±0,5

Примечание. Статистически значимые различия между образцами г. Стерлитамак и районов выделены жирным шрифтом ($p < 0,05$). ИУК – индолил-3-уксусная кислота, АБК – абсцизовая кислота, ZN – зеатиннуклеотид, ZR – зеатинрибозид, Z – зеатин.

[Note. Statistically significant differences between the samples in Sterlitamak and districts are shown in bold ($p < 0.05$). IAA - Indole-3-acetic acid, ABA - Abscisic acid, ZN - Zeatin nucleotide, ZR - Zeatin riboside, Z - Zeatin].

Определение суммарного содержания цитокининов показало наличие относительно высокого уровня их содержания в образцах из Альшеевского района, промежуточное значение по уровню содержания имели образцы из Ишимбайского района, и, наконец, минимальное значение содержания цитокининов установлено в образцах из г. Стерлитамака (см. табл. 4). Известно, что цитокинины оказывают стимулирующее действие на деление клеток, и при многих неблагоприятных факторах их содержание снижается [5].

Учитывая, что значение суммарного содержания цитокининов складывается из суммы количеств свободного зеатина и связанных его форм [5] и их взаимопревращения оказывают влияние на характер и скорость физиологических процессов [6, 29, 30], мы проанализировали доступный нам спектр производных зеатина. Как видно из табл. 4, в образцах из Альшеевского района мы наблюдали сравнительно высокий уровень содержания свободного зеатина, меньшее значение – у «городских» лишайников и минимальное у сравниваемых образцов из Ишимбайского района. Наличие сравнительно высокого уровня содержания свободной формы зеатина может свидетельствовать о возможной более быстрой активации цитокининами процессов

деления клеток [29, 30] грибов и водорослей, входящих в состав лишайников из Альшеевского района. Таким образом, возможно, что формирование примерно одинаковых внешних размеров «районных» лишайников (см. табл. 1), при разных объёмах клеток (см. табл. 2), могло быть реализовано за счет укрупнения размеров клеток лишайников из горно-лесной зоны под действием ауксинов и стимуляции деления клеток лишайников лесостепной зоны под действием зеатина (см. табл. 4).

Сравнивая данные по содержанию зеатина в образцах из г. Стерлитамак и Ишимбайского района, мы видим, что в образцах из горно-лесной зоны уровень содержания фитогормона ниже, чем в городе. Вероятно, это связано с относительно высоким уровнем содержания ИУК в данных образцах: известно, что ИУК часто выступает антагонистом цитокининов в регуляции ростовых процессов [29, 30].

Содержание зеатин нуклеотида в образцах лишайников, также различалось, однако было не столь ярко выраженным (табл. 4). Уровень содержания зеатин нуклеотида выше в «районных» образцах по сравнению со значениями, полученными у «городских» лишайников. Статистически значимых различий между районными образцами нами не выявлено. Учитывая полифункциональность цитокининов и их плеiotропность действия [29], можно предположить, что большее содержание связанных форм зеатина может рассматриваться в качестве запасного «пула» фитогормона, который может реализоваться по мере его необходимости для стимуляции ростовых и физиологических процессов [31].

Определение зеатин рибозида выявило относительно высокий уровень его содержания в образцах Ишимбайского района, при сравнительно низком уровне содержания зеатина (см. табл. 4), что можно рассматривать также как потенциальный пул цитокининов, необходимый для активации процессов деления клеток при изменении определенных параметров внешней среды [5].

Исходя из вышесказанного, можно предположить, что равные ростовые показатели у районных образцов формировались в лишайниках из Альшеевского района за счет более частого деления клеток на фоне высокого уровня содержания цитокининов, а в лишайниках из Ишимбайского района за счет стимулированного ауксинами роста клеток растяжением формировались более крупные клетки. Накопление же АБК в образцах из Стерлитамака, а также установленный нами низкий уровень содержания ауксинов и цитокининов в лишайниках способствуют ингибированию ростовых процессов (см. табл. 4). Таким образом, оценка только внешних ростовых показателей недостаточна при проведении лишеноиндикации. Информативными также являются показатели: размеры клеток лишайников, содержание поллюантов в талломах и состояние антиоксидантной и гормональной систем лишайников, которые в многолетней перспективе формируют ростовой ответ симбиотического организма.

Заключение

В ходе определения морфометрических параметров лишайников *P. stellaris* установлено наличие статистически значимых различий в этих показателях между образцами, собранными в «городских» и «районных» условиях. В районных образцах не обнаружено значимых различий во внешних морфометрических показателях, однако в лишайниках из горно-лесной зоны (Ишимбайский район) размеры клеток водорослей и грибов больше, чем в лесостепной (Альшеевский район). Установлено, что в определенной степени формирование более крупных клеток водорослей лишайников в горно-лесной зоне связано с накоплением ауксинов в таллеме лишайников. В лесостепной зоне формирование более мелких клеток происходило на фоне повышенного содержания свободных и связанных цитокининов. У лишайников, выросших в условиях городского парка, обнаружено повышенное содержание АБК при одновременно низком уровне содержания ИУК и цитокининов. Повышенная активность фермента каталазы обнаружена у городских лишайников, что свидетельствует об участии антиоксидантной системы в процессах адаптации к агрессивному действию оксида серы (VI).

Литература

1. Мейсурова А.Ф., Нотов А.А. Содержание металлов в лишайниках на особо охраняемых природных территориях, сопряженных с урбоэкосистемами // Журнал прикладной спектроскопии. 2016. Т. 83, № 5. С. 794–802.
2. Суетина Ю.Г. Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203–208.
3. Михайлова И.Н., Микрюков В.С., Фролов И.В. Состояние сообществ эпифитных лишайников в условиях антропогенных нагрузок: влияние методов учета обилия на информативность показателей // Экология. 2015. № 6. С. 427–433. doi: org/10.7868/S0367059715060116
4. Суетина Ю.Г., Глотов Н.В. Изменчивость признаков в онтогенезе эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. // Онтогенез. 2014. Т. 45, № 3. С. 201–206. doi: 10.7868/S0475145014030070
5. Веселов Д.С., Веселов С.Ю., Высоцкая Л.Б., Кудоярова Г.Р., Фархутдинов Р.Г. Гормоны растений: регуляция концентрации, связь с ростом и водным обменом. М. : Наука, 2007. 158 с.
6. Высоцкая Л.Б., Веселов Д.С., Фархутдинов Р.Г., Веселов С.Ю. Гормональная регуляция водного обмена и роста растений на разных фонах минерального питания и при дефиците воды. Уфа : РИЦ БашГУ, 2014. 244 с.
7. Ott S., Krieg T., Spanier U., Schieleit P. Phytohormones in lichens with emphasis on ethylene biosynthesis and functional aspects on lichen symbiosis // Phytion Annales Rei Botanicae. 2001. Vol. 40, is. 3. PP. 83–94.
8. Battal P., Aslan A., Turker M., Uzun Y. Effect of the air pollutant sulfur dioxide on phytohormone levels in some lichens // Fresenius Environmental Bulletin. 2004. Vol. 13, is. 5, PP. 436–440.
9. Михайлова В.А., Саитова З.Р., Фархутдинов Р.Г. Особенности видового состава лишенобиоты Башкортостана // Вестник Башкирского университета. 2013. Т. 18, № 2. С. 392–394.

10. Государственный доклад о состоянии окружающей среды г. Стерлитамак за 2009 г. Стерлитамак : СТУ Минэкологии РБ, 2010. 189 с.
11. Саитова З.Р., Фархутдинов Р.Г., Михайлова В.А. Лихеноиндикация качества воздуха в Ишимбайском заказнике Республики Башкортостан // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2015. № 2. С. 17–23.
12. Алексеев В.А. Световой режим леса. Л. : Наука, 1975. 227 с.
13. Dietz S., Hartung W. Abscisic acid in lichens: variation, water relations and metabolism // New Phytol. 1998. № 138. PP. 99–106. doi: org/10.1046/j.1469-8137.1998.00881.
14. Beckett R.P., Minibayeva F.V., Vylegzhanina N.N., Tolpysheva T. High rates of extracellular superoxide production by lichens in the suborder Peltigerineae correlate with indices of high metabolic activity // Plant, Cell Envir. 2003. Vol. 26. PP. 1827–1837. doi: org/10.1046/j.1365-3040.2003.01099.x
15. Домнина Е.А., Шапиро И.А., Быков О.Д. Изменение фотосинтеза и дыхания лишайников в районе Кирово-Чепецкого химического комбината // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 4. С. 515–523.
16. Королук М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.С. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. 1988. № 1. С. 16–19.
17. Hadwan M.H., Abed N.H. Data supporting the spectrophotometric method for the estimation of catalase activity. Data in Brief. 2016. Vol. 6. PP. 194–199. doi: org/10.1016/j.dib.2015.12.012
18. Пыстина Т.Н., Семенова Н.А., Новаковский А.Б. Популяционные различия лишайника *Lobaria pulmonaria* по величине клеток фототрофных компонентов в зависимости от условий местообитания // Вестник Института биологии КНЦ УрО РАН. 2010. № 10. С 2–7.
19. Абдульманова С.Ю., Эктова С.Н. Изменение скорости роста кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia* в ходе пирогенных сукцессий на севере Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2015. № 3. С. 398–412 doi: 10.15372/SEJ20150307
20. Зейферт Д.В., Бикбулатов И.Х., Рудаков К.М., Григорьева И.Н. Растительные сообщества и почвенная мезофауна территорий химических предприятий в степной зоне Башкирского Предуралья. Уфа : УГНТУ, 2000. 166 с.
21. Yemets O.A. Solhaug K.A., Gauslaa Y. Spatial dispersal of airborne pollutants and their effects on growth and viability of lichen transplants along a rural highway in Norway // Lichenologist. 2014. Vol. 46, Iss. 6. PP. 809–823. doi: 10.1017/S0024282914000449
22. Minibayeva F., Dmitrieva S., Ponomareva A., Ryabovol V. Oxidative stress-induced autophagy in plants: the role of mitochondria // Plant Physiology and Biochemistry. 2012. Vol. 59. PP. 11–19. doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.02.013
23. Fang W.-C., Kao C. H. Enhanced peroxidase activity in rice leaves in response to excess iron, copper, and zinc // Plant Science. 2000. Vol. 158. PP. 71–76. doi: 10.1016/S0168-9452(00)00307-1
24. Балахнина Т.И., Кособрюхов А.А., Иванов А.А., Креславский В.Д. Влияние кадмия на CO₂-газообмен, переменную флуоресценцию хлорофилла и уровень антиоксидантных ферментов в листьях гороха // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 21–27. doi: 10.1007/s11183-005-0003-z
25. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiology and Biochemistry. 2010. Vol. 48. PP. 909–930. doi:10.1016/j.plaphy.2010.08.016
26. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress // Annals of Botany. 2003. Vol. 91. PP. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118
27. Epstein E., Sagee O., Cohen J.D., Garty J. Endogenous auxin and ethylene in the lichen *Ramalina duriaei* // Plant Physiol. 1986. Vol. 82. PP. 1122–1125. doi: 10.1104/pp.82.4.1122

28. Garty J., Kloog N., Wolfson R., Cohen Y., Karnieli A., Avni A. The influence of air pollution on the concentration of mineral elements, on the spectral reflectance response and on the production of stress-ethylene in the lichen *Ramalina duriaei* // *New Phytologist*. 1997. Vol. 137, № 4. PP. 587–597. doi: org/10.1006/enrs.1997.3727
29. Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 2. С. 295–319. doi: 10.1134/S1021443709020174
30. McGow B.A. Cytokinin metabolism // *Cytokinins: plant hormones in search of a role*. Eds. Horgan R., Jeffcoat B. Bristol: British Plant Growth Regulator Group. 1995. PP. 9–17.
31. Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation // *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59, Iss. 1. PP. 75–83. doi: 10.1093/jxb/erm157

Поступила в редакцию 14.02.2018 г.; повторно 10.05.2018 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.

Авторский коллектив:

Фархутдинов Рашид Габдулхаевич – д-р биол. наук, доцент, заведующий кафедрой биохимии и биотехнологии Башкирского государственного университета (Россия, 450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32).

E-mail: frg2@mail.ru.

Сайтова Зилья Равилевна – аспирант кафедры биохимии и биотехнологии Башкирского государственного университета (Россия, 450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32).

E-mail: fleurzily@yandex.ru

Шпирная Ирина Андреевна – канд. биол. наук, доцент кафедры биохимии и биотехнологии Башкирского государственного университета (Россия, 450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32).

E-mail: i-shia@yandex.ru

Зайцев Денис Юрьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории экспериментальной эмбриологии растений Уфимского Института биологии УФИЦ РАН (Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 71).

E-mail: denis.zaitsev@anrb.ru

Шарипова Гузаль Вакильевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории физиологии растений Уфимского Института биологии УФИЦ РАН (Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 71).

E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

For citation: Farkhutdinov RG, Saitova ZR, Shpurnaya IA, Zaitsev DY, Sharipova GV. Hormonal and antioxidant status of *Physcia stellaris* (L.) Nyl. populations growing in different natural zones of the Republic of Bashkortostan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:176-191. doi: 10.17223/19988591/42/9 In Russian, English Summary

**Rashit G. Farkhutdinov¹, Zilya R. Saitova¹, Irina A. Shpurnaya¹,
Denis Y. Zaitsev², Guzyal V. Sharipova²**

¹ *Bashkir State University, Ufa, Russian Federation*

² *Ufa Institute of Biology, Ufa Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation*

Hormonal and antioxidant status of *Physcia stellaris* (L.) Nyl. populations growing in different natural zones of the Republic of Bashkortostan

Nowadays, the question concerning the role of lichens as indicators of the state of the environment remains urgent. The main aim of our research was to elucidate how different external factors influence their habitat and to establish the effects of anthropogenic load on morphological and physiological characteristics of lichen thallus. Mechanisms regulating growth responses of lichens are scarcely discussed

and, therefore, it seemed interesting to study a possible role of the hormonal system in the formation of morphological characteristics depending on climate and ecological peculiarities of the lichen habitat. We collected *Physcia stellaris* (L.) Nyl. lichen in forests of the forest-steppe (Alschevsky district, 53°58'06.5"N, 55°03'7.56"E), mountain forest (Ishimbaysky district, 53°62'50"N, 56°60'7.9"E) zones and in the parks of Sterlitamak (53°62'9,9"N, 55°9'3,01"E) of the Republic of Bashkortostan. In the species *P. stellaris*, we examined morphological and physiological features of the thallus: sizes of algal and fungal hyphae cells, biomass, length, area, number of blades and apothecia, enzyme activity and hormonal status.

To compare the extent of shading in lichen habitats, we measured illumination with the help of luxmeter at the clearing in the woods and under the trees. Air humidity was measured with a humidity controller. To determine physiological and biochemical characteristics, we carried out lichen rehydration, when hormonal system and enzymes were recovered. To achieve this, lichens were placed in a moist camera for 14 h at $10 \pm 2^\circ\text{C}$ and 80-90% relative air humidity. Phytohormones were determined after their extraction, purification and concentration with the help of solid phase enzyme immunoassay. To determine the activity of enzymes, pre-incubation of dry samples was carried out and then samples were homogenized and centrifuged twice at 10000 rotations per minute at 4°C . Catalase activity was determined according to the remaining quantity of hydrogen peroxide forming a complex with ammonium molybdate. To determine the sizes of fungus hyphae cells, temporary preparations were conducted. 0.5 g of preliminary moistened lichen samples was grinded in 5 ml of water and the obtained homogenate was observed under light microscope Axio Imager (Carl Zeiss, Jena, Germany) at different magnifications with the help of digital camera AxioCam MRc 5 (Carl Zeiss, Jena, Germany). Not less than 50 cells of algae and fungi were measured in each temporary preparation and algae cell volume was calculated according to sphere formula $V=1/6\pi d^3$, where d is cell diameter. The volume of fungus hyphae was calculated according to ellipsoid formula: $V=4/3\pi abc=4/3\pi ab^2$, where a is half of the cell length, while b is half of the width of cells (the values of radiuses b and c are assumed to be equal). We selected samples at virginal and generative stages of ontogenesis from the spectrum of population for cytological studies. Individuals at early stages were not considered. X-ray fluorescent analysis of SO_3 content in dried lichen samples was performed with an energy dispersive X-ray fluorescence spectrometer of the EDX type (Schimadzu, Japan).

Thallomes of *P. stellaris* lichen from Sterlitamak had smaller biomass, area, average length, number of blades and apothecies, compared to samples growing in Ishimbaysky and Alschevsky districts (See Table 1). There were no significant differences between the samples of lichens grown in Ishimbaysky and Alschevsky districts. Measurement of the size of the hyphae cells of fungi and algae of the lichen thallus showed that in Sterlitamak they were smaller than in Alschevsky and Ishimbaysky districts. We also established that in the samples of lichens from Alschevsky district, the size of the cells of fungi and algae was less than from Ishimbaysky district (See Table 2). About 40% higher content of sulfur oxide was detected in the samples collected in the city as compared to those from Ishimbaysky and Alschevsky districts (See Table 1). A high activity of catalase enzyme was detected in samples from Sterlitamak indicating participation of the antioxidant system in the processes of adaptation to the conditions of anthropogenic impact (See Table 3). The determination of the content of phytohormones (IAA, ABA, cytokinins and the sum of zeatin derivatives) demonstrated different hormonal status in lichens growing in different habitat conditions (See Table 4). Samples collected in the city showed a high level of ABA and relatively low concentrations of auxins and cytokinins in lichen tissues. It is suggested that a relatively low growth activity of

lichens collected in the city may be associated with the reaction of the hormonal system. The hormonal status of lichens growing in different natural zones was also shown to be different. Certain relationship was revealed between the high level of auxin content and the larger size of the photobiont cells in Ishimbaysky district. On the contrary, smaller cells of a photobiont in Alshevsky district were observed against a background of a high level of cytokinins in the tissues of lichens. Thus, estimation of only external growth indexes was insufficient for using lichen as indicators. Cell sizes, the content of pollutants in the tissues and the state of antioxidant and hormonal systems were also found to be informative.

The paper contains 4 Tables and 31 References.

Key words: change of the morphological state; catalase; auxins; ABA; cytokinins.

References

1. Meysurova AF, Notov AA Metal Contents in Lichens from Nature Reserves Adjacent to Urban Ecosystems. *Journal of Applied Spectroscopy*. 2016;83(5):832-839. doi: [org/10.1007/s10812-016-0371-5](https://doi.org/10.1007/s10812-016-0371-5)
2. Suetina YG. Ontogeny and population structure of *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. under different ecological conditions. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(3):185-190. doi: [org/10.1023/A:1011362227901](https://doi.org/10.1023/A:1011362227901)
3. Mikhailova IN, Mikryukov VS, Frolov IV. State of epiphytic lichen communities under anthropogenic impact: Effect of abundance assessment methods on the informativity of indices. *Russian Journal of Ecology*. 2015;46(6):531-536. doi: [10.1134/S1067413615060119](https://doi.org/10.1134/S1067413615060119)
4. Suetina YG, Glotov NV. Trait variability in ontogenesis of epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2014;45(3):163-167. doi: [10.7868/S0475145014030070](https://doi.org/10.7868/S0475145014030070)
5. Veselov DS, Veselov SYu, Vysotskaya LB, Kudoyarova GR, Farkhutdinov R.G. Gormony rasteniy: regulyatsiya kontsentratsii, svyaz' s rostom i vodnym obmenom [Hormones of plants: Regulation of concentration, and connection with growth and water metabolism]. Moscow: Nauka Publ.; 2007. 158 p. In Russian
6. Vysotskaya LB, Veselov DS, Farkhutdinov RG, Veselov SYu. Gormonal'naya regulyatsiya vodnogo obmena i rosta rasteniy na raznykh fonakh mineral'nogo pitaniya i pri defitsite vody: monografiya [Hormonal regulation of water metabolism and plant growth on different backgrounds of mineral nutrition and water deficiency: Monograph]. Ufa: Bashkir State University Publ.; 2014. 244 p.
7. Ott S, Krieg T, Spanier U, Schielei P. Phytohormones in lichens with emphasis on ethylene biosynthesis and functional aspects on lichen symbiosis. *Phyton Annales Rei Botanicae*. 2001;40(3):83-94.
8. Battal P, Aslan A, Turker M, Uzun Y. Effect of the air pollutant sulfur dioxide on phytohormone levels in some lichens. *Fresenius Environmental Bulletin*. 2004;13(5):436-440.
9. Mikhailova VA, Saitova ZR, Farkhutdinov RG. Features of species lihenobiota of Bashkortostan. *Vestnik Bashkirskogo universiteta = Bulletin of Bashkir University*. 2013;18(2):392-394. In Russian
10. *Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii okruzhayushchey sredy g. Sterlitamak za 2009 g.* [State report on the state of the environment in Sterlitamak for 2009]. Sterlitamak: STU Minekologii RB; 2010. 189 p. In Russian
11. Saitova ZR, Farkhutdinov RG, Mihajlova VA. Lichenoidication of air quality in the ishimbay wildlife area of the Republic of Bashkortostan. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2015;5-2:17-23. In Russian

12. Alekseev VA. Svetovoy rezhim lesa [Light regime of the forest]. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 227 p. In Russian
13. Dietz S, Hartung W. Abscisic acid in lichens: variation, water relations and metabolism. *New Phytol.* 1998;138:99-106. doi: [10.1046/j.1469-8137.1998.00881](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00881)
14. Beckett RP, Minibayeva FV, Vylegzhanina NN, Tolpysheva T. High rates of extracellular superoxide production by lichens in the suborder Peltigerineae correlate with indices of high metabolic activity. *Plant, Cell Envir.* 2003;26:1827-1837. doi: [10.1046/j.1365-3040.2003.01099.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01099.x)
15. Domnina EA, Shapiro IA, Bykov OD. Lichens photosynthesis and respiration changes in the vicinity of Kirovo-Chepetskii chemical factory. *Botanicheskij zhurnal = Botanical Journal.* 2007;92(4):515-523. In Russian
16. Korolyuk MA, Ivanova LI, Mayorova IG, Tokarev VS. Metod opredeleniya aktivnosti katalazy [Method for catalase activity determination]. *Laboratornoe delo.* 1988;1:16-19. In Russian
- Hadwan MH, Abed NH. Data supporting the spectrophotometric method for the estimation of catalase activity. *Data in Brief.* 2016;6:194-199. doi: [10.1016/j.dib.2015.12.012](https://doi.org/10.1016/j.dib.2015.12.012)
18. Pystina TN, Semenova NA, Novakovskij AB. Population changes in *Lobaria pulmonaria* phototrophic cell component size depending on habitat conditions. *Vestnik Instituta biologii Komi NC UrO RAN.* 2010;10:2-7. In Russian
19. Abdulmanova SU, Ektova SN. Variations in the growth rate of *Cladonia* lichens during long-term postfire successions in the north of West Siberia. *Contemporary Problems of Ecology.* 2015;8(3):326-336. doi: [10.1134/S1995425515030026](https://doi.org/10.1134/S1995425515030026)
20. Zeyfert DV, Bikbulatov IKh, Rudakov KM, Grigor'eva IN. Rastitel'nye soobshchestva i pochvennaya mezofauna territoriy khimicheskikh predpriyatij v stepnoy zone Bashkirskogo Predural'ya [Plant communities and soil mesofauna of territories of chemical enterprises in the steppe zone of the Bashkir Preduralye]. Ufa: Ufa State Technical University Publ.; 2000. 166 p. In Russian
21. Yemets, OA, Solhaug KA, Gauslaa Y. Spatial dispersal of airborne pollutants and their effects on growth and viability of lichen transplants along a rural highway in Norway. *Lichenologist.* 2014;46(6):809-823 doi: [10.1017/S0024282914000449](https://doi.org/10.1017/S0024282914000449)
22. Minibayeva F, Dmitrieva S, Ponomareva A, Ryabovol V. Oxidative stress-induced autophagy in plants: the role of mitochondria. *Plant Physiology and Biochemistry.* 2012;59:11-19. doi: [10.1016/j.plaphy.2012.02.013](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.02.013)
23. Fang W-C, Kao SN. Enhanced peroxidase activity in rice leaves in response to excess iron, copper, and zinc. *Plant Science.* 2000;158:71-76. doi: [10.1016/S0168-9452\(00\)00307-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00307-1)
24. Balakhnina TI, Kosobryukhov AA, Ivanov AA, Kreslavskii VD. The effect of cadmium on CO₂ exchange, variable fluorescence of chlorophyll, and the level of antioxidant enzymes in pea leaves. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2005;52:1-27. doi: [10.1007/s11183-005-0003-z](https://doi.org/10.1007/s11183-005-0003-z)
25. Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry.* 2010;48:909-930. doi: [10.1016/j.plaphy.2010.08.016](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016)
26. Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: *Annals of Botany.* 2003;91:179-194. doi: [10.1093/aob/mcf118](https://doi.org/10.1093/aob/mcf118)
27. Epstein E, Sagee O, Cohen JD, Garty J. Endogenous auxin and ethylene in the lichen *Ramalina duriaei*. *Plant Physiol.* 1986;82:1122-1125. doi: [10.1104/pp.82.4.1122](https://doi.org/10.1104/pp.82.4.1122)
28. Garty J, Kloog N, Wolfson R, Cohen Y, Karnieli A, Aveni A. The influence of air pollution on the concentration of mineral elements, on the spectral reflectance response and on the production of stress-ethylene in the lichen *Ramalina duriaei*. *New Phytologist.* 1997;137(4):587-597. doi: [10.1006/enrs.1997.3727](https://doi.org/10.1006/enrs.1997.3727)

29. Romanov GA. How do cytokinins affect the cell? *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009;56(2):295–319. doi: [10.1134/S1021443709020174](https://doi.org/10.1134/S1021443709020174)
30. McGow BA. Cytokinin Metabolism. In: *Cytokinins: Plant hormones in search of a role*. Horgan R and Jeffcoat B, editors. Bristol: British Plant Growth Regulator Group; 1995. pp. 9-17.
31. Hirose N, Takei K, Kuroha T, Kamada-Nobusada T, Hayashi H, Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. *Journal of Experimental Botany*. 2008;59(1):75-83. doi: [10.1093/jxb/erm157](https://doi.org/10.1093/jxb/erm157)

Received 14 February 2018; Revised 10 May 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Farkhutdinov Rashit G, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Biochemistry and Biotechnology, Bashkir State University, 32 Zaki Validi Str., Ufa 450076, Russian Federation.

E-mail: frg2@mail.ru.

Saitova Zilya R, Postgraduate, Department of Biochemistry and Biotechnology, Bashkir State University, 32 Zaki Validi Str., Ufa 450076, Russian Federation.

E-mail: fleurzily@yandex.ru

Shpirnaya Irina A, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Professor, Department of Biochemistry and Biotechnology, Bashkir State University, 32 Zaki Validi Str., Ufa 450076, Russian Federation.

E-mail: i-shia@yandex.ru

Zaytsev Denis Y, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Experimental Embryology of Plants, Ufa Institute of Biology, Ufa Research Center, Russian Academy of Sciences, 71 Oktyabrya Pr., Ufa 450054, Russian Federation.

E-mail: denis.zaytsev@anrb.ru

Sharipova Guzyal V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Plant Physiology, Ufa Institute of Biology, Ufa Research Center, Russian Academy of Sciences, 71 Oktyabrya Pr., Ufa 450054, Russian Federation.

E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 614.71:612.017.1-053.6
doi: 10.17223/19988591/42/10

Л.Б. Маснавиева, И.В. Кудаева

Восточно-Сибирский институт медико-экологических исследований, г. Ангарск, Россия

Вариабельность показателей иммунной системы при различной ингаляционной нагрузке диоксидом азота воздушной среды

Работа выполнена в рамках Научно-исследовательских работ «Разработка методических подходов к идентификации экологически обусловленных нарушений здоровья населения» № гос. регистрации 01200960987 и «Медико-экологические и социальные аспекты формирования здоровья и качества жизни населения Сибири» № гос. регистрации 01201355912

Загрязнение воздушной среды диоксидом азота может вызвать развитие воспалительных и аллергических реакций и стать причиной заболеваний дыхательной и иммунной систем. Однако нет убедительных доказательств развития сенсибилизации к данному соединению. Обследованы две группы подростков с индивидуальными коэффициентами опасности воздействия диоксида азота менее 0,5 и от 0,5 до 1,0. У школьников изучены сывороточные уровни аутоантител, отражающих состояние иммунной системы, содержание цитокинов (IL-2, IL-10, INF- α , INF- γ) и IgA в крови и смывах из носа. Проведена оценка аллергической настроенности организма подростков по уровню общего IgE, количеству эозинофильных гранулоцитов в назальной слизи и реакции торможения миграции лейкоцитов крови с нитритом натрия при различной ингаляционной нагрузке диоксидом азота. Установлено повышение иммунореактивности аутоантител к β 2-гликопротеину I и к Fc-фрагменту IgG в крови и снижение содержания IL-10 и INF- γ в смывных водах из носа подростков с увеличением ингаляционной нагрузки диоксидом азота, которые могут свидетельствовать о наличии воспалительных процессов, развитии адаптационных реакций, а также напряжении местного иммунитета. В реакции торможения миграции лейкоцитов доказано наличие сенсибилизации к нитриту натрия у 29,6% обследованных. Развитие гиперчувствительности не имеет прямой зависимости от уровня воздействия диоксидом азота.

Ключевые слова: иммунная система; цитокины; иммуноглобулины; диоксид азота; подростки; загрязнение воздушной среды.

Введение

В современном мире адаптация организма к быстро меняющимся внешним факторам является важной составляющей формирования здоровья.

Напрямую или опосредованно на человека действуют многие факторы, но наибольшее влияние оказывает атмосферный воздух [1]. Показано, что в периоды, когда содержание взвешенных частиц, оксидов азота (NO_x) и других загрязнителей атмосферного воздуха повышено, возрастает уровень обращаемости за медицинской помощью [2, 3]. Это свидетельствует о негативном влиянии данных соединений на здоровье. Основным источником поступления диоксида азота (NO_2) в атмосферный воздух является горение органического топлива при лесных, торфяных и угольных пожарах, в двигателях автомобильного транспорта. Причем выбросы NO_x в составе выхлопных газов транспорта обеспечивают до 80% его поступления в атмосферу [4]. При поступлении в организм NO_2 участвует в реакциях образования NO [5, 6], являющегося одним из ключевых медиаторов окислительного стресса [7, 8] и регулятором воспаления [9]. Следует отметить, что NO является короткоживущей молекулой и быстро переходит в NO_2^- и NO_3^- [7]. Оксид азота, обнаруживающийся практически во всех тканях организма человека, обладает широким спектром биологического действия [5, 10, 11], которое может иметь разную направленность в различных тканях [5].

В последние десятилетия увеличивается число случаев развития аллергонепереносимости к различным химическим веществам [12]. Наличие сенсибилизирующих свойств также установлено у поллютантов атмосферного воздуха [13, 14]. Однако в настоящее время отсутствуют данные, доказывающие наличие сенсибилизирующего действия у диоксида азота. В то же время известно, что такие соединения, как фенол, формальдегид, диоксиды азота и серы стимулируют продукцию провоспалительных цитокинов, вызывают изменения в показателях гуморального иммунитета [15–19]. Следует учесть, что влияние химических поллютантов на иммунную систему наиболее опасно в критические периоды ее становления (неонатальный период, возраст 3–5 лет, период полового созревания), когда иммунный ответ на антигенные воздействия может быть неадекватным (недостаточно или чрезмерно для защиты) и приводить к развитию патологии [20]. В связи с этим цель работы – изучение показателей гуморального иммунитета и аллергической настроенности организма подростков при различной ингаляционной нагрузке диоксидом азота воздушной среды.

Материалы и методики исследования

В исследование, которое проводилось с 2009 по 2014 г. в ранние весенние периоды, включены 659 подростков (13–16 лет), проживающих на территории Иркутской области (г. Ангарск, $52^\circ 34'$ с.ш.; г. Саянск $54^\circ 07'$ с.ш.; пос. Китой, $52^\circ 36'$ с.ш., с. Раздолье, $52^\circ 26'$ с.ш.). Критериями включения школьников в исследование являлись: постоянное проживание и посещение общеобразовательных учреждений на территории изучаемых районов, отсутствие острых и обострения хронических заболеваний на момент обследования и

в течение двух недель до него, а также подписание их родителями или законными представителями информированного согласия. При помощи анкетирования собраны анамнестические данные, информация о распорядке дня учащихся.

Для оценки ингаляционной нагрузки диоксидом азота на организм подростков применялся персонализированный подход. Индивидуальные коэффициенты опасности (НQ) воздействия NO_2 рассчитывали в соответствии с Руководством по оценке риска для здоровья населения при воздействии химических веществ, загрязняющих окружающую среду [21]. Расчет осуществляли по данным контроля за содержанием примесей в атмосферном воздухе на стационарных постах Гидрометеослужбы за период с 2003 до 2014 г., в воздухе жилых и учебных помещений (данные химического анализа ФГБНУ ВСИМЭИ, канд. биол. наук Л.Г Лисецкой и канд. биол. наук Н.А. Тараненко) с учетом информации об организации учебного процесса и отдыха школьников, а также их антропометрических и спирометрических параметров [22]. Обследованные разделены на две группы в соответствии с рассчитанными НQ: группу I составили 336 подростков с $\text{HQ} < 0,50$, в группу II вошли 323 школьника с $0,50 \leq \text{HQ} < 1,00$.

В утренние часы натощак из локтевой вены подростков произведен забор крови при помощи вакуумных систем, взяты назальная слизь и смывные воды из носовых ходов.

Для оценки состояния иммунной системы подростков использовали данные об относительном содержании специфических аутоантител (ауто-АТ) в сыворотке крови, которые определяли полуколичественным методом иммуноферментного анализа (ИФА) на планшетах тест-системы «Эли-Висцеро-Тест-16 (детская панель)» («МИЦ Иммунокулус», Россия). В качестве антигенов использовались: нативная ДНК (нДНК), Fc-фрагмент иммуноглобулинов G (Fc-фрагмент IgG), бета2-гликопротеин I ($\beta 2$ -ГП I). Оптимумом относительного содержания ауто-АТ каждой специфичности в соответствии с рекомендациями производителя тест-систем считали диапазон от -20 до $+10\%$.

В сыворотке крови и смывах из носа обследуемых методом ИФА изучено содержание интерлейкинов-2 и -10 (IL-2, IL-10), интерферонов – альфа и – гамма (INF- α , INF- γ), иммуноглобулина A (IgA) при помощи тест-наборов («Вектор-БЕСТ», Россия) в соответствии с инструкциями производителя. Референтными уровнями цитокинов в крови являлись концентрации IL-2 и IL-10 от 0 до 10 пг/мл, INF- α – 0–5 пг/мл, INF- γ – до 15 пг/мл, IgA от 1,69 до 5,47 мкг/мл. Содержание цитокинов в смывных водах стандартизовано относительно уровня белка в этих же пробах и выражено в пг/мг белка или мкг/мг белка (для секреторного IgA). Определение концентрации общего белка в смывных водах осуществляли биуретовым методом при помощи тест-набора Total Protein («Human», Германия).

Для оценки аллергической настроенности организма в сыворотке крови методом ИФА определяли уровень общего иммуноглобулина E (IgE) при по-

мощи тест-системы Total IgE («Хема», Германия), в мазках назальной слизи, окрашенных по Романовскому, подсчитывали количество эозинофильных и нейтрофильных гранулоцитов [23].

Наличие сенсбилизации к химическим соединениям выявляли проведением реакции торможения миграции лейкоцитов (РТМЛ). Учитывая, что в организме человека молекулы NO_x подвергаются метаболизму, в результате которого образуются анионы NO_2^- и NO_3^- [13, 24], реакцию торможения миграции проводили с добавлением нитрита натрия в качестве хемокинетического фактора. Интактным контролем являлась культуральная среда без добавления хематтрактанта, положительным – культуральная среда с митогеном (фитогемагглютинин). Размер колонии определяли визуально по шкале внутреннего окуляра бинокулярной лупы. Индекс миграции (ИМ) вычисляли по соотношению размеров колоний тестируемых образцов к положительному контролю. ИМ, лежащие за пределами диапазона (–20% – +20%), считали положительными.

Статистическую обработку результатов осуществляли в пакете прикладных программ StatSoft STATISTICA 6.0. В связи с выявленной асимметрией рядов распределения для межгруппового сравнения количественных показателей использовали непараметрический U-критерий Манна–Уитни, для корреляционного анализа – ранговую корреляцию Спирмена. Выявление межгрупповых различий в частоте встречаемости признака осуществляли в тесте сравнения относительных частот. Результаты исследования представлены в виде медианы (Med) и интерквартильного размаха в виде 25 и 75 перцентилей (LQ-UQ), частота встречаемости признака в выборке – в виде процентов и доверительного интервала (ДИ). Различия во всех случаях считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Известно, что в норме обновление клеточного состава тех или иных органов и систем имеет постоянный уровень. В процессе элиминирования клеток, подвергшихся апоптозу, участвуют специфические ауто-АТ. Так как активность апоптоза у здоровых лиц невысока и изменяется незначительно, в сыворотке крови ауто-АТ обнаруживаются в малых количествах и их содержание колеблется в узких диапазонах [25]. Активация или угнетение тех или иных процессов в иммунной системе сопровождается изменениями продукции ауто-АТ, отражающих ее состояние [26]. Несмотря на то, что воздействующая доза NO_2 была ниже референтной, сравнительный анализ относительного содержания специфических ауто-АТ, характеризующих состояние иммунной системы, позволил выявить статистически значимые различия в зависимости от ингаляционной нагрузки данным соединением. Выявлены более высокие уровни ауто-АТ к $\beta 2$ -ГП I и к Fc-фрагменту IgG у школьников группы II, по сравнению с группой I (таблица).

Показатели иммунной системы подростков с различным коэффициентом опасности воздействия диоксидом азота, Мед (LQ-UQ)
[Parameters of the immune system of adolescents with different hazard index of exposure to nitrogen dioxide, Med (LQ-UQ)]

Исследуемые показатели [Studied parameters]	Субстрат [Substrate]	Группа I [Group I]	Группа II [Group II]	<i>p</i>
Аутоантитела к нативной ДНК, % [Autoantibodies to native DNA, %]	Кровь [Blood]	-1,42 (-11,77 – 12,96)	-2,24 (-11,16 – 8,68)	0,559
Аутоантитела к β 2-гликопротеину I, % [Autoantibodies to β 2-glycoprotein I, %]		-9,16 (-22,50 – 3,26)	-2,23 (-15,75 – 8,43)	0,000
Аутоантитела к Fc-фрагменту IgG, % [Autoantibodies to the Fc-fragment of IgG, %]		-4,86 (-11,31 – 2,89)	1,34 (-6,94 – 10,37)	0,000
Интерлейкин-2, пг/мл [Interleukin-2, pg/ml]		2,73 (0,32 – 5,89)	3,02 (0,01 – 5,60)	0,312
Интерлейкин-10, пг/мл [Interleukin-10, pg/ml]		2,51 (0,27 – 5,77)	3,34 (0,99 – 6,23)	0,056
Интерферон - α , пг/мл [Interferon- α , pg/ml]		1,43 (0,01 – 6,68)	0,81 (0,01 – 5,30)	0,503
Интерферон - γ , пг/мл [Interferon- γ , pg/ml]		1,99 (0,01 – 5,15)	1,12 (0,01 – 4,38)	0,076
Иммуноглобулин А, мкг/мл [Immunoglobulin A, μ g/ml]		4,01 (1,96 – 6,87)	3,20 (2,10 – 5,80)	0,307
Иммуноглобулин Е, МЕД/мл [Immunoglobulin E, IU/ml]		32,60 (11,03 – 85,04)	36,05 (7,99 – 92,26)	0,492
Индекс миграции лейкоцитов в реакции с нитритом натрия [Migration index of leukocytes in the inhibition reaction with sodium nitrite], %		7,48 (-25,37 – 8,00)	0,01 (-12,89 – 15,07)	0,024
Эозинофилы [Eosinophils], %	Назальная слизь [Nasal mucus]	0,00 (0,00 – 8,00)	2,00 (0,00 – 11,00)	0,004
Интерлейкин-2, пг/мг белка [Interleukin-2, pg/mg protein]	Смывы из носовых ходов [Flushing from the nasal passages]	8,57 (3,09 – 28,57)	11,26 (4,12 – 22,52)	0,873
Интерлейкин-10, пг/мг белка [Interleukin-10, pg/mg protein]		44,05 (21,14 – 85,85)	22,51 (12,32 – 58,59)	0,002
Интерферон- α , пг/мг белка [Interferon- α , pg/mg protein]		18,31 (9,57 – 56,28)	18,83 (8,35 – 40,61)	0,294
Интерферон- γ , пг/мг белка [Interferon- γ , pg/mg protein]		16,10 (2,29 – 46,48)	11,89 (0,83 – 27,99)	0,009
Секреторный Immunoglobulin А, мкг/мг белка [Secretory IgA, μ g/mg protein]		32,95 (8,93 – 81,62)	34,20 (17,32 – 69,34)	0,433

Примечание. *p* – Уровень значимости различий.
 [Note. *p* - Difference reliability].

При изучении частоты встречаемости случаев превышения референтных уровней ауто-АТ в группах I и II было установлено, что доля лиц с гипериммунореактивностью ауто-АТ к β 2-ГП I и к Fc фрагменту IgG в группе подростков с $HQ \geq 0,5$ статистически значимо выше (21,57 ДИ[16,52 – 26,62]%) и 24,71 ДИ[19,41 – 30,00]%), чем у их сверстников с более низкими значениями HQ (13,38 ДИ[9,42 – 17,34]%, $p=0,012$ и 11,27 ДИ[7,59 – 14,95]%, $p<0,001$ соответственно). По данным литературы, относительные уровни ауто-АТ к

β 2-ГП I и к Fc-фрагменту IgG возрастают при любых активных или недавно перенесенных инфекционных, воспалительных и аутоиммунных процессах. Повышение содержания ауто-АТ к Fc-фрагментам IgG отражает защитную реакцию иммунной системы, направленную на ограничение активности воспалительного процесса и является признаком хронического воспалительного процесса любой локализации [25]. Таким образом, выявленные изменения уровней аутоантител свидетельствуют об изменении активности апоптоза, которое может быть обусловлена хроническим ингаляционным воздействием диоксида азота.

Оценка содержания цитокинов в сыворотке крови подростков не выявила статистически значимых межгрупповых различий. Отмечена тенденция к повышению уровней IL-10 и снижению INF- γ у школьников с $HQ \geq 0,5$. Доля лиц с отклонениями уровней IL-2 и IL-10 от референтных значений в группах I и II не различалась ($p=0,193$, $p=0,970$ соответственно) и составляла от 8,23 до 11,43%. Повышенные концентрации INF- α зарегистрированы у 28,21 ДИ[22,97 – 33,44]% и 29,67 ДИ[24,06 – 35,27]% обследованных I и II групп соответственно ($p=0,712$). Частота встречаемости повышенных уровней INF- γ в группах не превышала 2% (1,66 ДИ[0,17 – 3,15]% и 1,79 ДИ[0,16 – 3,41]%, $p=0,939$ для I и II групп соответственно). Так как IL-10 усиливает B-клеточную пролиферацию и синтез иммуноглобулинов [27], в том числе IgA, можно было ожидать, что изменение его содержания отразится на концентрациях указанного выше иммуноглобулина. Однако проведенные исследования не выявили различий в уровнях IgA и частоте встречаемости его отклонений от референтного диапазона в крови подростков обеих групп. Каждый пятый подросток с $HQ < 0,5$ и $HQ \geq 0,5$ имел повышенный уровень IgA (18,46 ДИ[13,94 – 22,97]% и 17,37 ДИ[12,72 – 22,03]% соответственно), а его пониженные значения установлены у каждого третьего школьника из группы I (33,89 ДИ[28,39 – 39,40]%) и у каждого четвертого – из группы II (26,25 ДИ[20,85 – 31,66]%). Учитывая, что сывороточный IgA является мощным противовоспалительным эффектором [28], дефицит этого иммуноглобулина, в том числе и транзиторный, может являться причиной частых инфекций респираторного тракта и хронических бронхологочных заболеваний [9].

Перманентное воздействие химических соединений, загрязняющих воздушную среду и оказывающих токсическое, сенсibiliзирующее и раздражающее действие на слизистую оболочку дыхательного тракта, не может не сказываться на состоянии его местного иммунитета. При нормальном функционировании иммунной системы внешнее воздействие, например респираторная инфекция, вызывает развитие последовательного строго детерминированного каскада неспецифических и специфических реакций между молекулами и клетками иммунной системы [29, 30]. В то время как именно низкие концентрации экопатогенов наиболее часто обуславливают иммунопатологические реакции организма (сенсibiliзацию или иммунную недостаточность), транзиторные ферментопатии, ирритативные воздействия на

органы дыхания и, следовательно, развитие неадекватного ответа на воздействие [9, 31]. При взаимодействии оксидов азота с влажной поверхностью слизистых оболочек образуется азотная и азотистая кислоты, которые оказывают раздражающее и повреждающее действия на слизистые оболочки и альвеолярную ткань легких, увеличивают проницаемость стенок капилляров, альвеол [32]. Как следствие, человек становится более восприимчивым к патогенам, вызывающим болезни дыхательных путей, что подтверждается увеличением обращаемости к врачу детей с острыми респираторными инфекциями при повышении уровней NO_2 в атмосферном воздухе [2].

При изучении показателей местного иммунитета подростков с различным уровнем ингаляционной нагрузки диоксидом азота выявлено, что уровень IL-10 в смывных водах из носа в группе II был в 2 раза ниже, чем в группе I. Концентрация INF- γ также была статистически значимо ниже в группе II по сравнению с группой I. При этом не наблюдалось различий в содержании IL-2, INF- α и секреторного IgA между выборками школьников с $\text{HQ} < 0,5$ и с $\text{HQ} \geq 0,5$. Известно, что IL-10 подавляет эффекторные функции Т-клеток, натуральных киллеров, макрофагов и нейтрофилов, является ингибитором синтеза цитокинов Т-хелперов 1, хемокинов, INF- γ , а также усиливает В-клеточную пролиферацию и секрецию иммуноглобулинов [27, 33–35]. Следовательно, угнетение синтеза и секреции IL-10 должно приводить к ослаблению ингибирующего действия данного цитокина на синтез INF- γ и, как следствие, вызывать повышение его содержания. В полученных нами результатах при увеличении HQ снижался уровень как IL-10, так и INF- γ , что может указывать на нарушения в цитокиновой регуляции местного иммунитета при хроническом ингаляционном воздействии NO_2 . Данные литературы свидетельствуют, что одними из наиболее значимых неспецифических факторов защиты являются INF- α и INF- γ , поскольку они не только воздействуют на вирусы и другие микроорганизмы, но и влияют на функционирование секреторного и системного гуморального иммунитета, являясь их модуляторами [36, 37]. Следовательно, снижение уровня INF- γ в смывах из носа также свидетельствует о напряженности гуморального звена местного иммунитета, возникающего с увеличением ингаляционной нагрузки NO , и может указывать на формирование предрасположенности к развитию заболеваний верхних дыхательных путей.

Несмотря на то, что нет прямых доказательств сенсibilизирующего действия NO_2 , формирование чувствительности к нему может быть обусловлено каскадом про- и противовоспалительных реакций, вызванных изменением биохимических процессов и развитием окислительного стресса при воздействии данного вещества [14, 15, 38]. В связи с этим проведена оценка показателей, отражающих наличие сенсibilизации организма подростков в группах с различным HQ. Концентрация IgE в крови школьников из групп I и II не различалась, и среднегрупповые значения находились в пределах референтных значений, при этом у 30% подростков в каждой из групп его

уровни были выше границы референтного диапазона ($p = 0,920$). При анализе относительного содержания эозинофилов в назальной слизи подростков с различным НQ воздействия NO_2 было выявлено, что их количество у школьников II группы было выше, чем в группе I.

При оценке реакции торможения миграции лейкоцитов на нитрит натрия было установлено, что в группе школьников с более высокими значениями НQ доля лиц с повышенным торможением (ИМ $< -20\%$) была в 1,8 раза меньше (14,78 ДИ[8,30 – 21,27]%) по сравнению с группой I (26,87 ДИ[16,25 – 37,48]%, $p=0,048$), а частота встречаемости активации миграции лейкоцитов (ИМ $> +20\%$) в группах была одинаковой (10,45 ДИ[3,12 – 17,77]% и 10,43 ДИ[4,85 – 16,02]%). Таким образом, у 37,3% подростков из I группы и у 25,2% – из II группы отмечается положительная реакция на нитрит натрия в РТМЛ, что указывает на наличие сенсibilизации организма к данному соединению. Поскольку нами не выявлено межгрупповых различий в частоте встречаемости положительных ИМ в зависимости от уровня ингаляционной нагрузки NO_2 , можно заключить, что при развитии сенсibilизации к нитри-ту натрия не наблюдается дозо-зависимого эффекта.

Далее при помощи корреляционного анализа проведена оценка связей между НQ воздействия диоксида азота и показателями иммунной системы в группах I и II. При НQ $< 0,5$ выявлены отрицательные ассоциации между НQ и уровнем ауто-АТ к $\beta 2$ -ГП I ($R=-0,42$, $p<0,001$) и положительные – с содержанием IL-2 ($R=0,49$, $p<0,001$), INF- α ($R=0,59$, $p<0,001$), INF- γ ($R=0,53$, $p<0,001$), IgA ($R=0,56$, $p<0,001$). При увеличении НQ более 0,5 описанные выше корреляционные связи нарушались: их сила снижалась ($R<0,30$) или уровень статистической значимости превышал критический ($p>0,05$). Полученные результаты свидетельствуют о том, что изменения содержания изучаемых показателей имеют линейную зависимость от уровня ингаляционной нагрузки диоксидом азота только при НQ $< 0,5$, при большем коэффициенте опасности действие данного токсиканта на показатели иммунной системы неоднозначно.

Заключение

Таким образом, в результате проведенных исследований обнаружена зависимость содержания специфических ауто-АТ, отражающих состояние иммунной системы, показателей цитокинового профиля слизистой носа подростков от уровней загрязнения воздушной среды диоксидом азота. С увеличением НQ воздействия диоксида азота иммунореактивность ауто-АТ к $\beta 2$ -ГП I и к Fc-фрагменту IgG в крови подростков повышалась, а содержание IL-10 и INF- γ в смывных водах из носа – снижалось, что свидетельствует о напряженности гуморального звена иммунитета. У 29,6% подростков в РТМЛ выявлена сенсibilизация к нитриту натрия, что указывает на наличие у них гиперчувствительности замедленного типа к данному

соединению. Полученные результаты доказывают факт влияния ингаляционной нагрузки диоксидом азота на наличие к нему сенсibilизации, развитие которой не имеет прямой зависимости от уровня этого поллютанта.

Литература

1. Ефимова Н.В., Дорогова В.Б., Журба О.М., Никифорова В.А. Оценка воздействия фтора на детское население Иркутской области // Медицина труда и промышленная экология. 2009. № 1. С. 23–26.
2. Оконенко Т.И., Гатилов Д.В. Обращаемость больных бронхиальной астмой и острым гнойным конъюнктивитом в зависимости от уровня загрязнения атмосферы // Экология человека. 2013. № 4. С. 61–64.
3. Sunyer J., Schwartz A., Tobias V., Macfarlane D., Garcia J., Antó J.M. Patients with chronic obstructive pulmonary disease are at risk of death associated with urban particle air pollution: a casecrossover analysis // Am. J. Epidemiol. 2000. № 151. PP. 50–56.
4. Тронин А.А., Крицук С.Г., Латыпов И.Ш. Диоксид азота в воздушном бассейне России по спутниковым данным // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2009. Т. 6. № 2. С. 217–223.
5. Малахов В.О., Загородня Г.М., Личко В.С., Джанелідзе Т.Т., Волох Ф.О. Проблема оксиду азоту в неврології. Суми : Видавництво СумДПУ ім. А.С. Макаренка, 2009. 242 с.
6. Евсеев В.А., Миковская О.И. Нейроиммунопатология: иммуноагрессия, дисрегуляция, перспективы адаптивной иммунотерапии // Журнал неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова. 2002. Т. 102. № 5. С. 60–64.
7. Кузнецова В.Л., Соловьева А.Г. Оксид азота: свойства, биологическая роль, механизмы действия // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 4. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=21037> (дата обращения: 08.02.2018).
8. Дубовская Л. В., Колеснева Е. В., Князев Д. М., Волотовский И. Д. Защитная роль оксида азота при окислительном стрессе, индуцированном в растениях табака пероксидом водорода // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 6. С. 847–855.
9. Ting H.H., Timimi F.K., Boles K.S., Creager S.J., Ganz P., Creager M.A. Vitamin C improves endothelium-dependent vasodilation in patients with non-insulin-dependent diabetes mellitus // J Clin Invest. 1996. № 97 (1). PP. 22–28.
10. Марков Х.М. Оксид азота и сердечно-сосудистая система // Успехи физиологических наук. 2001. Т. 32. № 3. С. 49–65.
11. Tschakovsky M.E., Joyner M.J. Nitric oxide and muscle blood flow in exercise // Appl Physiol Nutr Metab. 2008. Vol. 33. № 1. PP. 151–160.
12. Лебедев К.А., Понякина И.Д., Гончаров И.Ю., Саган Л.Г., Митронин А.В., Годунова М.И. Диагностика алергонепереносимости протезных материалов // Российский стоматологический журнал. 2005. № 6. С.25–32.
13. Kim B.J., Seo J.H., Jung Y.H., Kim H.Y., Kwon J.W., Kim H.B., Lee Y., Park S., Yu J., Kim H.C., Leem J.H., Lee J.Y., Sakong J., Kim S.Y., Lee C.G., Kang D.M., Ha M., Hong Y.C., Kwon H.J., Hong S.J. Air pollution interacts with past episodes of bronchiolitis in the development of asthma // Allergy. 2013. Vol. 68. № 4. PP. 517–523. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/all.12104/epdf> (дата обращения: 25.11.2016).
14. Vimercati L., Gatti M.F., Baldassarre A., Nettis E., Favia N., Palma M, Martina GL, Di Leo E, Musti M. Occupational Exposure to Urban Air Pollution and Allergic Diseases // Int J Environ Res Public Health. 2015. Vol. 12. N 10. P.12977–12987. doi:10.3390/ijerph121012977 www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4627011/ (дата обращения: 23.11.2016).

15. Анохин Ю.Н. Экологический принцип морфофункциональной организации иммунной системы // *Экология человека*. 2005. № 10. С 39–42.
16. Handzel Z.T. Effects of environmental pollutants on airways, allergic inflammation, and the immune response // *Rev Environ Health*. 2000. Vol. 15, № 3. PP. 325–336.
17. Geraghty P., Dabo A.J., D'Armiento J. TLR4 protein contributes to cigarette smoke-induced matrix metalloproteinase-1 (MMP-1) expression in chronic obstructive pulmonary disease // *J. Biol. Chem*. 2011. Vol. 286. № 34. PP. 30211–30218. doi: 10.1074/jbc.M111.238824
18. Hajat A., Allison M., Diez-Roux A.V., Jenny N.S., Jorgensen N.W., Szpiro A.A., Vedal S., Kaufman J.D. Long-term exposure to air pollution and markers of inflammation, coagulation, and endothelial activation: a repeat-measures analysis in the Multi-Ethnic Study of Atherosclerosis (MESA) // *Epidemiology*. 2015. Vol. 26, № 3. PP. 310–320. doi: [10.1097/EDE.0000000000000267](https://doi.org/10.1097/EDE.0000000000000267).
19. Mostafavi N., Vlaanderen J., Chadeau-Hyam M., Beelen R., Modig L., Palli D., Bergdahl I.A., Vineis P., Hoek G., Kyrtopoulos S.A., Vermeulen R. Inflammatory markers in relation to long-term air pollution // *Environ Int*. 2015. № 81. PP. 1–7. doi: [10.1016/j.envint.2015.04.003](https://doi.org/10.1016/j.envint.2015.04.003).
20. Мизерницкий Ю.Л., Мельникова И.М. Дифференцированная иммунокоррекция у детей с частыми респираторными инфекциями. М. : Оверлей, 2009. 144 с.
21. Руководство по оценке риска для здоровья населения при воздействии химических веществ, загрязняющих окружающую среду. P2.1.10.1920-04. М. : Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2004. 143 с.
22. Маснавиева Л.Б., Ефимова Н.В., Кудаева И.В. Индивидуальные риски здоровью подростков, обусловленные загрязнением воздушной среды, и их связь с уровнями специфических аутоантител // *Гигиена и санитария*. 2016. Т. 95, № 8. С. 738–742.
23. Кишкун А.А. Клиническая лабораторная диагностика. М. : ГЭОТАР-Медиа, 2010. 717 с.
24. Гоженко А.И., Насибуллин Б.А., Кохно Ю.С. Активность NO-синтазы слизистой оболочки желудка при язвенной болезни двенадцатиперстной кишки // *Вестник РАМН*. 2000. № 7. С. 8–10.
25. Полегаев А.Б. Физиологическая иммунология (естественные ауто-антитела и проблемы наномедицины). М. : Миклош, 2011. 218 с.
26. Маснавиева Л.Б., Кудаева И.В. Содержание специфических аутоантител, характеризующих состояние нервной и иммунной систем, у подростков с различным уровнем адаптационных возможностей // *Нейрокомпьютеры*. 2015. № 1. С. 25–30.
27. Ляшенко А.А., Уваров В.Ю. К вопросу о систематизации цитокинов // *Успехи современной биологии*. 2001. Т. 121. № 6. С. 589–603.
28. Кузнецов А.В. Иммуноглобулин А у детей, современные представления о его противовоспалительных и провоспалительных эффекторных функциях // *Фундаментальные исследования*. 2012. № 2–1. С. 198–203
29. Gordon S.B., Read R.C. Macrophage defences against respiratory tract infections // *British Medical Bulletin*. 2002. Vol. 61. PP. 45–61.
30. Malaponte G., Bevelacqua V., Volti G., Petrina M., Nicotra G., Sapuppo V., Li Volti S., Travalì S., Mazzarino M.C. Soluble adhesion molecules and cytokines in children affected by recurrent infections of the upper respiratory tract // *Ped. Research*. 2004. Vol. 55. PP. 666–673.
31. Леонова М.В., Ефременкова О.В. Местная иммуномодуляция при заболеваниях верхних дыхательных путей // *Качественная практическая практика*. 2002. № 1. С. 14–22.
32. Лим Т.Е. Влияние транспортных загрязнений на здоровье человека. Обзор литературы // *Экология человека*. 2010. № 1. С. 4–9.

33. Серебренникова С.Н., Семинский И.Ж., Семенов Н.В., Гузовская Е.В. Интерлейкин-1, интерлейкин-10 в регуляции воспалительного процесса // Сибирский медицинский журнал. 2012. № 8. С. 5–7.
34. Asadullah K., Sterry W., Volk H.D. Interleukin-10 therapy review of new approach // Pharmacological reviews. 2003. Vol. 55, № 2. PP. 241–269.
35. Lan R. Y., Ansari A. A., Lian Z. X., Gershwin M. E. Regulatory T cells: development, function and role in autoimmunity // Autoimmun. Rev. 2005. Vol. 4. № 6. PP. 351–363.
36. Щеплягина Л.А. Секреторный иммуноглобулин А в формировании иммунитета в детском возрасте // Лечение и профилактика. 2016. № 3 (19). С. 49–55.
37. Khaitov R.M. Physiology of the immune system // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2000. Т. 87. № 8. С. 1060–1071.
38. Кудяева И.В., Бударина Л.А., Маснабиева Л.Б. Закономерности нарушений биохимических процессов при воздействии нейротоксичных веществ различной природы // Медицина труда и промышленная экология. 2008. № 8. С. 7–11

*Поступила в редакцию 23.03.2018 г.; повторно 15.05.2018 г.;
принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.*

Авторский коллектив:

Маснабиева Людмила Борисовна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории иммуно-биохимических и молекулярно-генетических исследований в гигиене Федерального государственного бюджетного научного учреждения Восточно-Сибирский институт медико-экологических исследований (Россия, 665827, г. Ангарск, Иркутская область, 12-а микрорайон, 3).
E-mail: Masnavieva_luda@mail.ru

Кудяева Ирина Валерьевна – д-р мед. наук, доцент, зам. директора по научной работе Федерального государственного бюджетного научного учреждения Восточно-Сибирский институт медико-экологических исследований (Россия, 665827, г. Ангарск, Иркутская область, 12-а микрорайон, 3).
E-mail: Kudaeva_irina@mail.ru

For citation: Masnavieva LB, Kudaeva IV. Variability of the immune system parameters under different inhalation loads with nitrogen dioxide of the air. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:192-206. doi: 10.17223/19988591/42/10
In Russian, English Summary

Liudmila B. Masnavieva, Irina V. Kudaeva

East-Siberian Institute of Medical and Ecological Research

Variability of the immune system parameters under different inhalation loads with nitrogen dioxide of the air

It is known that air pollution with nitrogen dioxide creates prerequisites for formation of inflammatory and allergic diseases of the respiratory and immune systems. The literature data indicate that the effects of this substance can be ambiguous and multidirectional, and convincing evidence of development of sensitization to nitrogen dioxide does not exist. The aim of this work was to study the parameters of humoral immunity and sensitization of adolescents with different inhalation loads with nitrogen dioxide. We studied 659 healthy teenagers (13-16 years), living in cities and rural areas of Irkutsk region (Angarsk, 52°34'N; Sayansk 54°07'N; Kitoi, 52°36'N; Razzdolye, 52°26'N), in 2009-2014.

We investigated the content of nitrogen dioxide in the atmospheric air of settlements, as well as the air of residential and educational premises, in which students live and

study. Anamnestic data and information about the students' daily routine were collected by means of a questionnaire. We calculated the individual inhalation load with nitrogen dioxide and hazard factors (HQ) of its effects on the organism of adolescents. The concentration of this compound in the air and the personalized data of the subjects were taken into account in the calculation of inhalation load and HQ. Two groups of adolescents were formed according to individual risk factors. Schoolchildren with $HQ < 0.5$ were included in group I, and adolescents with $0.5 \leq HQ < 1.0$ constituted group II. Serum levels of autoantibodies reflecting the state of the immune system, cytokine content (IL-2, IL-10, INF- α , INF- γ), IgA in the blood and flushing from the nose were studied in the examined individuals. We assessed allergic mood of the organism of adolescents according to the level of total IgE and studied the number of eosinophilic granulocytes in nasal mucus and the inhibition of the migration of blood leukocytes with sodium nitrite under different inhalation load with nitrogen dioxide. For statistical analysis, we used non-parametric tests (Mann-Whitney U-test, Spearman's rank correlation).

As a result, we found out that the immunoreactivity of autoantibodies to β 2-glycoprotein I and Fc-fragment IgG in the blood of adolescents increased with an increase in the inhalation load with nitrogen dioxide (See Table). The proportion of individuals with autoantibodies' immunoreactivity to β 2-glycoprotein I and to the IgG Fc fragment exceeding the reference level in group II was higher than among adolescents in group I. These changes may indicate the presence of inflammatory reactions accompanying the development of adaptive or maladaptive processes. We noted a tendency to increase the levels of IL-10 and decrease INF- γ in schoolchildren with $HQ \geq 0.5$. We established that about 30% of the tested students had IgA levels below the reference. Also, we studied the indices of local immunity under different inhalation loads with nitrogen dioxide.

The decrease in the content of IL-10 and INF- γ in the nasal flush, which was detected in adolescents with risk factors of 0.5 and above, may indicate the stress of local immunity in these individuals. Associations between the hazard coefficient and levels of autoantibodies to β 2-glycoprotein, IL-2, INF- α , INF- γ and IgA were established in the blood of schoolchildren at $HQ < 0.5$. Correlation connections were disrupted when the inhalation load with nitrogen dioxide increased ($HQ \geq 0.5$), which may indicate an ambiguous effect of this toxicant on the immune system at this level of pollutant load. Elevated IgE levels were detected in every third teenager in each group. The number of eosinophilic granulocytes in the nasal mucus of schoolchildren from $0.5 \leq HQ < 1.0$ was higher, compared to their peers having a lower inhalation load with nitrogen dioxide. The presence of sensitization to sodium nitrite was proved by the inhibition of leukocyte migration in 29.6% of the examined subjects. The obtained results prove the effect of inhalation load with nitrogen dioxide on the presence of sensitization to it, which does not directly depend on the level of exposure to nitrogen dioxide. Thus, as a result of our studies, we found a relationship between the air pollution with nitrogen dioxide, the levels of specific autoantibodies, reflecting the state of the immune system, and the parameters of the cytokine profile of the nasal mucosa of adolescents.

The paper contains 1 Table and 38 References.

Key words: immune system; cytokines; immunoglobulins; adolescents.

Funding: This work was carried out within the framework of the research "Development of methodological approaches to the identification of environmentally caused disorders of public health" (No 01200960987), and "Medico-ecological and social aspects of the formation of health and the quality of life of the population of Siberia" (No 01201355912).

References

1. Efimova NV, Dorogova VB, Zhouriba OM, Nikiforova VA. Evaluating fluorine effects in children of Irkutsk area. *Meditsina truda i promyshlennaya ekologiya = Occupational Medicine and Industrial Ecology*. 2009;(1):23-26. In Russian
2. Okonenko TI, Gatilov DV. Appealability of patients with bronchial asthma and acute purulent conjunctivitis depending on air pollution level. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2013;4:61-64. In Russian
3. Sunyer J, Schwartz A, Tobias B, Macfarlane D, Garcia J, Antó JM. Patients with chronic obstructive pulmonary disease are at risk of death associated with urban particle air pollution: a casecrossover analysis. *Am. J. Epidemiol.* 2000;(151):50-56.
4. Tronin AA, Kritsuk SG, Latypov ISH. Satellite observations of nitrogen dioxide in Russia. *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa = Current Problems in Remote Sensing of the Earth from Space*. 2009;6(2):217-223. In Russian, English Summary
5. Malakhov VO, Zavgorodnya GM, Lichko VS, Dzhaneldidze TT, Volokh FO. Problema oksidu azotu v nevrologii [Problem of nitrogen oxide in neurology]. Sumi: Vidavnistvo SumDPU im. A.S. Makarenka; 2009. 242 p. In Ukrainian
6. Evseev VA, Mikovskaya OI. Neyroimmunopatologiya: immunoagressiya, dizregulyatsiya, perspektivy adaptivnoy immunoterapii [Neuroimmunopathology: immunoaggression, dysregulation, and prospects of adaptive immunotherapy]. *Zhurnal nevrologii i psikiatrii imeni S.S. Korsakova = Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2002;102(5):60-64. In Russian
7. Kuznetsova VL, Soloveva AG. Nitric oxide: properties, biological role, and mechanisms of action. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. 2015;4:462. In Russian
8. Dubovskaya LV, Kolesneva EV, Knyazev DM, Volotovskii ID. Protective role of nitric oxide during hydrogen peroxide-induced oxidative stress in tobacco plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2007;54(6):755-762. doi: [10.1134/S1021443707060064](https://doi.org/10.1134/S1021443707060064)
9. Ting HH, Timimi FK, Boles KS, Creager SJ, Ganz P, Creager MA. Vitamin C improves endothelium-dependent vasodilation in patients with non-insulin-dependent diabetes mellitus. *J Clin Invest*. 1996;97(1):22-28. doi: [10.1172/JCI118394](https://doi.org/10.1172/JCI118394)
10. Markov HM. Nitrogen Oxide and the Cardio-Vascular System. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk*. 2001;32(3):49-65. In Russian
11. Tschakovsky ME, Joyner MJ. Nitric oxide and muscle blood flow in exercise. *Appl Physiol Nutr Metab*. 2008;33(1):151-160.
12. Lebedev KA, Ponyakina ID, Goncharov IYu, Sagan LG, Mitronin AV, Godunova MI. Diagnostics of allergen-tolerance of prosthetic materials. *Rossiiskii Stomatologicheskii Zhurnal*. 2005;(6):25-32. In Russian
13. Kim BJ, Seo JH, Jung YH, Kim HY, Kwon JW, Kim HB, Lee Y, Park S, Yu J, Kim HC, Leem JH, Lee JY, Sakong J, Kim SY, Lee CG, Kang DM, Ha M, Hong YC, Kwon HJ, Hong SJ. Air pollution interacts with past episodes of bronchiolitis in the development of asthma. *Allergy*. 2013;68(4):517-523. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/all.12104/epdf> (accessed 25.11.2016).
14. Vimercati L, Gatti MF, Baldassarre A, Netti E, Favia N, Palma M, Martina GL, Di Leo E, Musti M. Occupational exposure to urban air pollution and allergic diseases. *Int J Environ Res Public Health*. 2015;12(10):12977-12987. doi: [10.3390/ijerph121012977](https://doi.org/10.3390/ijerph121012977) Available at: www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4627011/ (accessed 23.11.2016).
15. Anohin YuN. Ecological principle morphofunctional organization of immune system. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2005;10:39-42. In Russian
16. Handzel ZT. Effects of environmental pollutants on airways, allergic inflammation, and the immune response. *Rev. Environ. Health*. 2000;15(3):325-336.

17. Geraghty P, Dabo AJ, D'Armiento J. TLR4 protein contributes to cigarette smoke-induced matrix metalloproteinase-1 (MMP-1) expression in chronic obstructive pulmonary disease. *J. Biol. Chem.* 2011;286(34):30211-30218. doi: [10.1074/jbc.M111.238824](https://doi.org/10.1074/jbc.M111.238824)
18. Hajat A, Allison M, Diez-Roux AV, Jenny NS, Jorgensen NW, Szpiro AA, Vedal S, Kaufman JD. Long-term exposure to air pollution and markers of inflammation, coagulation, and endothelial activation: a repeat-measures analysis in the Multi-Ethnic Study of Atherosclerosis (MESA). *Epidemiology.* 2015;26(3):310-320. doi: [10.1097/EDE.0000000000000267](https://doi.org/10.1097/EDE.0000000000000267).
19. Mostafavi N, Vlaanderen J, Chadeau-Hyam M, Beelen R, Modig L, Palli D, Bergdahl IA, Vineis P, Hoek G, Kyrtopoulos SA, Vermeulen R. Inflammatory markers in relation to long-term air pollution. *Environ. Int.* 2015;(81):1-7. doi: [10.1016/j.envint.2015.04.003](https://doi.org/10.1016/j.envint.2015.04.003).
20. Mizernitskiy YuL, Mel'nikova IM. Differentsirovannaya immunokorreksiya u detey s chastymi respiratornymi infektsiyami [Differential immunocorrection in children with recurrent respiratory infections]. Moscow: Overley Publ.; 2009. 144 p. In Russian
21. *Assessment of human health risks from environmental chemicals.* R2.1.10.1920-04. Moscow: Federal Center for Sanitary and Epidemiological Supervision of the Russian Ministry of Health; 2004, 143 p. In Russian
22. Masnavieva LB, Efimova NV, Kudaeva IV. Individual risks to adolescent health, caused by contaminating the air, and their relationship with the levels of specific autoantibodies. *Gigiena i sanitariya.* 2016;(8):738-743. doi: [10.18821/0016-9900-2016-95-8-738-742](https://doi.org/10.18821/0016-9900-2016-95-8-738-742). In Russian, English Summary
23. Kishkun AA. Klinicheskaya laboratornaya diagnostika [Clinical laboratory diagnostics]. Moscow: GEOTAR-Media Publ.; 2010. 717 p. In Russian
24. Gozhenko AI, Nasibullin BA, Kokhno YuS. Aktivnost' NO-sintazy slizistoy obolochki zheludka pri yazvennoy bolezni dvenadtsatiperstnoy kishki [The activity of NO-synthase of the gastric mucosa in duodenal ulcer]. *Vestnik Rossiiskoi akademii meditsinskikh nauk = Annals of the Russian Academy of Medical Sciences.* 2000;(7):8-10. In Russian
25. Poletaev AB. Fiziologicheskaya immunologiya (estestvennye auto-antitela i problemy nanomeditsiny) [Physiological immunology (natural auto-antibodies and nanomedicine problems)]. Moscow: Miklosh Publ.; 2011. 218 p. In Russian
26. Masnavieva LB, Kudaeva IV. The contents of specific autoantibodies characterizing the state of nervous and immune systems teenagers with different levels of adaptation opportunities. *Neurocomputers.* 2015;(1):25-30. In Russian
27. Lyashenko AA, Uvarov VYu. K voprosu o sistematizatsii tsitokinov [On cytokine systematization]. *Uspekhi sovremennoy biologii = Biology Bulletin Reviews.* 2001;121(6):589-603. In Russian
28. Kuznetsov AV. Immunoglobulin a in children: Modern concepts of its anti-inflammatory and proinflammatory effector functions. *Fundamental'nye issledovaniya = Fundamental research.* 2012;(2-1):198-203. In Russian
29. Gordon SB, Read RC. Macrophage defences against respiratory tract infections. *British Medical Bulletin.* 2002;61:45-61.
30. Malaponte G, Bevelacqua V, Volti G, Petrina M, Nicotra G, Sapuppo V, Li Volti S, Travali S, Mazzarino MC. Soluble adhesion molecules and cytokines in children affected by recurrent infections of the upper respiratory tract. *Ped. Research.* 2004;55:666-673. doi: [10.1203/01.PDR.0000113770.22794.DF](https://doi.org/10.1203/01.PDR.0000113770.22794.DF)
31. Leonova MV, Efremenkova OV. Local immunomodulation in diseases of the upper respiratory tract. *Kachestvennaya klinicheskaya praktika = Good Clinical Practice.* 2002;(1):14-22. In Russian, English Summary
32. Lim TE. Influence of transport pollution on health of the person. Literature Review. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology.* 2010;(1):4-9. In Russian, English Summary

33. Serebrennikova SN, Seminsky IZh, Semenov NV, Guzovskaya EV. Interleukin-1, interleukin-10 in regulation of inflammatory process. *Sibirskii Meditsinskii Zhurnal = Siberian Medical Journal*. 2012;(8):5-7. In Russian
34. Asadullah K, Sterry W, Volk HD. Interleukin-10 therapy review of new approach. *Pharmacological Reviews*. 2003;55(2):241-269. doi: [10.1124/pr.55.2.4](https://doi.org/10.1124/pr.55.2.4)
35. Lan RY, Ansari AA, Lian ZX, Gershwin ME. Regulatory T cells: development, function and role in autoimmunity. *Autoimmun. Rev.* 2005;4(6):351-363. doi: [10.1016/j.autrev.2005.01.007](https://doi.org/10.1016/j.autrev.2005.01.007)
36. Shcheplyagina LA. The secretory immunoglobulin A in formation of local immunity in children. *Lechenie i profilaktika = Disease Treatment and Prevention*. 2016;3(19)49-55. In Russian
37. Khaitov RM. Immune system physiology. *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2000;86(3):252-267.
38. Kudaeva IV, Budarina LA, Masnavieva LB. Patterns of biochemical disorders under exposure to neurotoxic chemicals varying in nature. *Meditsina truda i promyshlennaya ekologiya = Occupational Medicine and Industrial Ecology*. 2008;(8):7-11. In Russian

Received 28 December 2017; Revised 17 April 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Masnavieva Liudmila B, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Immune-Biochemical and Molecular-Genetic Research in Hygiene, Siberian Institute of Medical and Ecological Research, 3, 12-a Mikroraion, Angarsk 665827, Russian Federation.

E-mail: masnavieva_luda@mail.ru

Kudaeva Irina V, Dr. Sci. (Med.), Assoc. Prof., Deputy Director for Science, East-Siberian Institute of Medical and Ecological Research, 3, 12-a Mikroraion, Angarsk 665827, Russian Federation.

E-mail: Kudaeva_irina@mail.ru

УДК 599.642 2 /571.5

doi: 10.17223/19988591/42/11

**Н.Т. Омурзакова, Г.Т. Курманбекова, С.Т. Бейшеналиева,
Э.К. Табылдиева, Б.У. Кыдыралиева**

Кыргызско-Турецкий университет «Манас», г. Бишкек, Кыргызстан

Активность тканевых ферментов у коров (*Bos taurus*) и яков (*Bos grunniens*), содержащихся в разных экологических условиях

*Определены степени активности аспаратаминотрансферазы (АсАТ), аланинаминотрансферазы (АлАТ), уровень общего билирубина, прямого и непрямого билирубина в сыворотке крови у коров и яков, содержащихся в разных экологических условиях. Статистическая обработка результатов проведена при помощи методов биометрического анализа. Для исследования взято по 20 голов яков (*Bos grunniens*) и коров (*Bos Taurus*) в возрасте 2–3 лет. В условиях высокогорья, в котором содержались яки (>2200м над ур. м.) в сыворотке крови выявлена повышенная активность АсАТ (124,2±6,27 ед/л) по сравнению с коровами (90,47±4,23 ед/л), содержащимися в низкогорье (760 м. над ур. м.). На протяжении эксперимента уровень АлАТ не показал статистически значимых различий между группами исследуемых животных. Отмечено повышение уровня общего билирубина и его фракций в сыворотке крови у яков. Установлено, что условие высокогорья является причиной формирования у яков адаптивных качеств и свидетельствует о наличии высокого уровня обменных процессов, который проявляется повышенным содержанием тканевых ферментов, общего билирубина и его фракций.*

Ключевые слова: *печень; аланинаминотрансфераза; аспаратаминотрансфераза; общий билирубин; прямой билирубин; непрямо́й билирубин.*

Введение

Безопасная животноводческая продукция на сегодняшний день является исключительно важной, и решение данного вопроса на примере Республики Кыргызстан представляет большой научный интерес и имеет практическое значение в обеспечении продовольственной безопасности страны.

Анализ биохимических параметров крови позволяет судить о состоянии углеводного, белкового, липидного обменов, выявить непродуктивные энергозатраты организма. Необходимое условие нормального течения обмена веществ – это постоянство внутренней среды организма, в котором лежит нормальное функционирование ферментных систем. Поэтому в составе внеклеточных жидкостей по активности ферментов можно выявить изменения, происходящие внутри клеток различных органов, таких как печень [1–3].

Печень у жвачных животных составляет около 1,3–1,6% массы тела; несмотря на это, она требует значительного количества энергии из-за множества метаболических процессов, протекающих в печеночной ткани [4–5]. Среди различных ферментов, связанных с обменом аминокислот и белков, особый интерес представляют аспаргатаминотрансфераза (АсАТ – КФ 2.6.1.2) и аланинаминотрансфераза (АлАТ – КФ 2.7.1.2). Это ферменты класса трансфераз, катализирующие в организме обратимые реакции трансаминирования. Данные реакции являются центральным звеном азотистого обмена в организме. При участии трансаминаз осуществляется перенос α -аминогруппы и водорода от одной молекулы субстрата к другой без промежуточного образования аммиака, с аминокислоты на кетокислоту с образованием новой кетокислоты и новой аминокислоты [6–8].

Домашний як (*Bos grunniens*) остается малоизученным видом среди других сельскохозяйственных животных, так как разведение его ограничено в основном высокогорными труднодоступными территориями азиатского континента, где этот вид является объектом традиционного экстенсивного животноводства [9–10].

Несмотря на вышесказанное, як изучался отечественными, российскими и иностранными учеными. Основные направления этой научной деятельности – изучение биологии яков, морфологии, иммуноморфологии, физиологии, генетики, в том числе определение экстерьерных, интерьерных, нормативных показателей, адаптации к разным регионам, возрастных, породных, физиологических и половых различий; продуктивность, качественный и количественный состав продуктов животных [2, 9, 11–14]. В то же время в доступной нам отечественной и зарубежной литературе сведений о биохимических исследованиях яков недостаточно, кроме того, в сравнительном аспекте, это полудикое и домашнее животное достаточно не изучено.

Цель нашего исследования – изучение активности тканевых ферментов и фракций билирубина у коров и яков, находящихся в разных экологических условиях.

Материалы и методики исследования

Данное исследование выполнено в лаборатории биохимии биологического отделения факультета естественных наук Кыргызско-Турецкого университета «Манас» города Бишкек, Кыргызстан. Экспериментальные яки (*Bos grunniens*) содержались в выпасе в Тонском районе Иссык-Кульской области в фермерском хозяйстве «Ороз» (>2200 м над ур. м.), а коровы имели стойлово-выгульное содержание (*Bos taurus*) в крестьянских хозяйствах Чуйской области (760 м над ур. м.).

Исследования проведены одновременно у 40 клинически здоровых обоеполых яков и коров в возрасте 2–3 лет. Кровь для исследования брали из яремной вены, расположенной над трахеей в так называемом яремном жело-

бе. Место укола очищали ватным тампоном, смоченным спиртом. При взятии крови иглу вкалывали на границе перехода верхней трети шеи в среднюю, чтобы вызвать достаточное наполнение вены и уменьшить ее подвижность, вену сдавливали пальцем. При вколе иглы кровь струйкой вытекала через отверстие и собиралась в подставленную под иглу стерильную пробирку. Пробирку сразу закрывали герметичной пробкой, а иглу извлекли, пережимая пальцем вену выше места вкола. В заключение область вкола иглы дезинфицировали настойкой йода. Кровь в течение 24 ч при температуре +2...8°C в специальных термоконтейнерах доставили в лабораторию. При проведении исследования выполняли все особые, оговоренные в описании методик [15] правила взятия, консервации и хранения проб крови у 40 клинически здоровых яков и коров. Сыворотку крови получили центрифугированием (3000 оборотов в минуту) в течение 10 мин. Для определения функционального состояния печени у яков и коров проводили биохимический анализ сыворотки крови. Из биохимических показателей сыворотки крови оценивали: активности аланинаминотрансферазы (АлАТ) и аспартатаминотрансферазы (АсАТ), уровни общего билирубина, прямого и непрямого билирубина на автоматическом биохимическом анализаторе PERFECT MINDRAY 400 (Auber Medical, Китай) колориметрическим методом. Принцип колориметрического анализа основан на взаимодействии между ферментом и субстратом для формирования и оценки колориметрически окрашенного светопоглощающего комплекса путем добавления реагента. [16]. Результаты экспериментов обрабатывали с использованием методов биометрического анализа с учетом критерия Стьюдента [17].

Результаты исследования и обсуждение

Показатели крови являются индикатором работы всего организма, они могут характеризовать уровень адаптации животных к различным экологическим факторам [18, 19]. Средние значения АлАТ и АсАТ у яков (*Bos grunniens*), содержащихся в фермерском хозяйстве «Ороз», и коров (*Bos taurus*) крестьянских хозяйств Чуйской области приведены в табл. 1.

Как видно из данных табл. 1, биохимические показатели в сыворотке крови у яков и коров находились в основном в пределах физиологической нормы. Но в сыворотке крови яков, содержащихся в высокогорье, по сравнению с коровами, содержащимися в среднегорье, активность АсАТ повышалась с $90,47 \pm 4,23$ до $124,2 \pm 6,27$ ед/л ($p < 0,001$). А в активности фермента АлАТ не обнаружено статистически значимых изменений на протяжении всего эксперимента ($p > 0,2$). Результаты наших исследований по активности аминотрансферазы у коров соответствуют данным других исследователей [13].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Средние значения АЛТ и АсАТ у яков (*Bos grunniens*) и коров (*Bos taurus*)
 [Average values of AST and ALT in yaks (*Bos grunniens*) and cows (*Bos taurus*)]

Исследуемые животные [Experimental animals]	n	АСТ ед/л [AST u/L]				АЛТ ед/л [ALT u/L]			
		X±mx	σ	Cv %	td	X±mx	σ	Cv %	td
<i>B. grunniens</i>	20	124,2±6,27	24,3	19,5	4,46***	41,3±1,72	6,7	16,1	0,47
<i>B. taurus</i>	20	90,47±4,23	16,4	18,1		39,4±3,71	14,4	36,5	

Повышенное содержание аминотрансфераз у яков говорит о высоком уровне обменных процессов, что является показателем адаптации к природной среде [10, 20]. Одним из важных факторов приспособленности яков к резко континентальному климату и вертикальной зональности обитания является биохимический состав крови. Генотип и экосистема обитания яков обуславливаются особенностью формирования адаптивных качеств, которые проявляются в биохимическом составе крови [20]. По данным М. Thrall (2007) [21], при гипоксии и шоковом состоянии ферменты через мембрану клеток проходят без повреждения клеточной функции. Также авторами отмечено повышенное содержание АЛТ в сыворотке крови, что является фактором, изменяющим проницаемость мембран гепатоцитов; это вызвано отравлением токсинами и гипоксией [14, 22].

По результатам статистического анализа у яков АсАТ с коэффициентом вариации $C_v = 19,5\%$ показал среднюю изменчивость. АЛТ также показал средний коэффициент вариации $C_v = 16,1\%$, тогда как коэффициент вариации АЛТ у коров показывает $C_v = 36,5\%$, что говорит о значительной изменчивости вариационного ряда. В свою очередь АсАТ показывает средний коэффициент вариации $C_v = 18,1\%$ (табл. 1).

Выявлена статистическая значимость различий яков и коров по заданным показателям. При числе степеней свободы $f=38$ минимальное значение, которое принимает td , равно 1,70 ($p>0,90$) и 2,70 ($p>0,999$). Статистическая значимость различий АсАТ у яков и коров показала высокую степень, тогда как в содержании АЛТ не обнаружено статистически значимых различий (табл. 2).

Данные исследователей медицинского исследовательского института Китая показали, что с увеличением высоты обитания уровни показателей АЛТ и АсАТ в сыворотке крови крупного рогатого скота постепенно увеличиваются, кроме того, в условиях высокогорья изменяются активность печени и организация структуры. Разные высоты имеют свою тяжесть гипоксии, при которой гормоны могут вызвать повреждение и окислительный стресс печени [24]. Активация тканевых ферментов в сыворотке крови яков в условиях высокогорья также может изменить активность печени, из-за чего и увеличились уровни показателей аминотрансферазы.

Общий билирубин образуется в печени и является продуктом распада гемоглобина. Прямой билирубин – это одно из составляющих общего билирубина. Прямой билирубин, как и любой вид билирубина, до некоторой степени токсичен, выводится через протоки вместе с желчью [6]. Соответственно, отклонения от нормы будут регистрироваться при нарушении антитоксической функции печени, что приводит к повреждению гепатоцитов. В связи с этим мы исследовали уровень общего, прямого и непрямого билирубина в сыворотке крови, чтобы проследить пути метаболизма билирубина. Во время исследования в сыворотки крови у яков и коров уровни общего и прямого билирубина находились в пределах физиологической нормы. В сыворотке крови яков уровень общего билирубина равен $0,63 \pm 0,05$ мг/дЛ, в это же время в сыворотке крови коров, содержащихся в Чуйской области, уровень общего билирубина составил $0,50 \pm 0,06$ мг/дЛ ($p < 0,05$). А когда исследовали фракции билирубина, получили следующие данные: у яков прямой билирубин изменялся статистически значимо по сравнению с коровами с $0,48 \pm 0,07$ до $0,20 \pm 0,05$ мг/дЛ ($p < 0,001$), а не прямой билирубин повышался в сыворотке крови у коров с $0,15 \pm 0,01$ до $0,30 \pm 0,02$ мг/дЛ ($p < 0,001$).

Данные зарубежных ученых [13] и наши исследования подтверждают биохимические параметры общего, прямого и непрямого билирубина сыворотки крови у коров. По результатам статистического анализа у яков общий билирубин с коэффициентом вариации C_v – 32,8 % изменяется значительно, а прямой билирубин показал высокий коэффициент вариации C_v – 57,8 %. Изменчивость вариационного ряда общего и прямого билирубина у коров тоже показала высокий коэффициент вариации (табл. 2).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Средние значения общего, прямого и непрямого билирубина у яков и коров
[Average values of total, direct and indirect bilirubin in yaks (*Bos grunniens*) and cows (*Bos taurus*)]

Исследуемые животные [Experimental animals]	n	Общий билирубин, мг/дЛ [Total Bilirubin, mg/dL]				Прямой билирубин, мг/дЛ [Direct Bilirubin, mg/dL]				Непрямой билирубин, мг/дЛ [Indirect Bilirubin mg/dL]			
		X±mx	σ	Cv %	td	X±mx	σ	Cv %	td	X±mx	σ	Cv %	td
<i>B. grunniens</i>	20	$0,63 \pm 0,05$	0,20	32,8	1,62	$0,48 \pm 0,07$	0,3	57,8	3,10**	$0,15 \pm 0,01$	0,1	25,0	6,7***
<i>B. taurus</i>	20	$0,50 \pm 0,06$	0,25	49,07		$0,20 \pm 0,05$	0,21	56,5		$0,30 \pm 0,02$	0,04	7,48	

Статистической значимости различий общего билирубина у яков и коров не установлено ($p > 0,90$), значимость различий прямого билирубина выразилась в средней степени ($p > 0,95$), тогда как содержание непрямого билирубина статистически значимо ($p > 0,999$) (см. табл. 2).

Заключение

Таким образом, разные экологические условия приводят к изменениям биохимических показателей у экспериментальных животных. Показано, что не отмечается существенных изменений активности фермента АлАТ в сыворотке крови экспериментальных животных на протяжении всего эксперимента. Установлено, что у яков в сыворотке крови активность фермента АсАТ более высокая, чем у коров, а уровни общего и прямого билирубина в сыворотке крови у яков выше, чем у коров. Эти данные свидетельствуют о высоком уровне обменных процессов у яков, а также являются показателями адаптации к природной среде.

Литература

1. Абатчиков М.Г., Костеша. Н.Я. Физиологические механизмы адаптации при холодном методе выращивания телят // Вестник ТГПУ. 2010. № 3 (93). С. 44–49.
2. Бусловская Л.К. Энергетический обмен и кислотно-щелочной баланс у сельскохозяйственных животных при адаптации к стрессорам. Монография. Белгород : Изд. БелГУ, 2003. 188 с.
3. Мейер Д., Харви Д. Руководство по клинической ветеринарной медицине: Ветеринарная лабораторная медицина. Интерпретация и диагностика. Перевод с англ. Л.А. Певницкий; под ред. Ю.М. Кеда.. М. : Софион, 2007. 630 с.
4. Кветковская А.В., Фетько М.М., Шанбанович М.А. Взаимосвязь биохимических показателей крови коров с физиологическим состоянием их организма и типом кормления // Актуальные проблемы интенсификации производства продукции животноводства. Минск. 1999. С. 198–200.
5. Kalita H.C., Kalita P.C. Comparative histological studies on the vomero-nasal organ in mithun (*Bos frontaus*), yak (*Bos grunniens*) and zebu (*Bos indicus*) // Indian Journal Animal Research. 2004. 38 (2). PP. 102–106.
6. Племяшов К.В. Стекольников А.А., Племяшов К.В. Обмен веществ и его коррекция в воспроизводстве КРС // Практик. 2010. № 1. С. 36–41.
7. Baldwin R.L. Modeling ruminant degistation and metabolism. London; New York : Chapman and Hall; 1995. 578 p.
8. Chamberlin W.G., Middleton J.R. Spain J.N., Johnson G.C., Eilersieck., Pithua P. Subclinical hypocalcemia, plasma biochemical parameters, lipid metabolism, postpartum disease, and fertility in postparturient dairy cows // American Dairy Science Association. 2013. PP. 7002–7011.
9. Войнова О.А. Содержание резервной щелочности в крови коров в зависимости от кормового фактора и физиологического состояния // Повышение продуктивности жвачных животных. М., 1985. 82 с.
10. Liu F.Y., Hu L., Li Y.X., Liu S.M., Tang Y.P., Qi S.G., Yang L., Wu T.Y. Effect of altitude chronic hypoxia on liver enzymes and its correlation with ACE/ACE₂ in yak and migrated cattle // Chin Journal Applied Physiology. 2015. № 31 (3). PP. 272–275.
11. Итэсь Ю.В., Храмцов В.В., Магер С.Н., Паршина О.Н. Биохимический статус крупного рогатого скота разного возраста // Проблемы ветеринарной экологии в Якутии. 2002. С. 42–46.
12. Топурия Г.М., Аникина К.А., Трушина Л.Н., Топурия Л.Ю. Ферментативный спектр сыворотки крови крупного рогатого скота в условиях техногенеза // Актуальные

- проблемы ветеринарной медицины : материалы VIII сибирской ветеринарной конференции. Новосибирск, 2008. URL: <http://vetport.ru/pages/2008/bovis/Topurija.htm> (дата обращения: 12.09.2017).
13. Meyer D.J., Harvey J.W. Evaluation of hepatobiliary system and skeletal muscle and lipid disorders. In: Veterinary Laboratory Medicine. Interpretation and Diagnosis. 2nd ed. Philadelphia, London, Toronto, Montreal, Sydney, Tokyo : W.B. Saunders company, 1998. PP. 157–187.
 14. Zheng-Chao Tu, Huai Qiu, Ya-Ping Zhang. Polymorphism in Mitochondrial DNA (mtDNA) of Yak (Bosgrunniens) // Biochemical Genetics. 2002. № 40 (5-6). PP. 187–193.
 15. Скрипниченко Г.Г. Содержание общего белка и его фракций в сыворотке крови айрширского скота в зависимости от пола, сезона года, физиологического состояния и генотипа коров // Современные методы селекции в промышленном животноводстве. М., 1985. С. 27–31.
 16. Huang X.J., Choi Y.K., Im H.S., Yarimaga O., Yoon E., Kim H.S. Aspartate aminotransferase (AST/GOT) and alanine aminotransferase (ALT/GPT) detection techniques // Sensors. 2006. № 6. PP. 756–782.
 17. Гланц С.А. Медико-биологическая статистика / пер. с англ. Ю.А. Данилов, под ред. Н.Е. Бузикашвили, Д.В. Самойловой. М. : Практика, 459 р.
 18. Горизонтов П.Д. Стресс и система крови. М. : Медицина, 1983. 240 с.
 19. Гусев Б.Н., Жунушов А.Т., Алеева А.Ж. Результаты исследования сыворотки крови для биотехнологии // Наука и новые технологии. Бишкек. 2003 № 3. С. 53–55.
 20. Тайшин В.А., Анганов В.В. Биохимический состав крови у самок селекционной группы породы яка окинская // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2015. № 2-2. 260 с.
 21. Hematology and Veterinary Clinical Biochemistry. 1st ed. / ed. Thrall M. Roca. Sao Paulo, 2007. PP. 335–354.
 22. Васильев К.А. Морфофункциональная характеристика онтогенеза яка периодам развития. Улан-Уде : Бурят. кн. изд., 1991. 218 с.

*Поступила в редакцию 05.10.2017 г.; повторно 17.01.2018 г.;
принята 27.02.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.*

Авторский коллектив:

Омурзакова Нуржамал Тайчиевна – ассистент отделения биологии, факультет естественных наук Кыргызско-Турецкого университета «Манас» (Кыргызстан, 720038, г. Бишкек, пр. Мира, 56).

E-mail: nurjamalomurzakova@gmail.com

Курманбекова Гульбубу Токтосуновна – д-р. биол. наук, профессор, зав. отделения биологии, факультет естественных наук Кыргызско-Турецкого университета «Манас» (Кыргызстан, 720038, г. Бишкек, пр. Мира, 56).

E-mail: kurmanbekova59@gmail.com

Бейшеналиева Салкын Турсуналиевна – канд. биол. наук, доцент отделения биологии, факультет естественных наук Кыргызско-Турецкого университета «Манас» (Кыргызстан, 720038, г. Бишкек, пр. Мира, 56).

E-mail: salkun-beishenaliева@mail.ru

Табылдиева Эльмира Кушбосуновна – ассистент отделения биологии, факультет естественных наук Кыргызско-Турецкого университета «Манас» (Кыргызстан, 720038, г. Бишкек, пр. Мира, 56).

E-mail: elya0913@mail.ru

Кыдыралиева Бермет Улановна – научный сотрудник отделения биологии, факультет естественных наук Кыргызско-Турецкого университета «Манас» (Кыргызстан, 720038, г. Бишкек, пр. Мира, 56).

E-mail: bermet.kydyralieva@mail.ru

For citation: Omurzakova NT, Kurmanbekova GT, Beyshenalieva ST, Tabyldieva EK, Kydyralieva BU. Activity of tissue enzymes in cows (*Bos taurus*) and yaks (*Bos grunniens*) kept under different environmental conditions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;42:207-217. doi: 10.17223/19988591/42/11 In Russian, English Summary

**Nurzhamal T. Omurzakova, Gulbubu T. Kurmanbekova,
Salkyn T. Beyshenalieva, Elmira K. Tabyldieva, Bermet U. Kydyralieva**

Kyrgyzstan-Turkey Manas University, Bishkek, Republic of Kyrgyzstan

Activity of tissue enzymes in cows (*Bos taurus*) and yaks (*Bos grunniens*) kept under different environmental conditions

This paper is devoted to a comparative study of the transferase system, total bilirubin and its fractions in cows (*Bos taurus*) and yaks (*Bos grunniens*). The yak, as a half-wild animal inhabiting exclusively high-altitude areas and, at the same time, not requiring special care, has been attracting the attention of researchers for a long time. When analyzing the literature data, it becomes clear that many questions concerning these half-wild animals remain rather unexplored, which requires a detailed research.

To determine the functional state of the liver, experimental yaks and cows were subjected to a biochemical analysis of blood serum. We studied simultaneously 40 clinically healthy yaks and cows of both sexes aged 2-3 years old. The experimental yaks were kept grazing in the Oroz farm, Ton district, Issyk-Kul region (>2200 m above sea level), and the cows had stall-walking keeping in peasant farms in Chui region (760 m above sea level). Examining the blood serum biochemical parameters, we evaluated the activity of alanine aminotransferase (ALT) and aspartate aminotransferase (AST), the levels of total bilirubin, direct and indirect bilirubin using an automatic biochemical analyzer «PERFECT MINDRAY 400». The results of the experiments were statistically processed by biometric analysis methods considering the Student's *t*-test (td). The work was carried out in the biochemical laboratory of the Department of Biology, Faculty of Science, Kyrgyz-Turkey Manas University in Bishkek, Kyrgyzstan.

Blood parameters are an indicator of the work of the whole organism, they can characterize the level of adaptation of animals to various environmental factors. Biochemical parameters in the blood serum of yaks and cows were mainly within the physiological norm. But in the serum of yaks kept in the highlands, the activity of AST increased from 90.47 ± 4.23 u/L to 124.2 ± 6.27 u/L ($p < 0.001$), compared to the cows in the middle mountains. During the activity of the ALT enzyme, no significant changes were observed throughout the experiment ($p > 0.2$). According to the results of statistical analysis in yaks, the coefficient of AST Cv variation - 19.5% showed an average variability. ALT also showed an average coefficient of Cv variation - 16.1%, whereas the coefficient of variation of ALT in cows showed Cv - 36.5%, which indicates a significant variability in the variational series. In its turn, AST showed an average coefficient of Cv variation - 18.1%. When carrying out statistical processing of the obtained data, we determined the statistical significance of the differences between yaks and cows from the given indices. With the number of degrees of freedom $f=38$, the minimum value that td takes is 1.70 ($p > 0.90$) and 2.70 ($p > 0.999$). The statistical significance of the differences between AST in yaks and cows showed a high degree, whereas ALT did not show any significant differences. Activation of tissue enzymes in the blood serum of yaks under high mountain conditions can alter the liver activity, that is why aminotransferase levels increased. During the study of the blood serum in yaks and cows, the level of total and direct bilirubin was within the physiological norm. In

the blood serum of yaks, total bilirubin level was 0.63 ± 0.05 mg/dL, at the same time in the blood serum of cows from Chui oblast, total bilirubin level was 0.50 ± 0.06 mg/dL ($p < 0.05$). When we examined bilirubin fractions, the following data were obtained: in yaks, direct bilirubin changed significantly, compared with cows, from 0.48 ± 0.07 mg/dL to 0.20 ± 0.05 mg/dL ($p < 0.001$), and indirect bilirubin increased in the blood serum of cows from 0.15 ± 0.01 mg/dL to 0.30 ± 0.02 mg/dL ($p < 0.001$). According to the results of statistical analysis in yaks, total bilirubin with a coefficient of Cv variation - 32.8% varied significantly, whereas direct bilirubin in yaks showed a high coefficient of Cv variation - 57.8%. Variability of the variational series of total and direct bilirubin in cows also showed a high coefficient of variation. The statistical significance of differences in total bilirubin in yaks and cows showed an unreliable quantity ($p > 0.90$), and the significance of the differences in direct bilirubin was expressed in an average degree ($p > 0.95$), whereas indirect bilirubin was highly reliable ($p > 0.999$).

Thus, different environmental conditions lead to changes in biochemical parameters in experimental animals. We showed that there were no significant changes in the activity of the ALT enzyme in the serum in experimental animals throughout the experiment. We established that the activity of the enzyme AST was higher in the serum of yaks than in cows. The levels of total and direct bilirubin in the blood serum of yaks were higher than those of cows. These data indicate a high level of metabolic processes in yaks, as well as adaptation to the natural environment.

The paper contains 2 Tables and 22 References.

Key words: liver; alanine aminotransferase; aspartate aminotransferase; total bilirubin; direct bilirubin; indirect bilirubin.

References

1. Abatchikov MG, Kostasheva NJ. Physiological mechanisms of adaptation at the cold method of cultivation calves. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2010;3(93):44-49. In Russian
2. Buslovskaya LK. Energeticheskiy obmen i kislotno-shchelochnoy balans u sel'skokhozyaystvennykh zhivotnykh pri adaptatsii k stressoram [Energy metabolism and acid-base balance in farm animals when adapting to stressors. Monograph]. Belgorod: Belgorod State University Publ.; 2003. 188 p. In Russian
3. Meyer DH, Harvey JW. Veterinary Laboratory Medicine: Interpretation & Diagnosis. Pevnickiy LM, translated from English; Keda YM. editor. Moscow: Sofion Publ.; 2007. 630 p. In Russian
4. Kvetkovskaya AV, Fet'ko MM, Shanbanovich MA. Vzaimosvyaz' biokhimicheskikh pokazateley krovi korov s fiziologicheskimi sostoyaniem ikh organizma i tipom kormleniya [Interrelation of blood biochemical parameters of cows with the physiological state of their organism and feeding type]. In: *Aktual'nye problemy intensivatsii proizvodstva produktsii zhivotnovodstva. Materialy nauch. konf.* [Current problems of intensification of livestock production. Proc. Sci. Conf. (Zhodino, Republic of Belarus, 12-13 October 2000).] Zhodino: Institute of Animal Husbandry of the National Academy of Sciences of Belarus; 1999. pp. 198-200. In Russian
5. Kalita HC, Kalita PC. Comparative histological studies on the vomero-nasal organ in mithun (*Bos frontaus*), yak (*Bos grunniens*) and zebu (*Bos indicus*). *Indian Journal of Animals Research*. 2004;38(2):102-106.
6. Stekol'nikov AA, Plemyashov KV. Obmen veshchestv i ego korrektsiya v vosproizvodstve KRS [Metabolism and its correction in cattle reproduction]. *Praktik*. 2010;1:36-41 p. In Russian

7. Baldwin RL. Modeling ruminant degistation and metabolism. London; New York: Chapman & Hall Publ.; 1995. 578 p.
8. Chamberlin WG, Middleton JR, Spain JN, Johnson GC, Pithua P. Subclinical hypocalcemia, plasma biochemical parameters, lipid metabolism, postpartum disease, and fertility in postparturient dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 2013;96(11):7001-7013. doi: [10.3168/jds.2013-6901](https://doi.org/10.3168/jds.2013-6901)
9. Voynova OA. Soderzhanie rezervnoy shchelochnosti v krovi korov v zavisimosti ot kormovogo faktora i fiziologicheskogo sostoyaniya [The content of reserve alkalinity in the blood of cows depending on the food factor and physiological state]. In: *Povyshenie produktivnosti zhvachnykh zivotnykh* [Increasing the productivity of ruminants]. Moscow: 1985. 82 p. In Russian
10. Liu FY, Hu L, Li YX, Liu SM, Tang YP, Qi SG, Yang L, Wu TY. Effect of altitude chronic hypoxia on liver enzymes and its correlation with ACE/ACE₂ in yak and migrated cattle. *Zhongguo Ying Yong Sheng li xue za zhi = Zhongguo Yingyong Shenglixue Zazhi = Chinese Journal of Applied Physiology*. 2015;31(3):272-275.
11. Ites' YuV, Khramtsov VV, Mager SN, Parshina ON. Biokhimicheskiy status krupnogo rogatogo skota raznogo vozrasta [Biochemical status of cattle of different age]. In: *Problemy veterinarnoy ekologii v Yakutii* [Problems of veterinary ecology in Yakutia]. Yakut. 2002. 42 p. In Russian
12. Topuriya GM, Anikina KA, Trushina LN, Topuriya LJ. Fermentativnyy spektr syvorotki krovi krupnogo rogatogo skota v usloviyakh tekhnogeneza [Fermental spectrum of whey of blood of large horned livestock in conditions of a technogenesis]. In: *Aktyal'nie voprosi veterinarnoy meditsiny. Materialy VII Sibirskoy veterinarnoy konf.* [Topical problems in veterinary medicine. The international scientific conference (Novosibirsk, Russia, 14-15 February, 2008)]. [Electronic resource]. Available at: <http://vetport.ru/pages/2008/bovis/Topuriya.htm> (access 12.09.2017).
13. Meyer DJ, Harvey JW. Evaluation of hepatobiliary system and skeletal muscle and lipid disorders. In: *Veterinary Laboratory Medicine. Interpretation and Diagnosis*. 2nd ed., Philadelphia, London, Toronto, Montreal, Sydney, Tokyo: W.B. Saunders company. 1998. pp. 157-187.
14. Tu ZC, Qiu H, Zhang YP. Polymorphism in mitochondrial DNA (mtDNA) of yak (*Bos grunniens*). *Biochemical Genetics*. 2002;40(5-6):187-193. doi: [10.1023/A:1015836209577](https://doi.org/10.1023/A:1015836209577)
15. Skripnichenko GG. Soderzhanie obshchego belka i ego fraktsiy v syvorotke krovi ayrshirskogo skota v zavisimosti ot pola, sezona goda, fiziologicheskogo sostoyaniya i genotipa korov [The content of total protein and its fraction in the blood serum of Ayrshire cattle depending on the sex, season, physiological state and genotype of cows]. In: *Sovremennye metody seleksii v promyshlennom zhivotnovodstve* [Modern breeding techniques in livestock industry]. Moscow: 1985. pp. 27-31. In Russian
16. Huang XJ, Choi YK, Im HS, Yarimaga O, Yoon E, Kim HS. Aspartate aminotransferase (AST/GOT) and alanine aminotransferase (ALT/GPT) detection techniques. *Sensors*. 2006;6:756-782. doi: [10.3390/s6070756](https://doi.org/10.3390/s6070756)
17. Glantz SA. Primer of Biostatistics. 4th ed. McGraw-Hill, Inc. 1998. Danilov YA Translated from English; Buzikashvili NE and Smoilova DV, editors. Moscow: Praktica Publ.; 459 p. In Russian
18. Gorizontov PD. Stress i sistema krovi [Stress and Blood System]. Moscow: Meditsina Publ.; 1983. 240 p. In Russian
19. Gusev BN, Zhunushov AT, Aleeva AZh. Rezul'taty issledovaniya syvorotki krovi dlya biotekhnologii [Results of blood serum test for biotechnology]. In: *Nauka i novye tekhnologii* [Science and New Technologies]. Bishkek: 2003. Vol. 3. 53 p. In Russian
20. Tayshin VA, Anganov VV. Biokhimicheskiy sostav krovi u samok selektsionnoy gruppy porody yaka okinskaya [Biochemical composition of blood in females of the breeding group

- of the Okinskaya yak breed]. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*. 2015;2-2:260-261. In Russian
21. *Hematologia e Bioquímica Clínica Veterinária* [Veterinary Hematology and Clinical Biochemistry]. 1st ed. Thrall MA, editor. Roca: Sao Paulo; 2007. 335 p.
 22. Vasil'ev KA. Morfofunktsional'naya kharakteristika ontogeneza yaka periodam razvitiya [Morphofunctional characteristics of *Bos grunniens* ontogenesis according to the periods of development]. Ulan-Ude: Buryatskoe knizhnoe izdatel'stvo Publ.; 1991. 222 p. In Russian

*Received 05 October 2017; Revised 17 January 2018;
Accepted 27 February 2018; Published 15 June 2018*

Author info:

Omurzakova Nurzhamal T, Academic Specialist, Department of Biology, Faculty of Science, Kyrgyzstan-Turkey Manas University, 56 Mira Ave., Bishkek 720044, Republic of Kyrgyzstan.

E-mail: nurjamalomurzakova@gmail.com

Kurmanbekova Gulbubu T, Dr.Sci. (Biol.), Professor, Department of Biology, Faculty of Science, Kyrgyzstan-Turkey Manas University, 56 Mira Ave., Bishkek 720044, Republic of Kyrgyzstan.

E-mail: kurmanbekova59@gmail.com

Beyshegalieva Salkyn T, Cand.Sci. (Biol.), Department of Biology, Faculty of Science, Kyrgyzstan-Turkey Manas University, 56 Mira Ave., Bishkek 720044, Republic of Kyrgyzstan.

E-mail: salkun-beyshegalieva@mail.ru

Tabyldieva Elmira K, Academic Specialist, Department of Biology, Faculty of Science, Kyrgyzstan-Turkey Manas University, 56 Mira Ave., Bishkek 720044, Republic of Kyrgyzstan.

E-mail: elya0913@mail.ru

Kydyralieva Bermet U, Research Assistant, Department of Biology, Faculty of Science, Kyrgyzstan-Turkey Manas University, 56 Mira Ave., Bishkek 720044, Republic of Kyrgyzstan.

E-mail: bermet.kydyralieva@mail.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 551.794:551.583.7
doi: 10.17223/19988591/42/12

**И.В. Курьина, Е.Э. Веретенникова, Е.А. Головацкая,
Т.А. Бляхарчук, С.В. Смирнов**

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

Динамика уровня обводненности болот в южнотаежной подзоне Западной Сибири в среднем и позднем голоцене

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-45-703003/р_мол_а.

Проведен сравнительный анализ динамики уровня обводненности болот в голоцене. Материал для анализа – четыре торфяные колонки, отобранные на разных болотах на территории южной тайги Западной Сибири. Для трех выполнена количественная реконструкция уровня болотных вод по данным ризоподного анализа торфа при помощи трансферной функции. На одном из болот осуществлена реконструкция атмосферных осадков по палинологическим данным информационно-статистическим методом Климанова. Выделены 6 этапов синхронного повышения уровня обводненности большинства исследованных болот за последние 8500 лет: 8500–8400, 5700–5600, 5200–4600, 2600–2300, 1300–1100, 900–700 л.н., и 11 этапов синхронного для большинства болот уменьшения обводненности: 6700–6600, 6100–6000, 4600–4400, 4300–4100, 4000–3800, 3500–3400, 3200–3000, 2700–2600, 2100–1900, 1500–1300, 1100–900 л.н. Эти этапы согласуются с соответствующими изменениями количества атмосферных осадков. Полученные результаты свидетельствуют о высокой чувствительности исследованных торфяных отложений как верховых, так и низинного болот к колебаниям климата в голоцене.

Ключевые слова: *ризоподный анализ; раковинные амебы; спорово-пыльцевой анализ; реконструкция; палеоклимат; палеоэкология.*

Введение

Территория Западной Сибири имеет высокую степень заболоченности, достигающую в отдельных зонах 70% площади [1]. Болота начали формироваться в голоцене, возраст торфяных отложений варьирует, их образование происходит до сих пор. Наиболее древние торфяные залежи болот на территории Западной Сибири имеют возраст 8–10 тыс. лет [2]. Палеоэкологический анализ болотных отложений позволяет проследить основные этапы их развития в прошлом и использовать эти данные для мониторинга окружа-

ющей среды и прогнозирования состояния территории Западно-Сибирской равнины.

На юге таежной зоны распространены как верховые, так и низинные болота. Заболоченность достигает 40% территории [1]. Исследования болот на обширной территории Западно-Сибирской равнины массово проводились во второй половине XX в. и были направлены в основном на выявление основных этапов развития болот и их олиготрофизации в течение голоцена [2]. Реконструкция условий формирования торфяных отложений болот и климата велась преимущественно при помощи спорово-пыльцевых данных и анализа растительных остатков в торфе [3–5].

В последние два-три десятилетия активно развиваются новые современные методы палеоэкологических исследований. Среди них все больше возрастает роль метода ризоподного анализа торфа. Свою особую значимость он приобрел после разработки на его основе методики количественной реконструкции уровня болотных вод (УБВ) в процессе формирования торфяных отложений болот [6].

В настоящее время метод ризоподного анализа активно применяется в составе комплексных палеоэкологических исследований, в основном на верховых болотах [7–9]. Это обусловлено тем, что верховые болота питаются преимущественно атмосферными осадками, поэтому реконструкция их уровня обводненности напрямую связана с реконструкцией количества поступающих осадков как одной из основных характеристик климата [10–12]. Необходимо отметить, что сведения о чувствительности к воздействию климата других типов болот, кроме верховых, единичны. Обнаружена климатическая чувствительность сфагновых болот, заполняющих бессточные котловины в рельефе [13], и небольших горных болот, расположенных на границе водораздела или на водоразделе небольшой площади [14]. Этот вопрос до сих пор проработан довольно слабо и требует дальнейшего изучения.

В силу биологических и физиологических особенностей раковинных амёб анализ их остатков в торфе позволяет реконструировать условия локальной обводненности болота в точке отбора торфяной колонки, которые не рекомендуется экстраполировать на все болото в целом. Однако синхронные изменения уровня обводненности болот в процессе их развития, полученные при анализе разных торфяных колонок в одном районе исследования, вряд ли являются случайными и, наиболее вероятно, обусловлены колебаниями климата при отсутствии влияния других внешних факторов регионального масштаба (изменение рельефа территории и, соответственно, гидрологической сети, антропогенная деятельность) [14]. В таком случае применение методов реконструкции локальных условий среды позволяет исследовать динамику регионального климата в голоцене [15].

Территория южнотаежной подзоны Западной Сибири находится на южной границе зоны избыточного увлажнения [1]. Поэтому болота данной территории очень чувствительны к колебаниям климата и потенциально

являются перспективными объектами палеоклиматических реконструкций, особенно уровня атмосферных осадков [16–17].

К настоящему времени накоплены данные палеоэкологических реконструкций УБВ на основе ризоподного анализа для нескольких разных болот на территории южной тайги Западной Сибири [18–20], что позволяет нам сделать обобщение полученных результатов и сравнить динамику уровня обводненности этих болот в голоцене. Цель нашей работы – выявление синхронных изменений уровня обводненности на разных болотах в пределах одного региона в голоцене и поиск соответствия региональным палеоклиматическим изменениям.

Материалы и методики исследования

Район исследования относится к южнотаежной подзоне Западной Сибири (рис. 1). Объектами являются четыре торфяных колонки, отобранные на разных болотных массивах (табл. 1, 2).

Болота Самара и Бакчарское (мочажина грядово-мочажинного комплекса (ГМК)) расположены в 10 км одно от другого. Болото Темное находится в 130 км на востоке от них, а болото Петропавловское – в 180 км на северо-востоке и фактически расположено на границе подзон южной и средней тайги (рис. 1).

Исследованные болота отличаются друг от друга положением в рельефе и связанными с этим гидрологическими особенностями, степенью обводненности поверхности. Так, болото Бакчарское занимает территорию водораздела, а болота Темное, Самара, Петропавловское расположены на речных террасах.

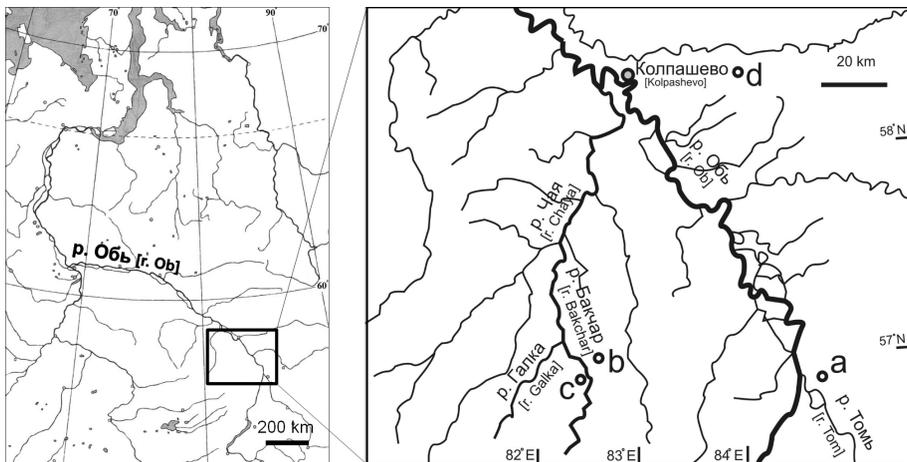


Рис. 1. Карта района исследований и точки отбора торфяных колонок: условные обозначения болот см. в табл. 1

[Fig. 1. Geographical position of the study area and places of the peat core selection: mire codes are as in Table 1]

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Характеристика исследованных болот и их отложений
[Studied mires and their peat deposits]

Условное обозначение [Mire code]	Название болота (код торфяной колонки), координаты [Mire name (code of peat core), coordinates]	Тип болота и геоморфологическое положение [Mire type and its geomorphic position]	Мощность торфяных отложений, см [Thickness of peat deposit, cm]	Возраст торфяных отложений, лет [Age of peat, yr BP]	Возраст перехода болота в олиготрофную стадию развития, л.н. [Age of ombrotrophic mire stage, yr BP]
a	Темное (Т-16) [Temnoye (T-16)], 56°52'43"N 84°40'04"E	Верховое террасное [Ombrotrophic, on the terrace in the river valley]	445	9200	7600
b	Бакчарское, мочажина ГМК (ГМКМ-1) [Bakcharsky, hollow of the ridge-hollow complex (RHCH-1)], 56°58'47"N 82°36'50"E	Верховое водораздельное [Ombrotrophic, watershed]	290	5 500	1300
c	Самара (С-2) [Samara (S-2)], 56°55'23"N 82°30'43"E	Низинное террасное [Minerotrophic, on the floodplain terrace]	350	8 400	–
d	Петропавловское (П-1) [Petropavlovskoye (P-1)], 58°20'00"N 84°00'00"E	Верховое террасное [Ombrotrophic, on the terrace in the river valley]	425	10 700	5300

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Данные радиоуглеродного датирования торфяных отложений исследованных болот
[Radiocarbon dates of the studied peat cores]

Лабораторный номер [Lab. No.]	Датируемый материал [Dated material]	Условное обозначение болота* [Mire code*]	Глубина, см [Depth, cm]	Возраст ¹⁴ C, л.н. [Age ¹⁴ C yr BP]	Калиброванный возраст, л.н. (1 сигма) [Age cal yr BP (1 σ)]	Вероятность [Probability]
ИМКЭС-14С1136	Торф [Peat]	a	80–85	1870 ±107	1812 (1695–1928)	0,95
ИМКЭС-14С1130	Торф [Peat]		125–130	2544 ±91	2567 (2490–2644)	0,62

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continuation)]

Лабораторный номер [Lab. No.]	Датируемый материал [Dated material]	Условное обозначение болота* [Mire code*]	Глубина, см [Depth, cm]	Возраст ¹⁴ C, л.н. [Age ¹⁴ C yr BP]	Калиброванный возраст, л.н. (1 сигма) [Age cal yr BP (1 σ)]	Вероятность [Probability]
ИМКЭС-14С1128	Торф [Peat]	а	165–170	3253 ±104	3482 (3370–3593)	0,99
ИМКЭС-14С1126	Торф [Peat]		185–190	3658 ±109	3971 (3841–4101)	0,90
ИМКЭС-14С1137	Торф [Peat]		240–245	4274 ±94	4887 (4800–4973)	0,66
ИМКЭС-14С1135	Торф [Peat]		260–265	4650 ±115	5386 (5284–5488)	0,72
ИМКЭС-14С1125	Торф [Peat]		320–325	5550 ±120	6374 (6267–6481)	0,91
ИМКЭС-14С1131	Торф [Peat]		380–385	6596 ±80	7476 (7433–7519)	0,75
ИМКЭС-14С1134	Торф [Peat]		405–410	7359 ±104	8132 (8046–8217)	0,74
ИМКЭС-14С1127	Торф [Peat]		440–445	8212 ±133	9165 (9015–9315)	0,90
ИМКЭС-211	Торф [Peat]	б	50–60	102 ±20	240 (224–255)	0,33
ИМКЭС-213	Торф [Peat]		130–140	889 ±40	770 (740–800)	0,56
ИМКЭС-80	Торф [Peat]		180–190	1740 ±60	1640 (1569–1711)	1,00
ИМКЭС-214	Торф [Peat]		200–210	2544 ±40	2722 (2698–2746)	0,49
СОАН-7876	Торф [Peat]		240–250	2820 ±70	2927 (2846–3007)	0,92
СОАН-7877	Торф [Peat]		280–290	4770 ±80	5526 (5462–5590)	0,82
ИМКЭС 78	Торф [Peat]	с	60–70	3045 ±40	3237 (3207–3267)	0,52
ИМКЭС 69	Торф [Peat]		170–180	3865 ±40	4272 (4238–4305)	0,50
ИМКЭС 72	Торф [Peat]		210–220	4255 ±40	4842 (4820–4863)	0,89
ИМКЭС 73	Торф [Peat]		270–280	4740 ±40	5544 (5507–5581)	0,64
СОАН-7879	Торф [Peat]		340–350	7620 ±130	8442 (8321–8563)	0,97
ГИН-3043	Торф [Peat]		д	195–200	4000 ±120	4457 (4287–4627)
ГИН-5520	Торф [Peat]	248–252		4590 ±140	5339 (5211–5467)	0,63
ГИН-5521	Торф [Peat]	340–342		5290 ±120	6065 (5934–6195)	1,00
ГИН-3042	Торф [Peat]	400–405		8150 ±100	9134 (8996–9272)	1,00

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Лабораторный номер [Lab. No.]	Датируемый материал [Dated material]	Условное обозначение болота* [Mire code*]	Глубина, см [Depth, cm]	Возраст ¹⁴ C, л.н. [Age ¹⁴ C yr BP]	Калиброванный возраст, л.н. (1 сигма) [Age cal yr BP (1 σ)]	Вероятность [Probability]
ГИН-5518	Суглинок с примесью торфа [Loam with peat]	d	425–430	9450 ±100	10676 (10556–10796)	0,77

Примечание. * Условные обозначения болот приведены те же, что в табл. 1.
[Note. *Mire codes are as in Table 1].

При этом мочажина ГМК Бакчарского болота, занятая в настоящее время топяной шейхцерицево-сфагнуной растительностью, и низинное кустарничково-осоково-гипновое болото Самара отличаются высокой степенью обводненности поверхности по сравнению с более дренированными верховыми болотами Темное и Петропавловское, занятыми в настоящее время сосново-кустарничково-сфагновыми растительными сообществами (рямами).

Количественная реконструкция уровня обводненности (показатель глубины уровня болотных вод (УБВ)) осуществлялась на основе данных ризоподного анализа торфяных отложений болот Бакчарское, Темное, Самара при помощи двух моделей трансферных функций, разработанных авторами для района исследования. Разработка моделей выполнена в программном приложении R [21] с использованием дополнительных пакетов «*gioja*» [22] и «*vegan*» [23–24]. Материалом для разработки моделей послужили данные по современным сообществам раковинных амёб, населяющих болота южнотаежной подзоны Западной Сибири. Всего отобрано 67 проб мохового очеса с поверхности болот на Бакчарском болотном массиве в условиях олиготрофных болотных экосистем и 45 проб – на болоте Самара и окраине Бакчарского болота в условиях эвтрофных и мезотрофных болотных экосистем. Во время экспедиции (сентябрь 2008 г.) в каждой точке отбора проб измерялась глубина уровня болотных вод относительно головок сфагновых мхов с помощью рулетки. Далее в лабораторных условиях пробы готовили к ризоподному анализу по стандартной методике [20], проведены также измерения pH и зольности этих проб [20].

Ризоподный анализ в пробах торфа выполнен аналогично исследованию современных сообществ раковинных амёб с применением такой же методики подготовки проб к анализу. Шаг отбора проб в исследованных торфяных колонках различался. В колонке болота Самара он равен 10 см, на болоте Темное – 5 см, в мочажине Бакчарского болота – 5 см (проанализирована каждая вторая проба торфа), на болоте Петропавловское – 2–3 см (пробы проанализированы выборочно по глубине отложений).

Важно отметить, что данные ризоподного анализа торфяных колонок опубликованы ранее для мочажины грядово-мочажинного комплекса Бакчарского болота в [18], болота Темное – в [19], болота Самара – в [20] и остались без изменений. Однако результаты реконструкции глубины уровня болотных вод в рамках данного исследования пересчитаны при помощи усовершенствованных моделей трансферных функций и потому отличаются от ранее опубликованных [18–20]. Кроме того, возраст торфяных отложений болота Темное в данной работе изменен в связи с полученными новыми радиоуглеродными датами для этого объекта (табл. 2).

В сравнительный анализ также вовлечены данные реконструкции палеоклимата (годовое количество осадков), рассчитанные по результатам палинологического анализа торфяной колонки, взятой на болоте Петропавловское [5]. Для расчетов использован информационно-статистический метод Климанова [25]. Важно отметить, что в нашей работе палеоклиматическая кривая по годовому количеству осадков представлена на шкале калиброванного возраста и поэтому несколько отличается от более ранних публикаций [26–27].

Для синхронизации изменений уровня обводненности болот использован возраст торфяных отложений, полученный на основе углеродного датирования отдельных слоев торфа и калиброванный в специальном программном приложении [28] в системе счисления «от настоящего времени» (за нулевую точку отчета принят 1950 г.) (см. табл. 2). На основании полученных дат рассчитан возраст остальных слоев торфа. Временные границы известных периодов голоцена [29] также выделены с учетом калиброванного возраста. Временное разрешение проведенных реконструкций вычислено как отношение количества калиброванных лет, соответствующего определенному слою торфа между датированными образцами, к количеству исследованных проб в этом слое залежи.

Анализ изменений обводненности болот проведен с временным шагом в 100 лет за период 8500 лет. Уровень обводненности в каждой заданной точке определен, с одной стороны, относительно полученного значения УБВ выше или ниже среднего уровня для данного болота, с другой стороны, относительно тенденции уменьшения или увеличения увлажненности по сравнению с более древним слоем торфа. При построении графиков динамики уровня обводненности болот каждое значение УБВ в торфяных колонках приведено по среднему, а не максимальному возрасту пробы торфа, т.е. соответствует средней глубине исследованного слоя торфа (пробы), а не его нижней границе. Например, для слоя торфа, формировавшегося в период 650–550 л.н., точка на графике соответствует возрасту 600 лет. Это сделано для более успешной синхронизации данных разных торфяных залежей, в которых торф накапливался с разной скоростью.

Результаты исследования

Для реконструкции УБВ в торфяных отложениях болот нами разработано две модели трансферных функций для торфа разного типа на основании изучения современных сообществ болотных раковинных амёб и их экологических свойств в южнотаежной подзоне Западной Сибири.

Первая модель трансферной функции разработана для реконструкции УБВ в торфе верхового типа на основе данных 67 проб мохового очеса, отобранных с поверхности Бакчарского верхового болотного массива. В данных пробах очеса проанализированы видовой состав и структура современных сообществ раковинных амёб и проведены измерения глубины уровня болотных вод, pH и зольности. Всего в пробах олиготрофных болотных местообитаний выявлено 83 вида и внутривидовых таксона раковинных амёб. Наибольшего относительного обилия от общего количества достигают виды: *Phryganella acropodia* v. *australiana* (16%), *Trinema lineare* (10%), *Assulina muscorum* (9%), *Schoenbornia smithi* (8%), *Hyalosphenia elegans* (6%) и *Nebela militaris* (4%). В разработку модели трансферной функции вовлечены 60 видов раковинных амёб, которые встречались в 4 и более пробах с поверхности верховых болот, а остальные виды исключены из расчетов. Виды *Archerella flavum*, *Diffugia leidyi*, *Physochila (Nebela) tenella*, *Phryganella hemisphaerica* расположились в правой части (чуть ниже середины) графика ординации RDA и являются индикаторами наиболее обводненных условий, а виды *Assulina muscorum*, *Corythion dubium*, *Trinema lineare*, *T. complanatum* расположились в левой части (чуть выше середины) графика и индицируют наиболее сухие условия (рис. 2, а). Анализ избыточности RDA подтвердил значимое ($p < 0,05$) и лимитирующее влияние переменной УБВ на сообщества раковинных амёб (на графике вектор переменной УБВ имеет наименьший угол с первой осью RDA), что позволяет нам применять эти данные для разработки модели трансферной функции и последующей количественной палеогидрологической реконструкции (см. рис. 2, а). В разработке модели использована трансферная функция взвешенного осреднения. Оценка валидации данной модели методом перекрестной проверки с исключением по одному образцу («leave-one-out») показала, что среднеквадратичные остатки прогнозирования (RMSEP) составляют 13 см, а коэффициент корреляции между измеренными в полевом исследовании и предсказанными моделью значениями УБВ равняется 0,68 (рис. 3, а). Для совершенствования предсказательной силы модели из анализа исключены 20 проб с максимальными отклонениями предсказанных значений УБВ от измеренных, превышающими 13 см (это пороговое значение рассчитано как 20% от общего диапазона измеренных в поле значений УБВ, от -18 см до 45 см). Оставшиеся 47 проб легли в основу разработки сокращенной модели. Оценка ее валидации методом «leave-one-out» показала, что среднеквадратичные остатки прогнозирования (RMSEP) уменьшились до 8 см, а коэффициент корреляции составил 0,58 (рис. 3, б).

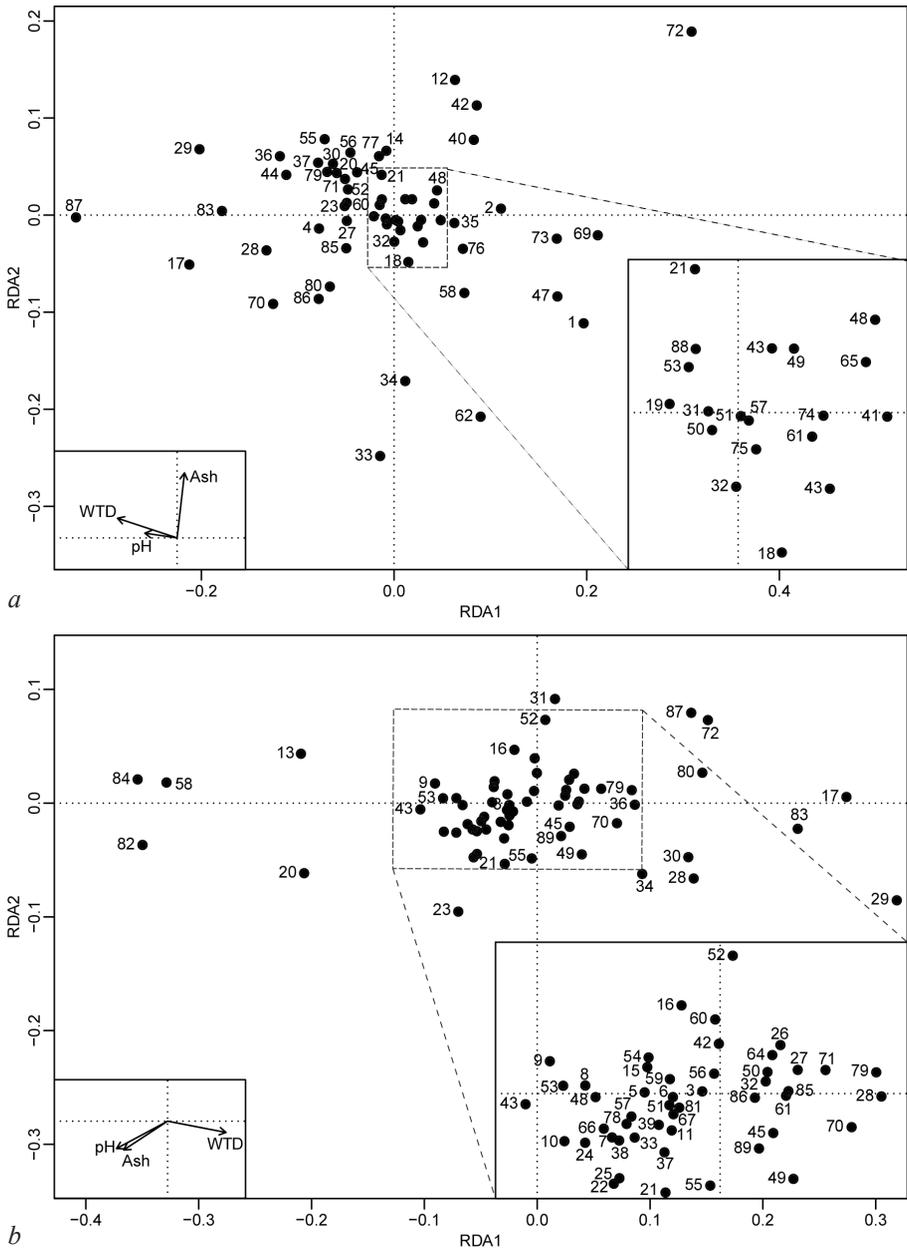


Рис. 2. Ординация видов раковинных амёб по результатам анализа избыточности RDA в выборках *a* – верховых и *b* – низинных и переходных болот [Fig. 2. Ordination of testate amoeba species according to redundancy analysis in data sets from *a* ombrotrophic and *b* minerotrophic mires]:

WTD – уровень болотных вод [Water-table depth]; Ash – зольность субстрата [Ash content]; 1 – *Archerella flavum* Archer, 1877; 2 – *Amphitrema wrightianum* Archer, 1869; 3 – *Arcella arenaria* Greeff, 1866; 4 – *Arcella catinus* Penard, 1890; 5 – *Arcella dentata* Ehrenberg, 1830;

- 6 – *Arcella discoides* Ehrenberg, 1843; 7 – *Arcella discoides* v. *scutelliformis* Playfair, 1918; 8 – *Arcella gibbosa* Penard, 1890; 9 – *Arcella gibbosa* v. *laevis* Deflandre, 1928; 10 – *Arcella hemisphaerica* Perty, 1852; 11 – *Arcella intermedia* v. *laevis* (Deflandre, 1928) Tsyganov, Mazei, 2006; 12 – *Arcella rotundata* Playfair, 1918; 13 – *Arcella rotundata* v. *stenostoma* Deflandre, 1928; 14 – *Arcella rotundata* v. *stenostoma undulata* Deflandre, 1928; 15 – *Arcella vulgaris* Ehrenberg, 1830; 16 – *Arcella vulgaris* v. *polymorpha* Deflandre, 1928; 17 – *Assulina muscorum* Greeff, 1888; 18 – *Assulina seminulum* (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879; 19 – *Bullinularia indica* v. *minor* (Penard, 1911) Deflandre, 1953; 20 – *Centropyxis aculeata* (Ehrenberg, 1838) Stein, 1857; 21 – *Centropyxis aerophila* Deflandre, 1929; 22 – *Centropyxis ohridensis* Golemansky, 1967; 23 – *Centropyxis constricta* v. *minima* Decloitre, 1954; 24 – *Centropyxis ecornis* (Ehrenberg, 1841) Leidy, 1879; 25 – *Centropyxis elongata* (Penard, 1890) Thomas, 1959; 26 – *Centropyxis gibba* v. *inermis* Bartoš, 1940; 27 – *Centropyxis laevigata* Penard, 1890; 28 – *Corythion delamarei* Bonnet et Thomas, 1960; 29 – *Corythion dubium* Taránek, 1881; 30 – *Corythion orbicularis* (Penard, 1910) Iudina, 1996; 31 – *Corythion pulchellum* Penard, 1890; 32 – *Cryptodiffugia bassini* Bobrov, 2001; 33 – *Cryptodiffugia* cf. *voigti* Schmidt, 1926; 34 – *Cryptodiffugia (Diffugiella) minuta* Playfair, 1917; 35 – *Cryptodiffugia sacculus* v. *sakotschawi* Tarnogradski, 1959; 36 – *Cyclopyxis eurystoma* Deflandre, 1929; 37 – *Cyclopyxis eurystoma* v. *parvula* Bonnet et Thomas, 1960; 38 – *Cyclopyxis kahli* Deflandre, 1929; 39 – *Cyphoderia ampulla* (Ehrenberg, 1840) Leidy, 1879; 40 – *Diffugia angulostoma* Gauthier-Lievre et Thomas, 1958; 41 – *Diffugia bacillifera* Penard, 1890; 42 – *Diffugia bacilliarum* Perty, 1849; 43 – *Diffugia globulosa* Dujardin, 1837; 44 – *Diffugia globulus* (Ehrenberg, 1848) Hopkinson, 1909; 45 – *Cryptodiffugia (Diffugiella) oviformis* Penard, 1902; 46 – *Cryptodiffugia (Diffugiella) oviformis* f. *fusca* Penard, 1890; 47 – *Diffugia leidy* Wailes, 1912; 48 – *Diffugia penardi* (Penard, 1890) Hopkinson, 1909; 49 – *Euglypha anodonta* v. *magna* Schönborn, 1964; 50 – *Euglypha compressa* Carter, 1864; 51 – *Euglypha compressa* f. *glabra* Wailes, 1915; 52 – *Euglypha cristata* Leidy, 1879; 53 – *Euglypha cristata* v. *decora* Jung, 1942; 54 – *Euglypha filifera* Penard, 1890; 55 – *Euglypha rotunda* Wailes, 1915; 56 – *Euglypha strigosa* (Ehrenberg, 1871) Leidy, 1878; 57 – *Euglypha strigosa* f. *glabra* Wailes, 1928; 58 – *Euglypha tuberculata* Dujardin, 1841; 59 – *Heleopera petricola* Leidy, 1879; 60 – *Heleopera petricola* v. *amethystea* Penard, 1902; 61 – *Heleopera sylvatica* Penard, 1890; 62 – *Hyalosphenia elegans* Leidy, 1879; 63 – *Hyalosphenia papilio* Leidy, 1875; 64 – *Nebela bohémica* Taránek, 1882; 65 – *Nebela carinata* (Archer, 1867) Kosakyan et al., 2016; 66 – *Nebela collaris* (Ehrenberg, 1848) sensu Kosakyan et Goma, 2013; 67 – *Argynnia (Nebela) dentistoma* (Penard, 1890); 68 – *Gibbocarina (Nebela) galeata* (Penard, 1890) Kosakyan et al., 2016; 69 – *Physochila (Nebela) tenella* Penard, 1893; 70 – *Nebela militaris* Penard, 1890; 71 – *Nebela tincta* (Leidy, 1879) sensu Kosakyan et Lara, 2012; 72 – *Phryganella acropodia* v. *australica* Playfair, 1917; 73 – *Phryganella hemisphaerica* Penard, 1902; 74 – *Placocista jurassica* Penard, 1905; 75 – *Placocista lens* Penard, 1899; 76 – *Placocista spinosa* (Carter, 1865) Leidy, 1879; 77 – *Pseudodiffugia gracilis* v. *terricola* Bonnet et Thomas, 1960; 78 – *Quadrullella symmetrica* (Wallich, 1863) Kosakyan et al., 2016; 79 – *Schoenbornia humicola* (Schönborn, 1964) Decloitre, 1964; 80 – *Schoenbornia smithi* Beyens et Chardez, 1997; 81 – *Sphenoderia lenta* Schlumberger, 1845; 82 – *Tracheleuglypha dentata* Deflandre, 1938; 83 – *Trinema complanatum* Penard, 1890; 84 – *Trinema enchelys* (Ehrenberg, 1838) Leidy, 1878; 85 – *Trigonopyxis arcula* (Leidy, 1879) Penard, 1912; 86 – *Trigonopyxis minuta* Schönborn et Peschke, 1988; 87 – *Trinema lineare* Penard, 1890; 88 – *Trinema lineare* v. *truncatum* Chardez, 1964; 89 – *Trinema penardi* Thomas et Chardez, 1958

Вторая модель трансферной функции использована для реконструкции УБВ в слоях торфа переходного и низинного типов. Она разработана на ос-

нове выборки 45 проб мохового очеса, взятых с поверхности низинного болота Самара и переходного заболоченного участка леса на окраине Бакчарского болотного массива. В исследованных пробах с поверхности этих болот выявлено 120 видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб. Доминантами являются виды *Trinema lineare* (25% от общего количества), *T. enchelys* (16%), *Euglypha rotunda* (10%), *Tracheleuglypha dentata* (5%), *Assulina muscorum* (4%) и *Centropyxis aerophila* (2%). В разработку модели трансферной функции вовлечены 65 видов раковинных амеб, которые встречались в 4 и более пробах с поверхности низинных и переходных болот, а остальные виды исключены из расчетов. Виды *Arcella rotundata* v. *stenostoma*, *Centropyxis aculeata*, *Euglypha tuberculata*, *Tracheleuglypha dentata*, *Trinema enchelys* являются индикаторами наиболее обводненных условий (расположены в левой части графика чуть выше середины на рис. 2, b), а виды *Assulina muscorum*, *Corythion dubium*, *Trinema complanatum* – индикаторы наиболее сухих условий (расположены в правой части графика чуть ниже середине на рис. 2, b). Проведенный анализ избыточности RDA показал статистически значимое влияние ($p < 0,05$) переменной УБВ на данные по современным сообществам раковинных амеб, сопоставимое с влиянием переменной pH (векторы обеих переменных расположены под сходным небольшим углом по отношению к главной оси RDA на рис. 2, b). Это означает, что мы можем использовать и переменную УБВ, и переменную pH для разработки модели трансферной функции. В нашем исследовании наибольший интерес представляла переменная УБВ. Для реконструкции уровня обводненности болота использована модель трансферной функции с взвешенным осреднением. При оценке точности расчета УБВ в этой модели методом перекрестной проверки показано, что RMSEP составляет 8 см, а коэффициент корреляции – 0,84 (рис. 3, c). Для совершенствования предсказательной силы модели из анализа удалено семь проб с максимальными отклонениями предсказанных значений УБВ от измеренных, превышающими 10 см (общий диапазон измеренных в поле значений УБВ составил от –11 см до 39 см). Сокращенная модель рассчитана по данным оставшихся 38 проб. Оценка ее валидации методом «leave-one-out» показала, что среднеквадратичные остатки прогнозирования (RMSEP) уменьшились до 7 см, а коэффициент корреляции стал равен 0,92 (рис. 3, d).

Для реконструкции УБВ в исследованных торфяных колонках применены усовершенствованные сокращенные модели трансферных функций, разработанные отдельно для торфа верхового типа и низинного и переходного типов.

Возраст торфяных отложений исследованных болот различался. Формирование торфяной залежи на болоте Темное началось 9 200 л.н., на болоте Самара – 8 450 л.н., в мочажине Бакчарского болота – 5 500 л.н., а на болоте Петропавловское – 10 700 л.н. (см. табл. 2, рис. 4).

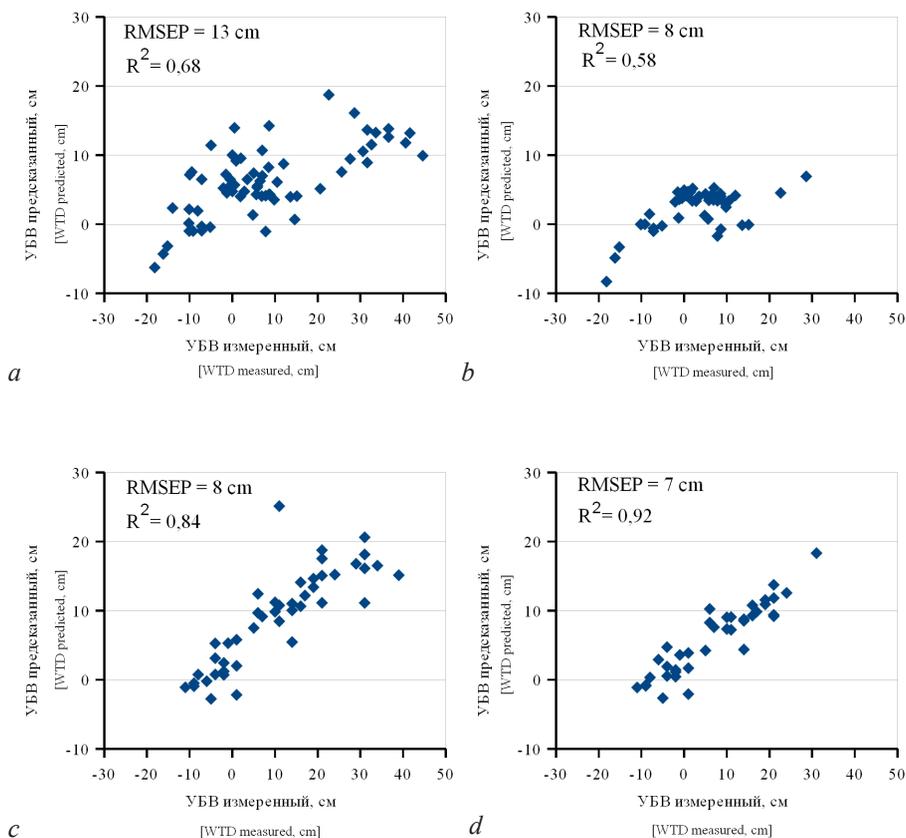


Рис. 3. Соотношение значений глубины уровня болотных вод (УБВ), измеренных в полевых условиях и предсказанных с помощью модели трансферной функции взвешенного среднего для *a* – полной и *b* – сокращенной выборки данных с верховых болот и для *c* – полной и *d* – сокращенной выборки низинных и переходных болот: RMSEP – среднеквадратичные остатки прогнозирования; R^2 – коэффициент корреляции [Fig. 3. The ratio of the water-table depth (WTD) values measured in the field and predicted using the transfer function model of a weighted average in *a* full and *b* reduced data set from ombrotrophic mires and in *c* full and *d* reduced data set from minerotrophic mires: RMSEP - Root Mean Squared Error of Prediction, R^2 - Correlation coefficient]

Построенные глубинно-возрастные модели для исследованных торфяных колонок свидетельствуют о том, что торф накапливался неравномерно в процессе формирования болотных отложений, в большинстве случаев периоды замедления торфонакопления на разных болотах происходили неодновременно (рис. 4). Временное разрешение проведенных реконструкций уровня обводненности болот варьирует от 51 до 650 лет и в среднем составляет 193 года на мочажине Бакчарского болота, 104 года – на болоте Темное, 243 года – на болоте Самара и 188 лет – на болоте Петропавловское (рис. 5).

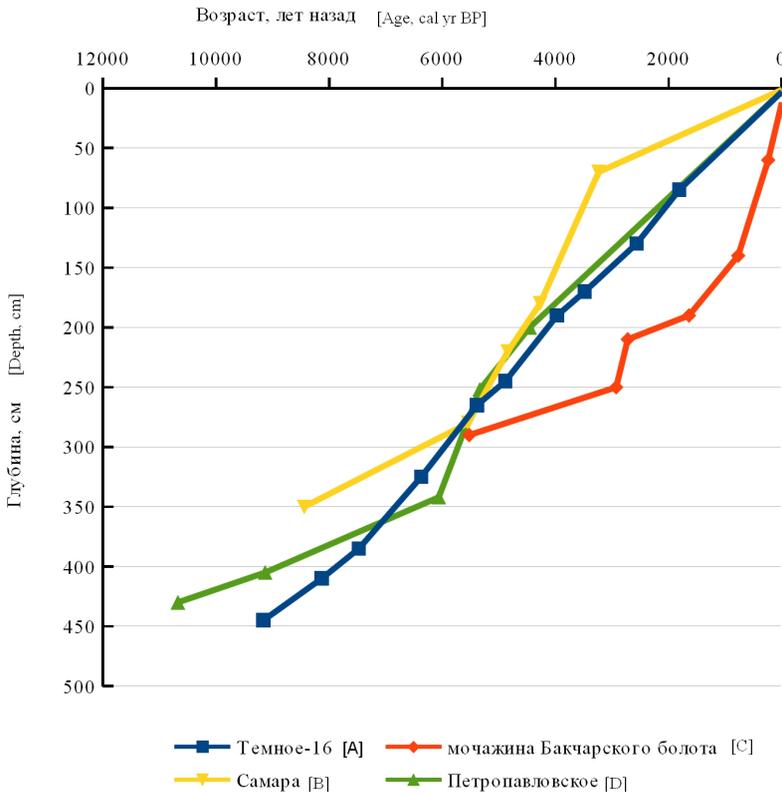


Рис. 4. Глубинно-возрастные модели исследованных торфяных колонок: условные обозначения болот см. в табл. 1
 [Fig. 4. Age-depth models of the studied peat cores: mire codes are as in Table 1]

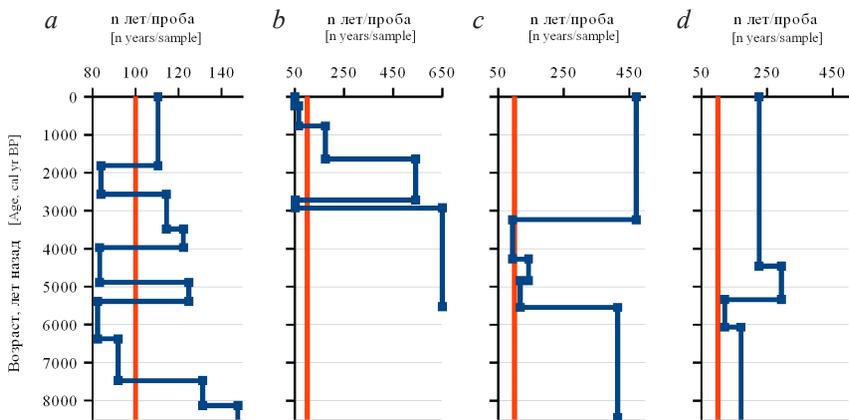


Рис. 5. Временное разрешение реконструкций на исследованных болотах: условные обозначения болот см. в табл. 1; красной линией выделено значение 100 лет/пробу
 [Fig. 5. Time resolution of reconstructions from the studied mires: mire codes are as in Table 1; red lines show the level of 100 years per sample]

Реконструированная динамика УБВ на исследованных болотах показала, что общая амплитуда колебаний УБВ наименьшая на низинном болоте Самара (рис. 6, *c*); а болото Темное характеризовалось меньшим уровнем обводненности, по сравнению с болотами Самара и мочажина Бакчарского болота (см. рис. 6). Несмотря на выявленные различия, для нашей работы наибольший интерес представляла синхронность колебаний уровня обводненности на исследованных болотах независимо от амплитуды этих колебаний.

Сравнительный анализ исследуемых болот позволил выявить этапы наиболее контрастных синхронных изменений их обводненности за последние 8500 лет. Нами выделено 6 этапов синхронного повышения уровня обводненности большинства исследованных болот: 8500–8400, 5700–5600, 5200–4600, 2600–2300, 1300–1100, 900–700 л.н. (этапы В-1–В-6 на рис. 6) и 11 этапов обсыхания поверхности болот: 6700–6600, 6100–6000, 4600–4400, 4300–4100, 4000–3800, 3500–3400, 3200–3000, 2700–2600, 2100–1900, 1500–1300, 1100–900 л.н. (этапы С-1–С-11 на рис. 6).

Основное внимание в этой работе уделено именно синхронным изменениям уровня обводненности болот. Однако следует отметить, что кроме них наблюдались и отдельные колебания увлажненности, происходившие на одном-двух из исследуемых объектов. Так, кратковременное повышение уровня обводненности выявлено на мочажине Бакчарского болота около 500 л.н. (см. рис. 6, *b*), это соответствует и повышению количества осадков на палеоклиматической кривой (см. рис. 6, *d*), а на болоте Темном и Самара оно не проявилось. Другим примером может служить повышение уровня обводненности на болоте Темное и мочажине Бакчарского болота 2800 л.н. (см. рис. 6, *a, b*), которое не обнаружено в торфяной залежи болота Самара; а на палеоклиматической кривой осадков этот период соответствует сухим условиям климата (см. рис. 6, *d*).

Обсуждение результатов исследования

Результаты показали, что выделенные синхронные изменения уровня обводненности болот обусловлены колебаниями уровня атмосферных осадков в голоцене. Это подтверждается и их согласованностью с данными региональной палеоклиматической кривой по годовому количеству атмосферных осадков, напрямую отражающей флуктуации климата в голоцене (см. рис. 6, *d*). Установлено, что синхронные этапы изменений обводненности болот выявлены не только в то время, когда болота достигли олиготрофной стадии развития (см. табл. 1), но также и на предыдущих стадиях переходного и низинного болот. Таким образом, наши данные подкрепляют выводы других авторов [13, 14] о том, что к воздействию изменений климата могут быть чувствительны не только верховые болота, питание которых осуществляется преимущественно за счет атмосферных осадков.

Несинхронные изменения уровня обводненности болот могут быть вызваны преобладающим влиянием локальных особенностей эндогенного болотообразовательного процесса, экранирующим воздействие климата. Например, в процессе естественного нарастания торфяной залежи болота уменьшается влияние подпитывающих грунтовых вод на уровень его поверхностной увлажненности, также при этом за счет неравномерного изменения высоты залежи на всей площади болота может меняться и направление поверхностных гидрологических стоков. В приведенных нами примерах несинхронного повышения уровня обводненности отдельных изучаемых болот 2800 и 500 л.н. основной причиной отсутствия синхронности мы считаем низкое временное разрешение реконструкций в эти периоды. Так, фактическое отсутствие данных по уровню болотных вод 2800 л.н. на болоте Самара, Петропавловское, и 500 л.н. – на болоте Темное и Самара не позволяют нам судить об их обводненности в эти конкретные короткие временные интервалы.

Синхронизация изменений уровня обводненности болот в нашей работе оказалась осложнена по ряду причин. С одной стороны, мы проанализировали только три торфяных колонки, отобранные на очень разных по своим свойствам болотах. Если бы изучаемых объектов было больше, то мы могли бы с большей уверенностью говорить о синхронных изменениях уровня обводненности болот. Кроме того, увеличение количества исследованных болот, возможно, позволит прояснить климатические условия в отдельные столетия голоцена, которые оказались разнокачественными по уровню обводненности на выбранных объектах, либо, как минимум, обратить особое внимание на эти периоды.

С другой стороны, существенным препятствием для синхронизации динамики обводненности на разных болотах стало относительно низкое временное разрешение палеогидрологических реконструкций. Превышение временного разрешения более 100 лет в расчете на пробу торфа препятствовало нам определить уровень обводненности для каждого столетия в голоцене. Мы пришли к заключению, что чем выше временное разрешение (т.е. чем меньше его значение), тем больше вероятность того, что сравниваемые значения УБВ существовали на разных болотах одновременно, следовательно, тем больше объективность синхронизации данных разных объектов. Одним из способов решения задачи более высокого разрешения палеоэкологической реконструкции является уменьшение шага отбора проб по глубине торфяной залежи. Например, в современных работах зарубежных коллег отложения болот часто анализируются с шагом отбора проб 1–2 см [7–9, 13].

В целом результаты исследования позволили установить соответствие динамики обводненности изучаемых болот климатическим характеристикам отдельных периодов голоцена, выявленных для территории Западной Сибири [25].

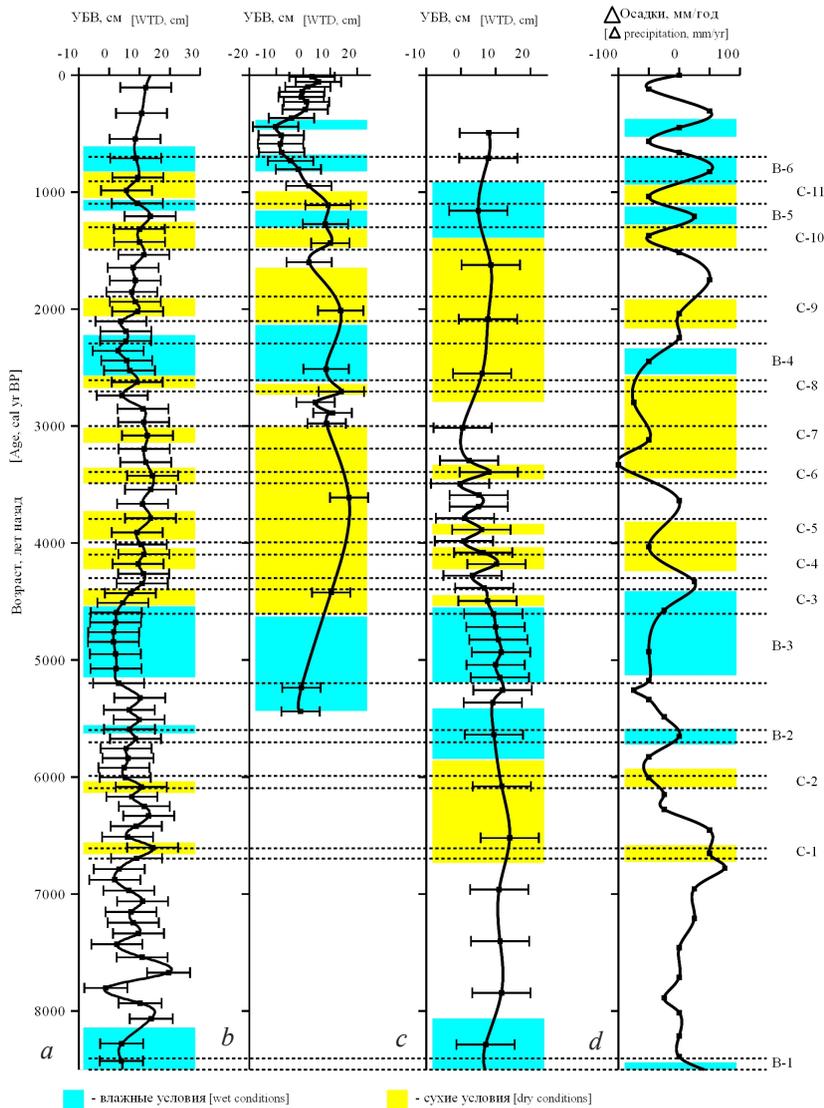


Рис. 6. Динамика УБВ и реконструированного количества осадков по данным анализа торфяных отложений болот: условные обозначения болот см. в табл. 1; пунктиром выделены этапы синхронного повышения УБВ и количества осадков (B-1–B-6) и этапы их синхронного снижения (C-1–C-11); границы погрешности значений УБВ выражены в виде среднеквадратичных остатков прогнозирования [Fig. 6. Dynamics of the reconstructed water-table depth and delta of annual precipitations based on the analysis from peat deposits of the studied mires: mire codes are as in Table 1; Dashed lines show periods of synchronous increasing of mire surface wetness and precipitations (from B-1 to B-6) and periods of their synchronous decreasing (from C-1 to C-11); error margins of WTD show RMSEP values]

В Атлантическом периоде (8800–5100 л.н.), характеризующемся более влажными и теплыми условиями, по сравнению с современными [25], уровень обводненности изучаемых нами болот был повышенным. Этому времени соответствуют выделенные нами преимущественно влажные синхронные этапы В-1–В-3 (см. рис. 6). Суббореальный период (5100–2600 л.н.) отличался более сухим и холодным климатом [25]. Результаты наших исследований также показали, что в это время преобладают выделенные синхронные сухие этапы С-3–С-8 (рис. 6). Для Субатлантического периода (2600–современность) характерны кратковременные резкие колебания влажности климата и температуры [25]. На исследованных нами болотах для этого времени выделены сменяющие один другой этапы повышения и снижения обводненности болот: В-4, С-9, С-10, В-5, С-11, В-6 (см. рис. 6).

Результаты наших исследований согласуются и с отдельными сведениями по палеоклимату и обводненности болот на юге таежной зоны Западной Сибири, полученными ранее другими авторами. Так периоды более влажных условий климата 5000–4500 и около 1200 л.н., выявленные Ф.З. Глебовым и Л.В. Карпенко [30] по данным спорово-пыльцевого анализа торфяной колонки на одном из болот в южной тайге Западной Сибири, соответствуют выделенным нами этапам В-3 и В-5 (см. рис. 6), а периоды более сухих климатических условий 3700–3600, 2800 и 1500 л.н. – выявленным нами этапам С-6, С-8 и С-10 (см. рис. 6). Также наши данные соответствуют результатам палеогидрологической реконструкции, выполненной на основе ризоподного анализа торфа одного из верховых болот, расположенных на юге таежной зоны Западной Сибири в подзоне березово-осиновых редколесий [9]. Выявленные в этом исследовании периоды повышения уровня обводненности болота 2500–2400, 1400–1300, 900–800 л.н. согласуются с выделенными нами этапами В-4, В-5, В-6; а периоды обсыхания поверхности болота 2000–1900, 1500, 1100–1000 л.н. согласуются с выделенными нами этапами С-9, С-10 и С-11 (рис. 6).

В динамике обводненности болот нашли свое отражение известные вековые осцилляции климата позднего голоцена [9]. Так, средневековый климатический оптимум (1250–800 л.н.) проявился в виде повышения уровня обводненности всех болот и сопровождался повышением количества осадков и температуры (этапы В-5 и В-6 на рис. 6). В течение этого периода отмечается кратковременное значительное обсыхание 1100–1000 л.н. [9], которое также проявилось в снижении уровня обводненности изучаемых нами болот (этап С-11 на рис. 6). Между тем малый ледниковый период (550–250 л.н.) проявился в виде увеличения уровня обводненности только на Бакчарском болоте (600–400 л.н.) и в виде увеличения количества атмосферных осадков – на Петропавловском болоте (500–400 л.н.).

Заключение

Выявлена согласованность динамики уровня обводненности разных болот в процессе их развития в голоцене на территории южной тайги Запад-

ной Сибири. Обнаруженные синхронные изменения уровня обводненности болот соответствуют ранее полученным реконструкциям динамики регионального палеоклимата и отражают колебания уровня атмосферных осадков в голоцене. Это свидетельствует о климатической чувствительности торфяных отложений и верховых болот, включая стадии переходного и низинного болота в процессе их развития, и исследованного низинного болота.

Ризоподный анализ, использованный в нашей работе для реконструкции уровня обводненности болот, хорошо зарекомендовал себя, так как выявил значительные колебания поверхностной влажности болот верхового и низинного типа в течение всей истории их развития. Данный анализ направлен на реконструкцию локальных условий увлажнения в точке отбора торфяной колонки, тем не менее при сравнении разных торфяных колонок, имеющих надежные возрастные модели, и обнаружении синхронных однонаправленных колебаний обводненности болот этот анализ позволяет нам судить об изменениях климата и при таком рассмотрении может служить альтернативой спорово-пыльцевому методу, а количественные реконструкции уровня болотных вод могут быть сопоставлены с реконструкцией палеоосадков; при этом данные одного анализа подтверждают данные другого.

Полученные в нашей работе результаты являются предварительными. В дальнейшем исследовании планируется продолжить и включить в сравнительный анализ данные количественных палеоэкологических реконструкций других болот на территории южнотаежной подзоны Западной Сибири, а также повысить временное разрешение реконструкций. Это позволит уточнить и детализировать информацию о колебаниях климата векового и тысячелетнего масштаба на данной территории в голоцене. Высокое временное разрешение палеоэкологических реконструкций необходимо для более точной оценки динамики обводненности болот в целом и для выявления более мелких и кратковременных колебаний уровня обводненности, соизмеримых с современными изменениями природной среды и климата, которые наблюдаются в течение последних десятилетий.

Литература

1. Kremenetski K.V., Velichko A.A., Borisova O.K., MacDonald G.M., Smith L.C., Frey K.E. and Orlova L.A. Peatlands of the Western Siberian lowlands: current knowledge on zonation, carbon content and Late Quaternary history // *Quaternary Science Reviews*. 2003. № 22. PP. 703–723.
2. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / отв. ред. В.Б. Куваев. Тула : Гриф и К, 2001. 584 с.
3. Лапшина Е.Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 294 с.
4. Borisova O.K., Novenko E.Yu., Zelikson E.M., Kremenetski K.V. Lateglacial and Holocene vegetational and climatic changes in the southern taiga zone of West Siberia according to pollen records from Zhukovskoye peat mire // *Quaternary International*. 2011. 237. PP. 65–73. doi: 10.1016/j.quaint.2011.01.015

5. Бляхарчук Т.А. Новые палинологические данные о динамике растительного покрова и климата Западной Сибири и прилегающих территорий в голоцене. Новосибирск : Гео, 2012. 139 с.
6. Warner B.G., Charman D.J. Holocene changes on a peatland in Northwestern Ontario interpreted from testate amoebae (*Protozoa*) analysis // *Boreas*. 1994. № 23. PP. 270–279.
7. Turner T.E., Swindles G.T., Roucoux K.H. Late Holocene ecohydrological and carbon dynamics of a UK raised bog: impact of human activity and climate change // *Quaternary Science Reviews*. 2014. № 84. PP. 65–85. doi: 10.1016/j.quascirev.2013.10.030
8. Lamentowicz M., Slowinski M., Marcisz K., Zielinska M., Kaliszan K., Lapshina E., Gilbert D., Buttler A., Fialkiewicz-Koziel B., Jassey V.E.J., Laggoun-Defarge F., Kolaczek P. Hydrological dynamics and fire history of the last 1300 years in western Siberia reconstructed from a high-resolution, ombrotrophic peat archive // *Quaternary Research*. 2015. № 84 (3). PP. 312–325. doi: 10.1016/j.yqres.2015.09.002
9. Willis K.S., Beilman D., Booth R.K., Amesbury M., Holmquist J., MacDonald G. Peatland paleohydrology in the southern West Siberian Lowlands: Comparison of multiple testate amoebae transfer functions, sites, and *Sphagnum* $\delta^{13}\text{C}$ values // *The Holocene*. 2015. № 25(9). PP. 1425–1436. doi: 10.1177/0959683615585833
10. Aaby B. Cyclic climatic variations in climate over the past 5,500 years reflected in raised bogs // *Nature*. 1976. № 263. PP. 281–284.
11. Charman D.J. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae // *Quaternary Science Reviews*. 2001. № 20. PP. 1753–1764.
12. Mauquoy D., Engelkes T., Groot M.H.M., Markesteijn F., Oudejans M.G., van der Plicht J., van Geel B. High-resolution records of late-Holocene climate change and carbon accumulation in two north-west European ombrotrophic peat bogs // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2002. № 186. PP. 275–310.
13. Booth R.K. Testing the climate sensitivity of peat-based paleoclimate reconstructions in mid-continental North America // *Quaternary Science Reviews*. 2010. № 29. PP. 720–731. doi: 10.1016/j.quascirev.2009.11.018
14. Lavoie M., Pellerin S., Larocque M. Examining the role of allogenuous and autogenous factors in the long-term dynamics of a temperate headwater peatland (southern Quebec, Canada) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2013. № 386. PP. 336–348. doi: 10.1016/j.palaeo.2013.06.003
15. Loisel J., Garneau M. Late Holocene paleoecohydrology and carbon accumulation estimates from two boreal peat bogs in eastern Canada: Potential and limits of multi-proxy archives // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2010. № 291. PP. 493–533. doi: 10.1016/j.palaeo.2010.03.020
16. Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим / под ред. К.Е. Иванова, С.М. Новикова. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 448 с.
17. Ускова Л.М. Анализ связи заболоченности речных бассейнов с физико-географическими условиями таежной зоны Западной Сибири // *География и природные ресурсы*. 1982. № 2. С. 72–79.
18. Прейс Ю.И., Курьина И.В. Палеореконструкция высокого разрешения по данным комплексного исследования торфяных отложений южной тайги Западной Сибири // *Исследование природно-климатических процессов на территории Большого Васюганского болота* / отв. ред. М.В. Кабанов. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. С. 14–38.
19. Веретенникова Е.Э., Курьина И.В., Ильина А.А., Савельев В.В. Реконструкция гидротермических условий формирования грядово-мочажинного комплекса в голоцене на юге Западной Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2014. № 3 (27). С. 6–22.

20. Курьина И.В., Головацкая Е.А. Палеокомплексы раковинных амеб (Rhizopoda, Testacea) в торфяной залежи низинного болота (на юге лесной зоны Западной Сибири) // Известия РАН. Сер. Биология. 2018. № 1. С. 103–112. doi: 10.7868/S0002332918010137.
21. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2012. URL: <https://www.r-project.org/> (accessed: 01.12.2017).
22. Juggins S. rioja: Analysis of quaternary science data. R package version (0.8-7). 2012. URL: <http://www.staff.ncl.ac.uk/stephen.juggins/> (accessed: 01.12.2017).
23. Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.N. vegan: Community ecology package. R package version 2.2-0. 2012. URL: <https://github.com/vegandevs/vegan/> (accessed: 01.12.2017).
24. Цыганов А.Н., Бабешко К.В., Новенко Е.Ю., Малышева Е.А., Пейн Р.Д., Мазей Ю.А. Количественная реконструкция гидрологического режима болот по ископаемым сообществам раковинных амеб // Экология. 2017. № 2. С. 147–155. doi: 10.7868/S0367059717020081.
25. Климанов В.А. Восстановление палеотемператур и палеоосадков на основе спорово-пыльцевых данных // Методы реконструкции палеоклиматов. М. : Наука, 1985. С. 38–48.
26. Blyakharchuk T.A. Western Siberia, a review of Holocene climatic changes // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2009. Т. 1. № 2. С. 4–12.
27. Бляхарчук Т.А. Палеореконструкция климатических изменений на территории БВБ с использованием метода В.А. Климанова // Исследование природно-климатических процессов на территории Большого Васюганского болота / отв. ред. М.В. Кабанов. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. С. 8–14.
28. Stuiver M., Reimer P.J., Reimer R.W. CALIB 7.1. 2017. URL: <http://calib.org> (accessed: 30.11.2017).
29. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 200 с.
30. Глебов Ф.З., Карпенко Л.В. Динамика болотной и сухоходольной растительности и климата междуречья Оби и Васюгана в голоцене // Лесоведение. 1999. № 5. С. 35–40.

Поступила в редакцию 01.02.2018; повторно 20.04.2018 г.;

Принята 17.05.2018 г.; опубликована 15.06.2018 г.

Авторский коллектив:

Курьина Ирина Владимировна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru

Веретенникова Елена Эдуардовна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физики климатических систем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: lena2701@yandex.ru

Головацкая Евгения Александровна – д-р биол. наук, директор Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: golovatskayaea@gmail.com

Бляхарчук Татьяна Артемьевна – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: tarun5@rambler.ru

Смирнов Сергей Васильевич – канд. физ.-мат. наук, с.н.с. лаборатории физики климатических систем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3).

E-mail: smirnov@imces.ru

For citation: Kurina IV, Veretennikova EE, Golovatskaya EA, Blyakharchuk TA, Smirnov SV. Dynamics of the surface wetness of mires in the southern taiga subzone of Western Siberia in the middle and late Holocene. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42:218-241. doi: 10.17223/19988591/42/12 In Russian, English Summary

**Irina V. Kurina, Elena E. Veretennikova, Evgeniya A. Golovatskaya,
Tatiana A. Blyakharchuk, Sergei V. Smirnov**

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

Dynamics of the surface wetness of mires in the southern taiga subzone of Western Siberia in the middle and late Holocene

The research is devoted to the comparative analysis of the dynamics of the surface wetness of mires located within the southern taiga subzone of Western Siberia. Synchronous changes in the surface wetness of different mires in the same area during their development in the Holocene are most likely due to the influence of hydroclimatic fluctuations on them. The aim of our work was to identify synchronous changes in the surface wetness in different mires within a single region in the course of their development in the Holocene and to search for the conformity with regional paleoclimatic changes.

The objects were four different mires on the territory of the southern taiga of West Siberia: 1) the Temnoye raised mire, located on the second terrace of the Tom River; 2) the Bakcharsky watershed mire (a peat core was taken from the hollow of the ridge-hollow complex); 3) the Samara mire, which occupies the first floodplain terrace of the Bakchar river; 4) the Petropavlovskoye raised mire, located on the right-bank terrace of the Ob river (Table 1 and Fig. 1). For the first three mires, we calculated a quantitative reconstruction of the water-table depth using transfer function models on the basis of testate amoebae analysis of peat. We developed two models of transfer functions for the area of the southern taiga of Western Siberia, separately, for ombrotrophic and minerotrophic mires using a weighted average (Figs. 2 and 3). In the fourth mire, reconstruction of paleoprecipitation was carried out using Klimanov's information-statistical method. The calibrated age of peat deposits in the number system Before Present was used in the work (Table 2).

The studied mires differ from one another in the degree of surface wetness. The surface wetness of the Temnoye and Petropavlovskoye mires is much less than that of the Samara mire and the hollow from the Bakcharsky mire. The results of the construction of depth-age models of the studied peat cores indicated that peat accumulated with different speeds during the formation of mire sediments, in most cases slowing down of peat accumulation occurred non-simultaneously in different mires (Fig. 4). The time resolution of the reconstructions of the surface wetness in the studied mires varied from 51 to 650 years and, on average, was 193 years in the hollow from the Bakcharsky mire, 104 years in the Temnoye mire, 243 years in the Samara mire, and 188 years in the Petropavlovskoye mire (Fig. 5). As a result of a comparative analysis of the development of the studied mires over the last 8.500 years, we identified six periods of synchronous increase in their surface wetness: 8500-8400, 5700-5600, 5200-4600, 2600-2300, 1300-1100, and 900-700 yr BP, as well as 11 periods of synchronous drying of the mire surface: 6700-6600, 6100-6000, 4600-4400, 4300-4100, 4000-3800, 3500-3400, 3200-3000, 2700-2600, 2100-1900, 1500-1300, and 1100-900 yr BP (Fig. 6). These periods are consistent with the corresponding changes in paleoprecipitations. In general, the dynamics of the surface wetness in the studied mires corresponded to the

climatic characteristics of different periods in the Holocene, revealed in West Siberia. Thus, in the Atlantic period synchronous wet stages in the studied mires were shown; in the Subboreal period mainly synchronous dry stages were singled out, and in the Subatlantic period the wet and dry synchronous stages alternating one by one were revealed in the studied mires. The periods with low time resolution in reconstructions complicate the detection of synchronous changes in the surface wetness of mires. We concluded that the higher the time resolution, the more likely it is that the compared water-table depth values existed in different mires at the same time, therefore, the greater the objectivity of data synchronization from different objects. The problem of low time resolution can be avoided by increasing the number of objects studied, or by a smaller sampling step in the peat cores. The synchronous changes in the surface wetness of mires and paleoprecipitations, which we have identified, reflect the fluctuations in the climate humidity in the Holocene. Our results indicate the sensitivity of the studied ombrotrophic and minerotrophic mires to hydroclimatic fluctuations during their development. In the future, it is planned to continue the research and include a comparative analysis of quantitative data of paleoecological reconstructions from other mires on the territory of the southern taiga subzone of West Siberia, as well as to increase the time resolution of the reconstructions. This will make it possible to clarify and detail information on century to millennial-scale climate variations on the studied territory in the Holocene.

The paper contains 6 Figures, 2 Tables and 30 References.

Key words: rhizopod analysis; testate amoebae; pollen data; reconstruction; paleoclimate; paleoecology.

Funding: The research was financially supported by the RFBR grant No 18-45-703003/p_мол_a

References

1. Kremenetski KV, Velichko AA, Borisova OK, MacDonald GM, Smith LC, Frey KE, Orlova LA. Peatlands of the Western Siberian lowlands: current knowledge on zonation, carbon content and Late Quaternary history. *Quaternary Science Reviews*. 2003;22:703-723. doi: [10.1016/S0277-3791\(02\)00196-8](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(02)00196-8)
2. *Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie* [Mire systems of Western Siberia and their conservation value]. Kuvaev VB, editor. Tula: Grif i K Publ.; 2001. 584 p. In Russian
3. Lapshina ED. Flora bolot yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Flora of mires in the southeast of West Siberia]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2003. 294 p. In Russian
4. Borisova OK, Novenko EYu, Zelikson EM, Kremenetski KV. Lateglacial and Holocene vegetational and climatic changes in the southern taiga zone of West Siberia according to pollen records from Zhukovskoye peat mire. *Quaternary International*. 2011;237:65-73. doi: [10.1016/j.quaint.2011.01.015](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.01.015)
5. Blyakharchuk TA. Novye palinologicheskie dannye o dinamike rastitel'nogo pokrova i klimata Zapadnoy Sibiri i prilegayushchikh territoriy v golotsene [New palynological data on the dynamics of vegetation cover and the climate of Western Siberia and adjacent territories in the Holocene]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2012. 139 p. In Russian
6. Warner BG, Charman DJ. Holocene changes on a peatland in Northwestern Ontario interpreted from testate amoebae (*Protozoa*) analysis. *Boreas*. 1994;23:270-279. doi: [10.1111/j.1502-3885.1994.tb00949.x](https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1994.tb00949.x)
7. Turner TE, Swindles GT, Roucoux KH. Late Holocene ecohydrological and carbon dynamics of a UK raised bog: impact of human activity and climate change. *Quaternary Science Reviews*. 2014;84:65-85. doi: [10.1016/j.quascirev.2013.10.030](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.10.030)
8. Lamentowicz M, Slowinski M, Marcisz K, Zielinska M, Kaliszczak K, Lapshina E, Gilbert D, Buttler A, Fialkiewicz-Koziel B, Jassej VEJ, Laggoun-Defarge F, Kolaczek P. Hydrological

- dynamics and fire history of the last 1300 years in western Siberia reconstructed from a high-resolution, ombrotrophic peat archive. *Quaternary Research*. 2015;84(3):312-325. doi: [10.1016/j.yqres.2015.09.002](https://doi.org/10.1016/j.yqres.2015.09.002)
9. Willis KS, Beilman D, Booth RK, Amesbury M, Holmquist J, MacDonald G. Peatland paleohydrology in the southern West Siberian Lowlands: Comparison of multiple testate amoebae transfer functions, sites, and *Sphagnum* $\delta^{13}\text{C}$ values. *The Holocene*. 2015;25(9):1425-1436. doi: [10.1177/0959683615585833](https://doi.org/10.1177/0959683615585833)
 10. Aaby B. Cyclic climatic variations in climate over the past 5,500 years reflected in raised bogs. *Nature*. 1976;263:281-284. doi: [10.1038/263281a0](https://doi.org/10.1038/263281a0)
 11. Charman DJ. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. *Quaternary Science Reviews*. 2001;20:1753-1764. doi: [10.1191/0959683604hl696rp](https://doi.org/10.1191/0959683604hl696rp)
 12. Mauquoy D, Engelkes T, Groot MHM, Markesteijn F, Oudejans MG, van der Plicht J, van Geel B. High-resolution records of late-Holocene climate change and carbon accumulation in two north-west European ombrotrophic peat bogs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2002;186:275-310. doi: [10.1016/s0031-0182\(02\)00513-8](https://doi.org/10.1016/s0031-0182(02)00513-8)
 13. Booth RK. Testing the climate sensitivity of peat-based paleoclimate reconstructions in mid-continental North America. *Quaternary Science Reviews*. 2010;29:720-731. doi: [10.1016/j.quascirev.2009.11.018](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.11.018)
 14. Lavoie M, Pellerin S, Larocque M. Examining the role of allogenic and autogenic factors in the long-term dynamics of a temperate headwater peatland (southern Quebec, Canada). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2013;386:336-348. doi: [10.1016/j.palaeo.2013.06.003](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.06.003)
 15. Loisel J, Garneau M. Late Holocene paleoecohydrology and carbon accumulation estimates from two boreal peat bogs in eastern Canada: Potential and limits of multi-proxy archives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2010;291:493-533. doi: [10.1016/j.palaeo.2010.03.020](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.020)
 16. *Bolota Zapadnoy Sibiri, ikh stroenie i gidrologicheskiy rezhim* [Peatlands of West Siberia, their structure and hydrological regime]. Ivanov KE and Novikov SM, editors. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1976. 448 p. In Russian
 17. Uskova LM. Analiz svyazi zabolochennosti rechnykh basseynov s fiziko-geograficheskimi usloviyami taezhnoy zony Zapadnoy Sibiri [Analysis of the connection between swampiness of river basins and physical and geographical conditions of the taiga zone in Western Siberia]. *Geography and Natural Resources*. 1982;2:72-79. In Russian
 18. Preis YuI, Kurina IV. Paleorekonstruktsiya vysokogo razresheniya po dannym kompleksnogo issledovaniya torfyanykh otlozheniy yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [High-resolution paleoreconstruction according to the data of a complex study of peat deposits in the southern taiga of Western Siberia]. In: *Issledovanie prirodno-klimaticheskikh protsessov na territorii Bol'shogo Vasyuganskogo bolota* [Study of natural and climatic processes on the territory of the Great Vasyugan Mire]. Kabanov MV, editor. Novosibirsk: SB RAS Publ.; 2012. pp. 14-38. In Russian
 19. Veretennikova EE, Kurina IV, Il'ina AA, Savel'ev VV. Palaeoenvironmental reconstruction of a Holocene peat bog ridge-hollow complex in the south of West Siberia. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):6-22. In Russian, English Summary
 20. Kurina IV, Golovatskaya EA. Testate Amoebae Assemblages (Rhizopoda and Testacea) in the Peat Deposits of the Floodplain Terrace Swamp (the South of Forested Zone of Western Siberia). *Biology Bulletin*. 2018;45(1):91-99. doi: [10.1134/S1062359018010077](https://doi.org/10.1134/S1062359018010077)
 21. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2012. [Electronic resource]. Available at: <https://www.r-project.org/> (accessed: 01.12.2017).
 22. Juggins S. rioja: Analysis of quaternary science data. R package version (0.8-7). 2012. Available at: <http://www.staff.ncl.ac.uk/stephen.juggins/> (accessed: 01.12.2017).

23. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MN. vegan: Community ecology package. R package version 2.2-0. 2012. Available at: <https://github.com/vegandevs/vegan/> (accessed: 01.12.2017).
24. Tsyganov AN, Babeshko KV, Novenko EYu, Malysheva EA, Payne RJ, Mazei YuA. Quantitative Reconstruction of Peatland Hydrological Regime with Fossil Testate Amoebae Communities. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48(2):135-142. doi: [10.1134/S1067413617020084](https://doi.org/10.1134/S1067413617020084)
25. Klimanov VA. Vosstanovlenie paleotemperatur i paleosadkov na osnove sporovopyl'tsevykh dannyykh [Reconstruction of paleotemperature and paleoprecipitation based on spore-pollen data]. In: *Metody rekonstruktsii paleoklimatov* [Methods of paleoclimate reconstruction]. Moscow: Nauka Publ.; 1985. pp. 38-48. In Russian
26. Blyakharchuk TA. Western Siberia, a review of Holocene climatic changes. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2009;1(2):4-12. In Russian
27. Blyakharchuk TA. Paleorekonstruktsiya klimaticheskikh izmeneniy na territorii BVB s ispol'zovaniem metoda VA Klimanova [Paleoreconstruction of climatic changes on the territory of the GVM (Great Vasyugan Mire) using Klimanov's method]. In: *Issledovanie prirodno-klimaticheskikh protsessov na territorii Bol'shogo Vasyuganskogo bolota* [Study of natural and climatic processes on the territory of the Great Vasyugan Mire]. Kabanov MV, editor. Novosibirsk: SB RAS Publ.; 2012. pp. 8-14. In Russian
28. Stuiver M, Reimer PJ, Reimer RW. CALIB 7.1. 2017. Available at: <http://calib.org> (accessed: 30.11.2017).
29. Khotinskiy NA. Golotsen Severnoy Evrazii [The Holocene of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 197 p. In Russian
30. Glebov FZ, Karpenko LV. Dinamika bolotnoy i sukhodol'noy rastitel'nosti i klimata mezhdurech'ya Obi i Vasyugana v golotsene [Dynamics of mire and upland vegetation and climate in the interfluvium of the Ob and the Vasyugan rivers during the Holocene]. *Lesovedenie*. 1999;5:35-40. In Russian

Received 01 February 2018; Revised 20 April 2018;

Accepted 17 May 2018; Published 15 June 2018

Author info:

Kurina Irina V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru

Veretennikova Elena E, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Physics of Climatic Systems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: lana2701@yandex.ru

Golovatskaya Evgeniya A, Dr. Sci. (Biol.), Director of the Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: golovatskayaea@gmail.com

Blyakharchuk Tatiana A, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: tarun5@rambler.ru

Smirnov Sergei V, Cand. Sci. (Phys.-Math.), Senior Researcher, Laboratory of Physics of Climatic Systems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: smirnov@imces.ru