

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2018

№ 44

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 завершенных оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. 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.

Внесен в Ulrich's Periodicals Directory. Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Scopus; Web of Science (RSCI, ZR).

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)

Громыных Т.И. – отв. редактор (Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской Федерации, Москва, 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)

Акимов 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, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск).

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Голованов В.К.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зинченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Крюков В.Ю.** (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия); **Кузнецов В.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лупашинов В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Пердиссес А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск, Россия); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

Издательство: Издательский дом Томского государственного университета. Редактор К.Г. Шилько; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелююр; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 27.12.2018 г. Формат 70х108^{1/16}. Усл. печ. л. 16,4 Тираж 50 экз. Заказ № 3586. Цена свободная. Дата выхода в свет 27.12.2018 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

Tomsk State University Journal of Biology is a quarterly international and peer-reviewed scientific journal publishing the results of the completed experimental research, reviews and novel methods of research in Agricultural & Biological Sciences on the basis of its originality, importance, scientific character, validity, precision and clarity. The Journal is intended for a broad range of scientists and experts in biology, agriculture and ecology. 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; Scopus; Web of Science (RSCI, ZR); 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 Physicochemical and Biological Problems in Soil Science RAS, Pyschchino, Russia

Gromovyykh TI - Editor, IM Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation, Moscow, Russia

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

Ivanov Yu V - 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); **Shternshis MV** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia).

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

Alexandrovskiy AL, Institute of Geography RAS (Moscow, Russia); **Ananjeva NB**, Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI**, State Research Institute of Physiology SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Vasil'ev VP**, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS (Moscow, Russia); **Vasil'eva ED**, Zoological Museum, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Golovanov VK**, Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS (Borok, Russia); **Dubois A**, French National Museum of Natural History (Paris, France); **Zeller B**, French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Zinchenko TD**, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS (Togliatti, Russia); **Kingma H**, Maastricht University (Maastricht, Netherlands); **Kryukov VY**, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russia); **Kuznetsov VIV**, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS (Moscow, Russia); **Lupashin VV**, University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Maximov TC**, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone SB RAS (Yakutsk, Russia); **Nosov AM**, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **Sazonov AE**, Siberian State Medical University (Tomsk, Russia); **Smirnova OV**, Center of Ecology and Productivity of Forests RAS (Moscow, Russia); **Sokolova YY**, Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Stepanov VA**, Research Institute of Medical Genetics SB RAMS (Tomsk, Russia); **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; Translator/Editor MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 19.12.2018. Format 70x108²/₁₆. Conventional printed sheets 16.4. Circulation is 50 copies. Orders No 3586. Open price. Date of publication 27.12.2018.

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

- Нечаева Т.В., Соколов Д.А., Соколова Н.А.** Оценка поглотительной способности углей различной степени метаморфизации на примере фиксации калия 6

БОТАНИКА

- Ткаченко К.Г.** Биология покоя и прорастания семян *Stellaria media* (L.) Vill. и *Stellaria nemorum* L. 24
- Уфимцев В.И., Стрельникова Т.О., Куприянов О.А.** Структура живого напочвенного покрова в сосняках на участках рекультивации Кузбасса 36

ЗООЛОГИЯ

- Блашкова К.Э., Лупинос М.Ю., Ананин А.А.** Закономерности высотно-поясной дифференциации летнего населения птиц Баргузинского заповедника 59
- Давранов Э.** Пространственно-типологическая структура летне-осеннего и осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта (Тянь-Шань) 81

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

- Луценко С.В., Черемных Е.Г., Седякина Н.Е., Молдогазиева Н.Т., Громовых Т.И., Фельдман Н.Б.** Исследование биологической активности липосомного сангвинарина на культурах опухолевых клеток и простейших 99

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

- Бисирова Э.М., Кривец С.А.** Динамика состояния древостоев пихты сибирской, поврежденных уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandf. в Томской области 118

ФИЗИОЛОГИЯ

- Замощина Т.А., Бердникова Т.И., Отмахов В.И., Шелег Е.С., Теплякова Е.М.** Влияние экстракта лабазника на ритмическую организацию суточной динамики температуры тела и поведенческой активности крыс 141

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Данилова Е.Д., Медведева Ю.В., Ефимова М.В.** Влияние хлоридного засоления на ростовые и физиологические процессы растений *Solanum tuberosum* L. среднеспелых сортов 158
- Мурасева Д.С., Новикова Т.И.** Индукция культуры *in vitro* редкого вида *Fritillaria meleagroides* Patrín ex Schult. et Schult. fil. (Liliaceae) с использованием незрелых семян 172

ЭКОЛОГИЯ

- Пестов С.В., Тычинкина И.Г., Огородникова С.Ю.** Влияние галловых клещей на состояние ассимиляционного аппарата липы сердцевидной 188

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Nechaeva TV, Sokolov DA, Sokolova NA.** Estimation of absorption capacity of coals metamorphosed to a different extent using the example of potassium fixation6

BOTANY

- Tkachenko KG.** Biology of dormancy and germination of *Stellaria media* (L.) Vill. and *Stellaria nemorum* L. seeds.....24
- Ufimtsev VI, Strelnikova TO, Kupriyanov OA.** Structure of the living ground cover in pine forests on dumps of Kuzbass36

ZOOLOGY

- Blashkova KA, Lupinos MY, Ananin AA.** Regularities of altitudinal belt differentiation of the summer bird community in the Barguzin Nature Reserve59
- Davranov E.** Spatial and typological structure of autumn-summer and autumn populations of birds of the northern macroslope of the Kyrgyz range (Tian Shan)81

CELL BIOLOGY & GENETICS

- Lutsenko SV, Cheremnykh EG, Sedyakina NE, Moldogazieva NT, Gromovykh TI, Feldman NB.** Study of the biological activity of liposomal sanguinarine on cultures of tumor cells and protozoa.....99

AGRICULTURE & FORESTRY

- Bisirova EM, Krivets SA.** Dynamics of the state of Siberian fir tree stands damaged by the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. in Tomsk Oblast.....118

PHYSIOLOGY

- Zamoshchina TA, Berdnikova TI, Otmakhov VI, Sheleg ES, Teplyakova EM.** Effect of *Filipendula* extract on the rhythmic organization of the daily dynamics of body temperature and behavioral activity in rats141

PLANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

- Danilova ED, Medvedeva YuV, Efimova MV.** The effect of chloride salinity on growth and physiological processes in mid-ripening varieties of *Solanum tuberosum* L. plants158
- Muraseva DS, Novikova TI.** *In vitro* culture initiation using immature seeds of a rare species *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. fil. (Liliaceae)172

ECOLOGY

- Pestov SV, Tychinkina IG, Ogorodnikova SYu.** The effect of gall mites on the condition of *Tilia cordata* assimilation apparatus188

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 552.57:631.416.4

doi: 10.17223/19988591/44/1

Т.В. Нечаева, Д.А. Соколов, Н.А. Соколова

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

Оценка поглотительной способности углей различной степени метаморфизации на примере фиксации калия

Исследование выполнено при поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00836_a.

Приведены результаты лабораторного опыта по изучению калийфиксирующей способности трех видов угля различной степени метаморфизации (антрацит, каменный, бурый) крупнейших месторождений Западной Сибири, а также лессовидного суглинка и гумусового горизонта агрочернозема для сравнительной оценки. Калийные удобрения (в форме KCl) вносили однократно в дозах 25 и 50 мг K на 100 г субстрата (варианты K_{25} и K_{50}). Также предусмотрен вариант без внесения удобрений (K_0). Опыт проведен в режиме попеременного увлажнения-высушивания субстратов с удобрениями и отбором проб через 1, 5, 15, 30 и 150 дней. Установлено, что в среднем за 5 месяцев проведения эксперимента субстраты по калийфиксирующей способности выстраиваются в следующий ряд (в процентах): лессовидный суглинок (80) → агрочернозем (38) → антрацит (36) → каменный уголь (30) → бурый уголь (10). При внесении калийных удобрений содержание калия в субстратах увеличивалось в следующих формах: лессовидный суглинок – в необменной, агрочернозем – в обменной, бурый и каменный угли – в обменной и водорастворимой, антрацит – в водорастворимой, подверженной вымыванию. Через 150 дней внесенный с удобрениями калий извлекался из субстратов суммарно в водорастворимой, обменной и необменной формах элемента по-разному: полностью из бурого угля, до 90% из каменного угля и лессовидного суглинка, до 50 и 40% из агрочернозема и антрацита. В период фиксации калия субстратами (за исключением бурого угля) переход катионов K^+ осуществлялся не только в необменную форму (извлекаемую 1 М HNO_3 с кипячением), но и в более прочно связанное состояние.

Ключевые слова: антрацит; каменный и бурый угли; калийфиксирующая способность; формы калия; Западная Сибирь.

Введение

Добыча угля в России постоянно растет и в 2017 г. составила 407,8 млн т [1]. Ценность различных видов угля определяется не только энергетическими свойствами, но и возможностью попутного извлечения из углей ряда ред-

ких и рассеянных элементов, добычи угольного метана, а также получения многочисленных важных продуктов технологической переработки (углеродистые материалы, адсорбенты, гуминовые препараты и др.) [2–3]. Но не стоит забывать о том, что значительная часть углей маломощных пластов, а также входящих в состав углевлещающих пород остается в пределах месторождений и складывается в отвалы вместе с отходами добычи [4]. На поверхности таких отвалов в результате процессов почвообразования формируются молодые почвы, свойства которых обусловлены сочетанием разных факторов, в том числе присутствием в них углистых частиц [5–7].

Состав и свойства различных видов угля, в том числе добываемого в Сибири, многосторонне изучены [8–9], однако экологические аспекты влияния углей на процессы почвообразования и восстановления техногенных ландшафтов остаются без должного внимания. Большинство работ направлено на выявление литогенной [10–13] и педогенной [14–16] составляющих в органическом веществе почв техногенных ландшафтов. Вместе с тем одним из основных свойств углей, определяющих их экологические функции, является поглотительная способность [17–19]. Известно, что поглотительная способность естественных почв зависит от минералогического и гранулометрического состава, содержания органического вещества. В техногенных ландшафтах, где вышеперечисленные свойства лимитируют развитие почвообразовательных процессов [20], поглотительная способность молодых почв определяется также присутствием в них углистых частиц [21] и степенью их метаморфизации. Перспективным представляется исследование поглотительной способности различных видов угля посредством оценки их калийфиксирующей способности [22–23], так как, с одной стороны, калий является одним из важнейших биогенных элементов [24–26], с другой – соединения калия наиболее часто используются для получения из углей гуминовых препаратов – веществ, применяемых для увеличения емкости поглощения почв, активизации биохимических почвенных процессов и повышения доступности растениям элементов питания [3, 27].

По литературным данным [24–25], под фиксацией калия понимают переход катионов K^+ , находящихся в почвенном растворе или в обменной форме, в необменную форму, т.е. в более прочно связанное состояние. Калийфиксирующая способность почв может сильно различаться в зависимости от их минералогического и гранулометрического состава, содержания органического вещества, емкости катионного обмена, насыщенности поглощающего комплекса этим элементом, направленности почвообразовательных процессов и других факторов [26, 28–29]. Представляет интерес изучение калийфиксирующей способности различных видов угля для оценки их поглотительной способности, а также распределение вносимого с удобрениями калия по его формам.

Цель работы – оценить калийфиксирующую способность углей различной степени метаморфизации в сравнении с лессовидным суглинком и автоморфными почвами Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

В качестве объектов исследования выбраны образцы трех видов угля крупнейших месторождений Западной Сибири, различающихся по степени метаморфизации:

- антрацит Горловского месторождения одноименного бассейна ($54^{\circ}34'N$, $83^{\circ}35'E$);
- каменный уголь Листвянского месторождения Кузнецкого бассейна ($53^{\circ}39'N$, $86^{\circ}53'E$);
- бурый уголь Назаровского месторождения Канско-Ачинского бассейна ($55^{\circ}58'N$, $90^{\circ}23'E$).

Для сравнительной оценки калийфиксирующей способности углей на территории рассматриваемых угольных бассейнов также взяты образцы гумусового горизонта и почвообразующей породы агрочернозема глинисто-иллювиального среднегумусированного среднесуглинистого на лессовидном карбонатном суглинке [по 30] (Luvic Chernozem [по 31]) (далее – агрочернозем).

Далее по тексту статьи все изученные образцы обозначены общим термином – «субстраты».

Изучение калийфиксирующей способности субстратов проводили в условиях лабораторного опыта. Пробоподготовка субстратов к опыту включала доведение их до воздушно-сухого состояния и просеивание через сито с диаметром отверстий 1 мм. До постановки опыта из подготовленных субстратов взяты навески для проведения химико-аналитических исследований (табл. 1). Затем навески субстратов по 100 г помещали в стеклянные химические стаканы и однократно добавляли к ним водный раствор калийных удобрений. В качестве удобрений использовали калий хлористый (KCl) в дозах 25 и 50 мг K на 100 г субстрата соответственно (варианты K_{25} и K_{50}). Для этого навески KCl растворяли в 50 мл дистиллированной воды ($H_2O_{\text{дист}}$) и вносили в стаканы с субстратами. Схемой опыта предусмотрен также вариант без внесения удобрений (K_0), когда к субстратам приливали только 50 мл $H_2O_{\text{дист}}$. Далее субстраты тщательно перемешивали стеклянной палочкой и через 1, 5, 15, 30 и 150 дней после внесения удобрений отбирали навески для проведения химико-аналитических исследований (табл. 2–4, рис. 1). Для более полного проявления способности субстратов к фиксации калия эксперимент после внесения удобрений проводили в режиме попеременного намачивания $H_2O_{\text{дист}}$ до наименьшей влагоемкости и высушивания при комнатной температуре как процесс, принципиально сходный с тем, которому подвергается верхний почвенный слой в естественных условиях. Повторность опыта 2-кратная, следовательно, объем выборки для каждого субстрата с тремя вариантами (K_0 , K_{25} и K_{50}) за пять отборов (1, 5, 15, 30 и 150 дней) составил $n = 30$ ($2 \times 3 \times 5$).

Содержание калия рассчитано на элемент (K) в абсолютно сухих субстратах и определено общепринятыми в почвенно-агрохимических иссле-

дованиях методами [32–34] с использованием следующих экстрагентов: водорастворимый калий ($K_{\text{вод}}$) – при соотношении субстрат : вода, равном 1 : 5, обменный калий ($K_{\text{обм}}$) – 1 М $\text{CH}_3\text{COONH}_4$, необменный калий ($K_{\text{необм}}$) – 1 М HNO_3 с кипячением. Измерение величины рН водной суспензии ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$) субстратов выполнено потенциометрическим методом, стандартная емкость катионного обмена (ЕКО) – по Бобко-Аскинази в модификации ЦИНАО [34].

Содержание обменного калия до закладки опыта (см. табл. 1) и за весь период после внесения удобрений (см. табл. 2–3) рассчитано вместе с водорастворимой формой элемента, так как более сильный экстрагент извлекает и калий, переходящий в относительно слабые вытяжки. В конце эксперимента (150 дней) в субстратах определено содержание калия в трех формах ($K_{\text{вод}}$, $K_{\text{обм}}$, $K_{\text{необм}}$), в данном случае для вычисления конкретной формы элемента использован метод разности. Поэтому расчет обменного калия выполнен с учетом вычета водорастворимой формы, а необменного калия – с учетом вычета водорастворимой и обменной форм элемента (см. табл. 4, рис. 1). Фиксированным считался калий, не переходящий в вытяжку 1 М $\text{CH}_3\text{COONH}_4$.

Статистическая обработка экспериментальных данных проведена с использованием пакета программ Microsoft Office Excel 2007 и SNEDECOR V. 5.80 [35]. Результаты исследования представлены в виде среднего арифметического значения (M) со стандартной ошибкой (m) и стандартным отклонением (SD), а также объема выборки (n). Анализ различия факторных средних проведен методом дисперсионного анализа с применением критерия Шеффе (самым строгим по сравнению с критериями Стьюдента и Тьюки) и расчетом наименьшей существенной разницы на уровне значимости $\alpha = 0,01$ (HCP_{01}).

Результаты исследования и обсуждение

Характеристика субстратов. Изначально до постановки лабораторного опыта субстраты различались между собой по ряду изученных свойств (см. табл. 1). Например, бурый уголь имел слабокислую реакцию среды; антрацит, каменный уголь и агрочернозем – близкую к нейтральной; суглинок – щелочную. Бурый уголь по величине ЕКО обладал самой высокой поглотительной способностью, которая может быть типична только для отдельных компонентов почвенной массы (гумусовые вещества, смектитовые минералы и т.д.), и очень низким уровнем насыщенности ЕКО обменным калием. Антрацит и каменный уголь по величине ЕКО имели близкие значения и самую низкую поглотительную способность; суглинок и агрочернозем обладали средней поглотительной способностью, характерной для почв с невысоким содержанием гумуса. Насыщенность ЕКО обменным калием в агрочерноземе соответствовала неустойчивому уровню, в суглинке – оптимальному уровню [25, 36]. Следовательно, можно предположить, что в буром угле большая часть вносимого с удобрениями калия будет переходить в обменную форму, в остальных субстратах – преобладать фиксация калия.

Таблица 1 [Table 1]

Исходные свойства субстратов до постановки опыта
[Initial properties of substrates before the experiment]

Свойства [Properties]	Антрацит [Anthracite]	Камен- ный уголь [Coal]	Бурый уголь [Brown coal]	Сугли- нок [Loam]	Агрочер- нозем [Agrocher- nozem]
pH _{H2O}	6,4	6,7	5,4	8,1	6,5
*ЕКО, мг-экв/100 г [*CEC, mg-eq/100 g]	3,0	3,9	63,3	30,2	39,8
К обменный (K _{обм}), мг/кг [Exchangeable K (Ex-K), mg/kg]	18	76	27	209	224
Уровень насыщенности ЕКО K _{обм} [CEC satura- tion of Ex-K level], %	1,6	5,0	0,1	1,8	1,4

Примечание. * – емкость катионного обмена.

[Note. * - Cation exchange capacity].

Таблица 2 [Table 2]

Результаты лабораторного опыта по изучению
калийфиксирующей способности субстратов

[Results of the laboratory experiment for studying the potassium fixation capacity of substrates]

Вариант [Variant]	Содержание K _{обм} (мг/кг) после внесения удобрений (дни) [Content of Ex-K (mg/kg) after fertilization (days)]						**Фиксация калия [**Fixed potassium]	
	1	5	15	30	150	1–150*	мг/кг [mg/kg]	%
Антрацит [Anthracite]								
K ₀	22	39	19	12	14	21	–	–
K ₂₅	263	227	217	130	65	181	91	36
K ₅₀	442	401	397	367	122	346	175	35
Каменный уголь [Coal]								
K ₀	87	82	72	59	66	73	–	–
K ₂₅	267	274	234	218	215	242	81	33
K ₅₀	460	406	413	481	420	436	137	27
Бурый уголь [Brown coal]								
K ₀	31	46	39	26	27	34	–	–
K ₂₅	284	274	249	260	233	260	24	10
K ₅₀	458	453	475	532	494	483	51	10
Суглинок [Loam]								
K ₀	205	181	168	180	190	185	–	–
K ₂₅	242	238	232	207	203	224	210	84
K ₅₀	358	326	339	268	229	304	381	76
Агрочернозем [Agrochernozem]								
K ₀	204	192	168	180	190	187	–	–
K ₂₅	396	357	342	390	243	345	91	37
K ₅₀	526	527	492	601	319	493	194	39

Примечание. * – в среднем за время проведения эксперимента. ** – фиксация калия рассчитана в среднем за 5 месяцев эксперимента относительно варианта K₀ в абсолютных величинах и в процентах от внесенной дозы удобрений.

[Note. * - On average during the experiment. ** - Potassium fixation was calculated, on average, for 5 months of the experiment relative to K₀ variant in absolute values and as a percentage of the applied dose of fertilizers].

Калийфиксирующая способность субстратов. В проведенном опыте фиксированным считался калий, первоначально добавленный в субстраты в виде водного раствора соли (KCl) и далее перешедший в форму, не поддающуюся извлечению 1 М раствором ацетата аммония ($\text{CH}_3\text{COONH}_4$). Фиксацию калия (см. табл. 2) рассчитывали относительно варианта без внесения удобрений (K_0) как в абсолютных величинах (мг/кг), так и в процентах от внесенной дозы удобрений (процент фиксации).

Независимо от дозы удобрений вносимый калий не фиксировался субстратами полностью (см. табл. 2). В среднем за 150 дней эксперимента самой высокой калийфиксирующей способностью обладал суглинок, самой низкой – бурый уголь. Такие же закономерности получены нами и ранее по результатам за 30 дней проведения эксперимента [37]. В каменном угле и антраците фиксация калия значительно выше по сравнению с бурым углем, в то же время они имели довольно близкие значения по данному параметру к агрочернозему. При повышении дозы удобрений (K_{50}) абсолютная величина фиксируемого калия в субстратах значительно увеличивалась (в 1,7–2,1 раза), однако процент фиксации элемента оставался примерно на уровне дозы K_{25} или несколько снижался. В суглинке большая часть внесенного с удобрениями калия зафиксирована в первый день наблюдений – 70–85%, к концу опыта она увеличилась до 95%. В агрочерноземе в течение первых 15 дней опыта после внесения удобрений фиксация калия составила 30–35%, через месяц она резко снизилась до 16%, а в последний отбор (150 дней) увеличилась до 75–80%. Подобная закономерность по усилению фиксации калия почвами при их длительном компостировании отмечалась и ранее [25, 28–29], что связано, по-видимому, с качественными изменениями, произошедшими с минеральной основой при многократном периодическом намачивании и высушивании почв (агрегация коллоидов и т.п.).

Если сравнить величины калийфиксирующей способности изученных субстратов с автоморфными почвами на лессовидных суглинках в условиях Западной Сибири, то в исследованиях В.П. Серединой [26] серые лесные почвы фиксировали 32–35% внесенного калия, черноземы выщелоченные – до 47%, дерново-подзолистые – до 26%. В опытах В.Н. Якименко [25, 28] фиксация калия в серых и темно-серых лесных почвах составила 53–67%, в черноземах выщелоченных и дерново-подзолистых почвах – 33–46%, и при самых высоких дозах калийных удобрений процент фиксации снижался. Следовательно, угли более высокой степени метаморфизации (каменный и антрацит) не уступают по калийфиксирующей способности наиболее распространенным и используемым в земледелии автоморфным почвам.

Результаты дисперсионного анализа (см. табл. 3) показали, что содержание обменного калия во всех субстратах, с одной стороны, повышается с увеличением дозы калийных удобрений (в 2,5 и 4,1 раза соответственно в вариантах K_{25} и K_{50}), с другой стороны, снижается с увеличением продолжительности опыта (в 1,4 раза через 150 дней). В антраците содержание обменного калия существенно ниже по сравнению с другими субстратами.

Таблица 3 [Table 3]

**Результаты дисперсионного анализа факторных средних
по содержанию обменного калия в субстратах**
[Results of the factorial analysis of variance for exchangeable potassium content in substrates]

Вариант [Variant]	n	M	SD	m	Наименьшая су- щест. разница [Least significant difference]	
		K _{обм} , мг/кг [Ex-K, mg/kg]			Различия статистиче- ски значимы [Statistically significant]	HCP ₀₁ [LSD ₀₁]
Субстрат [Substrate]						
Антрацит [Anthracite]	30	182	157	286	Контроль [Control]	
Каменный уголь [Coal]	30	250	153	279	Да [Yes]	14,4
Бурый уголь [Brown coal]	30	259	188	342	Да [Yes]	
Суглинок [Loam]	30	238	60	110	Да [Yes]	
Агрочерно- зем [Agro- chernozem]	30	342	143	261	Да [Yes]	
Доза удобрений [Fertilizer dose]						
K ₀	50	100	74	10	Контроль [Control]	
K ₂₅	50	250	71	10	Да [Yes]	9,2
K ₅₀	50	412	106	15	Да [Yes]	
Период после внесения удобрений, дни [Period after fertilization, days]						
1	30	283	156	28	Контроль [Control]	
5	30	268	144	26	Да [Yes]	14,4
15	30	257	149	27	Да [Yes]	
30	30	261	178	32	Да [Yes]	
150	30	202	134	24	Да [Yes]	

Примечание. n – объем выборки, M – среднее арифметическое значение, SD и m – стандартное отклонение и стандартная ошибка среднего арифметического значения.

[Note. n - Sample size, M - Arithmetic mean value, SD and m - Standard Deviation and Standard error of mean].

Долевое участие факторов по их влиянию на содержание обменного калия в субстратах выстраивается в следующий ряд (в %): доза удобрений (69,6) → субстрат (11,2) → период после внесения удобрений (3,2). Если учитывать взаимодействие факторов, то наибольшее долевое участие оказали доза удобрений и субстрат – 8,5%, в остальных случаях – менее 3%.

Формы калия в субстратах. Представляет интерес рассмотрение содержания и распределения калия по его формам в субстратах через 150 дней после внесения калийных удобрений (см. табл. 4).

Таблица 4 [Table 4]

Распределение калия по его формам через 150 дней после внесения удобрений
[Distribution of potassium forms 150 days after fertilization]

Вариант [Variant]	Содержание форм калия, мг/кг [Content of potassium forms, mg/kg]					
	Водорастворимая ($K_{\text{вод}}$) [Water-soluble (Ws-K)]		Обменная ($K_{\text{обм}}$) [Exchangeable (Ex-K)]		Необменная ($K_{\text{необм}}$) [Non-exchangeable (Nex-K)]	
	Всего [Total]	*Дополни- тельно [*Additionally]	Всего [Total]	*Дополни- тельно [*Additionally]	Всего [Total]	*Дополни- тельно [*Additionally]
Антрацит [Anthracite]						
K_0	8	—	6	—	92	—
K_{25}	76	68 (27%)	10	4 (4%)	125	34 (14%)
K_{50}	127	119 (24%)	5	0	171	79 (16%)
Каменный уголь [Coal]						
K_0	31	—	35	—	110	—
K_{25}	78	47 (19%)	137	102 (41%)	193	83 (33%)
K_{50}	170	138 (18%)	250	215 (43%)	180	70 (14%)
Бурый уголь [Brown coal]						
K_0	10	—	17	—	46	—
K_{25}	99	89 (35%)	134	117 (47%)	91	44 (18%)
K_{50}	220	210 (42%)	256	239 (48%)	98	51 (10%)
Суглинок [Loam]						
K_0	7	—	183	—	899	—
K_{25}	9	2 (1%)	194	11 (4%)	1119	220 (88%)
K_{50}	14	7 (1%)	214	31 (6%)	1155	256 (51%)
Агрочернозем [Agrochernozem]						
K_0	13	—	177	—	1626	—
K_{25}	21	7 (3%)	222	45 (18%)	1626	0
K_{50}	31	18 (4%)	288	111 (22%)	1771	145 (29%)

Примечание. * — в скобках указано в процентах от внесенной дозы удобрений.

[Note. * - In brackets, the amount is indicated as a percentage of the applied fertilizer].

Внесенный с удобрениями калий частично или полностью извлекался тремя используемыми экстрагентами (H_2O , 1 М CH_3COONH_4 , 1 М HNO_3) и накапливался в определенных пропорциях между водорастворимой, обменной и необменной формами, что, вероятно, зависит от содержания природных носителей той или иной формы калия в субстратах и степени их насыщенности данным элементом. Например, в буром угле внесенный калий полностью извлекался тремя экстрагентами, в каменном угле — основная его часть (около 85–90%), в антраците — менее половины (около 40%).

При внесении калийных удобрений в буром и каменном углях увеличивалось, прежде всего, содержание калия в обменной и водорастворимой формах; в антраците — в водорастворимой форме, подверженной вымыванию. В каменном угле и антраците переход катионов калия в период фиксации осуществлялся не только в извлекаемую 1 М HNO_3 необменную форму, но и в более прочно связанное состояние. В антраците фиксация калия значительно выше в сравнении с другими видами угля. В агрочерноземе внесенный калий накапливался преимущественно в обменной форме, что согласуется с

неустойчивым уровнем насыщенности ЕКО обменным калием (см. табл. 1, 4), а фиксация калия преобладала на более высокоселективных к нему позициях, по сравнению с необменной формой (извлекаемой 1 М HNO_3). В суглинке, характеризующемся повышенной насыщенностью поглощающего комплекса обменным калием, максимальное накопление внесенного калия отмечено в необменной форме (извлекаемой 1 М HNO_3), однако при повышении дозы удобрений усиливалась фиксация калия в более прочно связанное состояние. Из всех субстратов наибольшая фиксация калия установлена в суглинке, что обусловлено, вероятно, присутствием глинистых минералов, обладающих высокой калийфиксирующей способностью [25–26, 38].

Если условно принять содержание водорастворимого, обменного и необменного калия в субстратах в общей сумме за сто процентов, то значительная доля приходится на необменную форму (см. рис. 1).

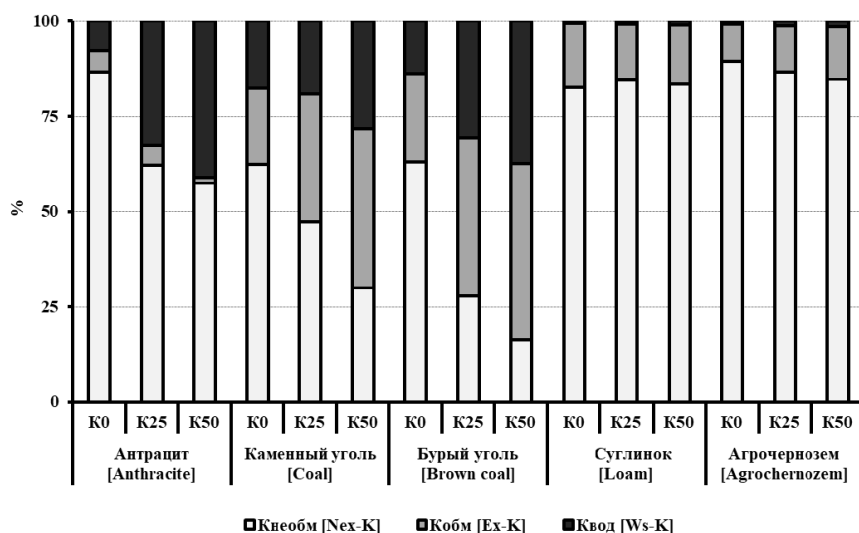


Рис. 1. Соотношение между формами калия в субстратах через 150 дней после внесения удобрений

[Fig. 1. The ratio between potassium forms in substrates 150 days after fertilization. The sum of potassium forms is considered as 100%]

С уменьшением степени метаморфизации углей (антрацит → каменный → бурый) доля необменного калия снижается при значительном увеличении доли как обменной, так и водорастворимой форм элемента. Так, в варианте без внесения удобрений (K_0) соотношение между $K_{\text{вод}} - K_{\text{обм}} - K_{\text{необм}}$ в антраците составило 7–6–83%, в каменном и буром углях – 17–20–63 и 14–23–63% соответственно. В агрокерноземе и суглинке после внесения удобрений (варианты K_{25} и K_{50}) соотношение между формами калия осталось таким же, как и в варианте без удобрений (K_0), тогда как в антраците

значительно увеличилась доля водорастворимого калия в удобренных вариантах, в каменном и буром углях – обменного и водорастворимого калия. Следовательно, можно предположить, что в агрочерноземе и суглинке, в отличие от трех видов угля, соотношение между формами калия находится на определенном стабильном уровне, сформировавшемся в процессе их эволюции. При нарушении данного равновесия, в результате внесения калийных удобрений, превращение форм калия протекает в направлении восстановления первоначальных пропорций между ними, что также отмечено и в других исследованиях [24–26, 28–29, 38–39].

Таким образом, как показал опыт по фиксации калия, угли различной степени метаморфизации способны к депонированию биогенных элементов и, обладая поглотительной способностью, оказывают влияние на питательный режим и свойства молодых почв отвалов угольных месторождений, тем самым определяя скорость восстановления техногенных ландшафтов. Так, калийфиксирующая способность бурого угля, несмотря на высокую емкость катионного обмена, почти в три раза ниже таковой каменного угля и антрацита. По всей видимости, обменные позиции поглощающего комплекса бурого угля заняты другими элементами, предположительно кальцием и / или магнием. Влияние углей высокой степени метаморфизации на процессы функционирования молодых почв осуществляется благодаря тому, что до семи и более процентов мелкозема составляют тонкодисперсные частицы угля [10, 14]. К тому же в отвал как каменный уголь, так и антрацит попадают вместе с крупнообломочными породами, обладающими незначительной поглотительной способностью. Бурый уголь отсыпается вместе с суглинистыми и глинистыми породами [14], что минимизирует его участие в обменных процессах, протекающих в молодых почвах техногенных ландшафтов.

Полученные результаты демонстрируют пригодность различных видов угля к обменным процессам, протекающим в почвах. Их использование позволит более детально оценивать почвенно-экологическое состояние и перспективы восстановления техногенных ландшафтов и тем самым корректировать задачи и обоснованно определять направленность рекультивационных мероприятий.

Выводы

1. В среднем за 5 месяцев проведения эксперимента изученные субстраты по калийфиксирующей способности выстраиваются в следующий ряд по убыванию: лессовидный суглинок → агрочернозем → антрацит → каменный уголь → бурый уголь. Фиксация калия в антраците и каменном угле составила 36 и 30%, что приближает их к агрочернозему (38%) и другим автоморфным почвам на лессовидных суглинках в условиях Западной Сибири. Самой низкой калийфиксирующей способностью характеризовался бурый уголь (10%), высокой – лессовидный суглинок (80%).

2. Независимо от дозы удобрений (K_{25} или K_{50} , что соответствует 25 и 50 мг К на 100 г субстрата) внесенный калий не фиксировался субстратами полностью. При дозе K_{50} абсолютная величина фиксируемого калия в субстратах значительно увеличивалась, однако процент фиксации элемента оставался на уровне дозы K_{25} или несколько снижался. В период фиксации калия субстратами (за исключением бурого угля) переход катионов K^+ осуществлялся не только в необменную форму (извлекаемую 1 М HNO_3 с кипячением), но и в более прочно связанное состояние.

3. Через 5 месяцев эксперимента внесенный с удобрениями калий извлекался из субстратов суммарно в водорастворимой, обменной и необменной формах элемента по-разному: полностью из бурого угля, до 90% из каменного угля и лессовидного суглинка, до 50 и 40% из агрочернозема и антрацита. При внесении калийных удобрений увеличивалось содержание калия в субстратах преимущественно в следующих формах: лессовидный суглинок – в необменной; агрочернозем – в обменной; бурый и каменный угли – в обменной и водорастворимой; антрацит – в водорастворимой, подверженной вымыванию.

Литература

1. Нефтяная отрасль: итоги 2017 года и краткосрочные перспективы / Выпуск подготовлен авторским коллективом под руководством Л. Григорьева // Энергетический бюллетень. 2018. № 56. 28 с.
2. Голицын М.В., Вялов В.И., Богомолов А.Х., Пронина Н.В., Макарова Е.Ю., Митронов Д.В., Кузеванова Е.В., Макаров Д.В. Перспективы развития технологического использования углей в России // Георесурсы. 2015. Т. 61, № 2. С. 41–53.
3. Khaibullin M.M., Kirillova G.B., Yusupova G.M., Kagirow E.S., Ismagilov R.Z., Rachimov R.R., Sergeev V.S., Khaziev F.H., Gaifullin R.R., Bagautdinov F.Y. Influence of percentage fertilizer systems on change of agrochemical properties of the arable layer of leach Chernozem and on the crops productivity of crop rotation // Journal of Engineering and Applied Science. 2018. Vol. 13. PP. 6527–6532. doi: 10.3923/jeasci.2018.6527.6532
4. Androkhonov V.A., Sokolov D.A. Fractional composition of redox systems in the soils of coal mine dump // Eurasian Soil Science. 2012. Vol. 45, № 4. PP. 399–403. doi: [10.1134/S1064229312020032](https://doi.org/10.1134/S1064229312020032)
5. Zharikova E.A., Kostenkov N.M. Physicochemical properties and potassium state of the soils developed on dump rocks of coal mines // Eurasian Soil Science. 2014. Vol. 47, № 1. PP. 26–34. doi: [10.7868/S0032180X14010146](https://doi.org/10.7868/S0032180X14010146)
6. Середина В.П., Алексеева Т.П., Сысоева Л.Н., Трунова Н.М., Бурмистрова Т.И. Исследование процессов формирования органического вещества в нарушенных при угледобыче почвах // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 1 (17). С. 18–31.
7. Verma M.K., Pandey P., Mukhopadhyay R., Dwaivedi R., Karmakar N.C., Bajaj V.K. Chemical characterization of selected overburdens of Singrauli coalfields // Ecology, Environment and Conservation. 2016. Vol. 22. PP. S207–S211.
8. Угольная база России. Т. III: Угольные бассейны и месторождения Восточной Сибири (южная часть) / гл. ред. В.Ф. Череповский. М. : ООО «Геоинформцентр», 2002. 488 с.
9. Угольная база России. Т. II: Угольные бассейны и месторождения Западной Сибири (Кузнецкий, Горловский, Западно-Сибирский бассейны; месторождения Алтайского

- края и Республики Алтай) / гл. ред. В.Ф. Череповский. М. : ООО «Геоинформцентр», 2003. 604 с.
10. Ussiri D.A.N., Jacinthe P.A., Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed minesoils // *Geoderma*. 2014. № 214–215. PP. 155–167. doi: [10.1016/j.geoderma.2013.09.015](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.09.015)
 11. Maharaj S., Barton C.D., Karatkanasis T.A.D., Rowe H.D., Rimmer S.M. Distinguishing “new” from “old” organic carbon on reclaimed coal mine sites using thermogravimetry: I. Method development // *Soil Science*. 2007. № 172. PP. 292–301. doi: [10.1097/SS.0b013e31803146e8](https://doi.org/10.1097/SS.0b013e31803146e8)
 12. Rumpel C., Knicker H., Kogel-Knabner I., Skjemstad J.O., Huttli R.F. Types and chemical composition of organic matter in reforested lignite-rich mine soils // *Geoderma*. 1998. № 86. PP. 123–142. doi: [10.1016/S0016-7061\(98\)00036-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(98)00036-6)
 13. Schmidt M.W.I., Skjemstad J.O., Czimczik C.I., Glaser B., Prentice K.M., Gelinas Y., Kuhlbusch T.A.J. Comparative analysis of black carbon in soils // *Global Biogeochemical Cycles*. 2001. № 15. PP. 163–167. doi: [10.1029/2000GB001284](https://doi.org/10.1029/2000GB001284)
 14. Соколов Д.А., Кулижский С.П., Лим А.Г., Гуркова Е.А., Нечаева Т.В., Мерзляков О.Э. Сравнительная оценка методов определения педогенного органического углерода в углесодержащих почвах // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2017. № 39. С. 29–43. doi: [10.17223/19988591/39/2](https://doi.org/10.17223/19988591/39/2)
 15. Brodowski S., Amelung W., Haumaier L., Abetz C., Zech W. Morphological and chemical properties of black carbon in physical soil fractions as revealed by scanning electron microscopy and energy-dispersive X-ray spectroscopy // *Geoderma*. 2005. № 128. PP. 116–129. doi: [10.1016/j.geoderma.2004.12.019](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.019)
 16. Skjemstad J.O., Janik L.J., Head M.J., McClure S.G. High-energy ultraviolet photooxidation: a novel technique for studying physically protected organic-matter in clay-sized and silt-sized aggregates // *Journal of Soil Science*. 1993. № 44. PP. 485–499. doi: [10.1111/j.1365-2389.1993.tb00471.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1993.tb00471.x)
 17. Bota K.B., Abotsi G.M.K., Sims L.L. Electrokinetic and Adsorptive Properties of a Lignite in Aqueous Solutions of Catalytic Salts // *Energy and Fuels*. 1994. Is. 4, vol. 8. PP. 937–942. doi: [10.1021/ef00046a018](https://doi.org/10.1021/ef00046a018)
 18. Cornelissen G., Gustafsson Ö. Importance of unburned coal carbon, black carbon, and amorphous organic carbon to phenanthrene sorption in sediments // *Environmental Science and Technology*. 2005. Is. 3, vol. 39. PP. 764–769. doi: [10.1021/es049320z](https://doi.org/10.1021/es049320z)
 19. Wang R., Ma Q., Ye X., Li C., Zhao Z. Preparing coal slurry from coking wastewater to achieve resource utilization: Slurrying mechanism of coking wastewater–coal slurry // *Science of the Total Environment*. 2019. Vol. 650. PP. 1678–1687. doi: [10.1016/j.scitotenv.2018.09.329](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.329)
 20. Sokolov D.A., Androkhonov V.A., Kulizhskii S.P., Loiko S.V., Domozhakova E.A. Morphogenetic diagnostics of soil formation on tailing dumps of coal quarries in Siberia // *Eurasian Soil Science*. 2015. Vol. 48, № 1. PP. 95–105. doi: [10.1134/S1064229315010159](https://doi.org/10.1134/S1064229315010159)
 21. Otremba K. Effect of addition of brown coal on the structure of soils developing from post-mining grounds of Konin brown coal mine // *Rocznik Ochrona Srodowiska*. 2012. Is. 14. PP. 695–707.
 22. Godfried M.K., Kofi A., Bota B., Saha G. Effects of coal surface charge on the adsorption and gasification activities of calcium and potassium // *Fuel Science and Technology International*. 1993. Is. 2, vol. 11. PP. 327–348. doi: [10.1080/08843759308916071](https://doi.org/10.1080/08843759308916071)
 23. Yoon T.H., Benzerara K., Ahn S., Luthy R.G., Tyliszczak T., Brown Jr. G.E. Nanometer-scale chemical heterogeneities of black carbon materials and their impacts on PCB sorption properties: Soft X-ray spectromicroscopy study // *Environmental Science and Technology*. 2006. Is. 19, vol. 40. PP. 5923–5929. doi: [10.1021/es060173+](https://doi.org/10.1021/es060173+)
 24. Прокошев В.В., Дерюгин И.П. Калий и калийные удобрения. М. : Ледум, 2000. 185 с.
 25. Якименко В.Н. Калий в агроценозах Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2003. 231 с.

26. Середина В.П. Калий и почвообразование. Томск : Изд-во ТГУ, 2012. 354 с.
27. Yakimenko O.S., Terekhova V.A. Humic preparations and the assessment of their biological activity for certification purposes // Eurasian Soil Science. 2011. Vol. 44, № 11. PP. 1222–1230. doi: [10.1134/S1064229311090183](https://doi.org/10.1134/S1064229311090183)
28. Якименко В.Н. Фиксация и десорбция калия некоторыми автоморфными почвами // Агрохимия. 1995. № 2. С. 12–18.
29. Пивоварова Е.Г. Влияние калийных удобрений на содержание форм калия в почве и урожайность сельскохозяйственных культур // Агрохимия. 1993. № 2. С. 44–49.
30. Полевой определитель почв России / под ред. Н.Б. Хитрова. М. : Почвенный институт имени В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
31. IUSS Working Group WRB World Reference Base for Soil Resources International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome : FAO, 2014. 181 p.
32. Агрохимические методы исследования почв / под ред. А.В. Соколова. 5-е изд., доп. и перераб. М. : Наука, 1975. 656 с.
33. Pansu M., Gautheyrou J. Handbook of soil analysis: Mineralogical, organic and inorganic methods. Berlin : Springer, 2006. 993 p.
34. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
35. Сорокин О.Д. Прикладная статистика на компьютере. 2-е изд. Новосибирск : ГУП РПО СО РАСХН, 2012. 282 с.
36. Якименко В.Н., Нечаева Т.В. Действие и последствие калийных удобрений в Западной Сибири // Вестник Международного института питания растений. 2016. № 2. С. 9–13. doi: <http://eeca-ru.ipni.net/article/EECARU-2340>
37. Нечаева Т.В., Соколов Д.А. Оценка К-фиксирующей способности различных видов углей // Материалы международной научной конференции «Природно-техногенные комплексы: современное состояние и перспективы восстановления». Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2016. С. 173–179.
38. Середина В.П. Геохимические особенности поведения калия в почвах // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2007. № 1. С. 106–118.
39. Павлов К.В., Егоров В.С., Пулин А.В. Характеристика фиксации калия дерново-подзолистой почвой // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2003. № 3. С. 49–51.

*Поступила в редакцию 21.05.2018 г.; повторно 17.11.2018 г.;
принята 05.12.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.*

Авторский коллектив:

Нечаева Таисия Владимировна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории агрохимии, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).
E-mail: nechaeva@issa-siberia.ru

Соколов Денис Александрович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории рекультивации почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).
E-mail: sokolovdenis@issa-siberia.ru

Соколова Наталья Александровна – вед. инженер лаборатории географии и генезиса почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).
E-mail: nsokolova@issa-siberia.ru

For citation: Nechaeva TV, Sokolov DA, Sokolova NA. Estimation of absorption capacity of coals metamorphosed to a different extent using the example of potassium fixation. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2018;44:6-23. doi: 10.17223/19988591/44/1 In Russian, English Summary

Nechaeva Taisia V, Sokolov Denis A, Sokolova Natalia A

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

Estimation of absorption capacity of coals metamorphosed to a different extent using the example of potassium fixation

The composition and properties of different coal types, in particular mined in Siberia, are thoroughly studied, but the ecological impact of coals on soil formation process and restoration of technogenic landscapes still lacks sufficient attention. At the same time, one of the main properties of coal, determining its ecological functions, is absorption capacity. The aim of the research was to estimate potassium fixation capacity of coals metamorphosed to a different extent in comparison with loess loam and automorphous soils.

We selected three types of coal from West Siberia major fields: anthracite from Gorlovsky field of the Gorlovsky coal basin (54°34'N, 83°35'E), coal from Listvyansky field of the Kuznetsky coal basin (53°39'N, 86°53'E) and brown coal from Nazarovo field of the Kansk-Achinsky basin (55°58'N, 90°23'E). For a comparative assessment of potassium fixation capacity of coals, we took the following samples: loess carbonated loam (hereinafter, loam) as the prevailing soil-forming rock and humus horizon of Luvic Chernozems (hereinafter, agrochernozem) as automorphous soil on the territory of the studied coal basins. Below in the text, as well as in the tables and figure, the samples of three coal types (anthracite, coal and brown coal), loam and agrochernozem are designated as “substrates”. We examined potassium fixation in the laboratory with substrate composting during 150 days in the presence of potassium fertilizers alternating humidification and desiccation. We added 100 g of air-dry substrates sifted through a sieve with 1 mm hole diameter to water solution of potassium fertilizers (KCl) at a dose of 25 and 50 mg of K/100 g (variants K_{25} and K_{50} , respectively). The experiment also included a variant without fertilization (K_0). After fertilization, the substrates were thoroughly mixed and 1, 5, 15, 30 and 150 days later samples were picked for chemical analysis. The experiment was conducted in 2 replicates, thus, the sample size for each substrate was $n = 30$. Potassium forms were extracted by the following ways: water-soluble potassium (Ws-K) in the ratio of substrate: water 1:5, exchangeable potassium (Ex-K) by 1M $\text{CH}_3\text{COONH}_4$, and non-exchangeable potassium (Nex-K) by 1M HNO_3 with boiling. The exchangeable potassium content before the experiment (See Table 1) and during the period after fertilization (See Tables 2 and 3) was calculated with the water-soluble form of the element. At the end of the experiment (150 days), we determined the content of three forms of potassium (Ws-K, ExK and NexK) in the substrates using the difference method (See Table 4 and Fig. 1). Potassium, not extracted by 1M $\text{CH}_3\text{COONH}_4$, was considered fixed. Potassium fixation was calculated in relation to the variant without fertilization (K_0) both in absolute values (mg/kg) and as a percentage of the applied dose of fertilizers (fixation percentage).

Potassium fixation capacity of anthracite and coal averaged 36% and 30%, respectively in the experiment, which brings them closer to agrochernozem (38%); brown coal was characterized by low potassium fixation (10%), and for loess loam

it was high (80%) (See Table 2). Regardless of fertilizer dosage, the applied potassium was never fully fixed by substrates. When potassium fertilizer dosage increased, the absolute value of fixed potassium in substrates significantly rose, but the percentage of the element fixation was at about the same level or even decreased. During potassium fixation by substrates (except brown coal), potassium cations transited not only into non-exchangeable form (extracted by 1M HNO_3), but also into a more tightly bound state. Potassium was accumulated in substrates in the following forms: loess loam - non-exchangeable, agrochernozem - exchangeable, coal and brown coal - exchangeable and water-soluble, anthracite - water-soluble (See Table 4 and Fig. 1). After long-term substrate composting, potassium applied with fertilizers was extracted in water-soluble, exchangeable and non-exchangeable forms differently: 100% from brown coal, up to 90% from coal and loam, and around 50% and 40% from agrochernozem and anthracite, respectively. Thus, coals metamorphosed to a different extent are able to deposit biogenic elements and affect the nutrient regime and properties of young soils of coal-mine dumps, and, thereby, are able to determine the rate of restoration of technogenic landscapes. We can assume that more metamorphosed coals (anthracite, coal) will have a greater effect on the functioning of young soils of technogenic landscapes. The fact that coal and anthracite get to dumps with coarse-fragmented rocks having low adsorption capacity enhances this effect. Brown coal comes mainly with loess loam, which minimizes its participation in exchange processes in young soils of technogenic landscapes. Using the results of this experiment will allow a more detailed estimation of the soil-ecological condition and prospects for restoring technogenic landscapes, and, thus, correcting the purposes and reasonably designating the directions of restoration activities.

The paper contains 1 Figure, 4 Tables and 39 References.

Key words: coal, anthracite, brown coal, potassium fixation capacity, potassium forms, West Siberia.

Funding: This research was supported by the RFBR in the framework of the research project No 18-04-00836_a.

References

1. *Neftyanaya otrasl': itogi 2017 goda i kratkosrochnye perspektivy* [The Oil Industry: The results of 2017 and short term prospects]. Release prepared by the team of authors. Grigoriev L, editor. *Energeticheskiy byulleten' = Energy Bulletins*. 2018;56:1-28. In Russian
2. Golitsyn MV, Vyalov VI, Bogomolov AKh, Pronina NV, Makarova EY, Mitronov DV, Kuzevanova EV, Makarov DV. Prospects of technological use of coals in Russia. *Georesursy = Georesources*. 2015;61(2):41-53. doi: [10.18599/grs.61.2.4](https://doi.org/10.18599/grs.61.2.4) In Russian
3. Khaibullin MM, Kirillova GB, Yusupova GM, Kagirow ES, Ismagilov RZ, Rachimov RR, Sergeev VS, Khaziev FH, Gaifullin RR, Bagautdinov FY. Influence of percentage fertilizer systems on change of agrochemical properties of the arable layer of leach Chernozem and on the crops productivity of crop rotation. *Journal of Engineering and Applied Science*. 2018;13:6527-6532. doi: [10.3923/jeasci.2018.6527.6532](https://doi.org/10.3923/jeasci.2018.6527.6532)
4. Androkhonov VA, Sokolov DA. Fractional composition of redox systems in the soils of coal mine dump. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(4):399-403. doi: [10.1134/S1064229312020032](https://doi.org/10.1134/S1064229312020032)
5. Zharikova EA, Kostenkov NM. Physicochemical properties and potassium state of the soils developed on dump rocks of coal mines. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(1):26-34. doi: [10.1134/S1064229314010141](https://doi.org/10.1134/S1064229314010141)
6. Seredina VP, Alekseeva TP, Sysoeva LN, Trunova NM, Burmistrova TI. Organic matter formation processes research in lands damaged after mining operation. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;1(17):18-31. In Russian

7. Verma MK, Pandey P, Mukhopadhyay R, Dwaivedi R, Karmakar NC, Bajaj VK. Chemical characterization of selected overburdens of Singrauli coalfields. *Ecology, Environment and Conservation*. 2016;22:S207-S211.
8. *Ugol'naya baza Rossii. Tom III. Ugol'nye basseyny i mestorozhdeniya Vostochnoy Sibiri (yuzhnaya chast')* [Coal base of Russia. Vol. III. Coal basins and deposits of Eastern Siberia (Southern part)]. Cherepovskiy VF, editor. Moscow: OOO "Geoinformcentr" Publ.; 2002. 488 p. In Russian
9. *Ugol'naya baza Rossii. Tom II. Ugol'nye basseyny i mestorozhdeniya Zapadnoy Sibiri (Kuznetskiy, Gorlovskiy, Zapadno-Sibirskiy basseyny; mestorozhdeniya Altayskogo kraya i Respubliki Altay)* [Coal base of Russia. Vol. II. Coal basins and deposits of West Siberia (Kuznetsky, Gorlovsky, West-Siberian basins; the deposits of Altai krai and the Republic of Altai)]. Cherepovskiy VF, editor. Moscow: OOO "Geoinformcentr" Publ.; 2003. 604 p. In Russian
10. Ussiri DAN, Jacinthe PA, Lal R. Methods for determination of coal carbon in reclaimed minesoils: A review. *Geoderma*. 2014;214-215:155-167. doi: [10.1016/j.geoderma.2013.09.015](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.09.015)
11. Maharaj S, Barton CD, Karatkanasis TAD, Rowe HD, Rimmer SM. Distinguishing "new" from "old" organic carbon on reclaimed coal mine sites using thermogravimetry: I. Method development. *Soil Science*. 2007;172:292-301. doi: [10.1097/SS.0b013e31803146e8](https://doi.org/10.1097/SS.0b013e31803146e8)
12. Rumpel C, Knicker H, Kogel-Knabner I, Skjemstad JO, Huttel RF. Types and chemical composition of organic matter in reforested lignite-rich mine soils. *Geoderma*. 1998;86:123-142. doi: [10.1016/S0016-7061\(98\)00036-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(98)00036-6)
13. Schmidt MWI, Skjemstad JO, Czimczik CI, Glaser B, Prentice KM, Gelinas Y, Kuhlbusch TAJ. Comparative analysis of black carbon in soils. *Global Biogeochemical Cycles*. 2001;15:163-167. doi: [10.1029/2000GB001284](https://doi.org/10.1029/2000GB001284)
14. Sokolov DA, Kulizhskiy SP, Lim AG, Gurova EA, Nechaeva TV, Merzlyakov OE. Comparative evaluation of methods for determination of pedogenic organic carbon in coal-bearing soils. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;39:29-43. doi: [10.17223/19988591/39/2](https://doi.org/10.17223/19988591/39/2) In Russian, English Summary
15. Brodowski S, Amelung W, Haumaier L, Abetz C, Zech W. Morphological and chemical properties of black carbon in physical soil fractions as revealed by scanning electron microscopy and energy-dispersive X-ray spectroscopy. *Geoderma*. 2005;128:116-129. doi: [10.1016/j.geoderma.2004.12.019](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.019)
16. Skjemstad JO, Janik LJ, Head MJ, McClure SG. High-energy ultraviolet photooxidation: a novel technique for studying physically protected organic-matter in clay-sized and silt-sized aggregates. *Journal of Soil Science*. 1993;44:485-499. doi: [10.1111/j.1365-2389.1993.tb00471.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1993.tb00471.x)
17. Bota KB, Abotsi GMK, Sims LL. Electrokinetic and adsorptive properties of a lignite in aqueous solutions of catalytic salts. *Energy and Fuels*. 1994;4(8):937-942. doi: [10.1021/ef00046a018](https://doi.org/10.1021/ef00046a018)
18. Cornelissen G, Gustafsson Ö. Importance of unburned coal carbon, black carbon, and amorphous organic carbon to phenanthrene sorption in sediments. *Environmental Science and Technology*. 2005;39(3):764-769. doi: [10.1021/es049320z](https://doi.org/10.1021/es049320z)
19. Wang R, Ma Q, Ye X, Li C, Zhao Z. Preparing coal slurry from coking wastewater to achieve resource utilization: Slurrying mechanism of coking wastewater-coal slurry. *Science of the Total Environment*. 2019;650:1678-1687. doi: [10.1016/j.scitotenv.2018.09.329](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.329)
20. Sokolov DA, Androkhonov VA, Kulizhskii SP, Loiko SV, Domozhakova EA. Morphogenetic diagnostics of soil formation on tailing dumps of coal quarries in Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(1):95-105. doi: [10.1134/S1064229315010159](https://doi.org/10.1134/S1064229315010159)

21. Otremba K. Effect of addition of brown coal on the structure of soils developing from post-mining grounds of Konin brown coal mine. *Rocznik Ochrona Srodowiska*. 2012;14:695-707.
22. Godfried MK, Kofi A, Bota B, Saha G. Effects of coal surface charge on the adsorption and gasification activities of calcium and potassium. *Fuel Science and Technology International*. 1993;2(11):327-348. doi: [10.1080/08843759308916071](https://doi.org/10.1080/08843759308916071)
23. Yoon TH, Benzerara K, Ahn S, Luthy RG, Tylliszczak T, Brown JrGE. Nanometer-scale chemical heterogeneities of black carbon materials and their impacts on PCB sorption properties: Soft X-ray spectromicroscopy study. *Environmental Science and Technology*. 2006;19(40):5923-5929. doi: [10.1021/es060173+](https://doi.org/10.1021/es060173+)
24. Prokoshev VV, Deryugin I.P. Kaliy i kaliynye udobreniya [Potassium and potassium fertilizers]. Moscow: Ledum Publ.; 2000. 185 p. In Russian
25. Yakimenko VN. Kaliy v agrotsenozakh Zapadnoy Sibiri [Potassium in agrocenoses of Western Siberia]. Novosibirsk: Publishing House of the SB RAS; 2003. 231 p. In Russian
26. Seredina VP. Kaliy i pochvoobrazovanie: Uchebnoe posobie [Potassium and soil formation: Textbook]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2012. 354 p. In Russian
27. Yakimenko OS, Terekhova VA. Humic preparations and the assessment of their biological activity for certification purposes. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(11):1222-1230. doi: [10.1134/S1064229311090183](https://doi.org/10.1134/S1064229311090183)
28. Yakimenko VN. Fiksatsiya i desorbtziya kaliya nekotorymi avtomorfnyimi pochvami [Potassium fixation and desorption by some automorphic soils]. *Agrokhimiya = Agricultural Chemistry*. 1995;2:12-18. In Russian
29. Pivovarova EG. Vliyanie kaliynykh udobreniy na sodержanie form kaliya v pochve i urozhaynost' sel'skokhozyaystvennykh kul'tur [Influence of potassium fertilizers on the content of potassium forms in soil and crop yields]. *Agrokhimiya = Agricultural Chemistry*. 1993;2:44-49. In Russian
30. *Polevoy opredelitel' pochv Rossii* [Field determinant of soils in Russia]. Khitrov NB, editor. Moscow: Publishing House of the Dokuchaev Soil Science Institute; 2008. 182 p. In Russian
31. *IUSS Working Group WRB 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. Rome: FAO; 2015. 192 p.
32. *Agrokhimicheskie metody issledovaniya pochv* [Agrochemical soil research methods]. 5th ed. Sokolov AV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 656 p. In Russian
33. Pansu M, Gautheyrou J. Handbook of soil analysis: Mineralogical, organic and inorganic methods. Berlin: Springer Publ.; 2006. 993 p.
34. *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
35. Sorokin OD. Prikladnaya statistika na komp'yutere [Applied statistics on the computer]. 2nd ed. Novosibirsk: Publishing House of the GUP RPO SO RASHN; 2012. 282 p. In Russian
36. Yakimenko VN, Nechaeva TV. Deystvie i posledeystvie kaliynykh udobreniy v Zapadnoy Sibiri [Action and aftereffects of potash fertilizers in Western Siberia]. *Vestnik Mezhdunarodnogo instituta pitaniya rasteniy*. 2016;2:9-13. In Russian
37. Nechaeva TV, Sokolov DA. Otsenka K-fiksiruyushchey sposobnosti razlichnykh vidov ugley [Estimation of potassium-fixation ability of different coal sorts]. In: *Prirodno-tekhnogennyye komplekсы: sovremennoe sostoyaniye i perspektivy vosstanovleniya* [Natural and technogenic complexes: modern state and prospects of restoration]. Novosibirsk: Publishing House of the SB RAS; 2016. pp. 173-179. In Russian
38. Seredina VP. Geochemical features of the potassium conduct in the soil. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2007;1:106-118. In Russian

39. Pavlov KV, Egorov VS, Pulin AV. Kharakteristika fiksatsii kaliya derno-podzolistoy pochvoy [The evaluation of potassium fixation by soddy-podzolic soil]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie* = *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2003;3:49-51. In Russian

*Received 21 May 2018; Revised 17 November 2018;
Accepted 05 December 2018; Published 27 December 2018*

Author info:

Nechaeva Taisia V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Agrochemistry, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrentieva Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: nechaeva@issa-siberia.ru

Sokolov Denis A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrentieva Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: sokolovdenis@issa-siberia.ru

Sokolova Natalia A, Engineer, Laboratory of Soil Geography and Genesis, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Akademika Lavrentieva Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: nsokolova@issa-siberia.ru

БОТАНИКА

УДК 581.48 : 582.669.2
doi: 10.17223/19988591/44/2

К.Г. Ткаченко

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Биология покоя и прорастания семян *Stellaria media* (L.) Vill. и *Stellaria nemorum* L.

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме номер АААА-А18-118032890141–4 «Коллекции живых растений Ботанического сада Петра Великого им. В.Л. Комарова РАН (история, современное состояние, перспективы развития и использования)».

Звездчатка средняя *Stellaria media* (L.) Vill. (Caryophyllaceae) часто служит объектом для оценки резистентности сорных растений к применяемым гербицидам. Особенности латентного периода и биологии прорастания видов этого рода в научной литературе не освещены. Исследование посвящено изучению особенностей биологии покоя и прорастания двух видов звездчаток: *S. media* и *S. nemorum* L., дико произрастающих в Ленинградской области. Семена собраны в течение нескольких лет: часть из них хранили в лабораторных условиях (20–24°C), часть – в холодильной камере (5–7°C). Всхожесть семян оценивали в чашках Петри ежегодно. Установлено, что ежегодно эти виды в местах естественного произрастания образуют полноценные репродуктивные диаспоры, которые каждый год несколько различаются своим качеством. На качество и ритм прорастания семян оказывает влияние время созревания (лето, конец лета, начало осени). Семена изучаемых видов демонстрируют разные стратегии жизни. У однолетнего *S. media* – сохранение всхожести в течение многих лет (макробиотик), а у многолетнего *S. nemorum* в течение 4 лет (микробиотик). Семена однолетнего вида прорастают уже при +5°C в лабораторных условиях в течение года, вне зависимости от сезона. Семена многолетнего вида прорастают только в весенние месяцы, при этом их всхожесть достигает высоких значений (до 95%). У семян *S. nemorum* отмечена разнокачественность.

Ключевые слова: семена; всхожесть; хранение семян; сезонные ритмы прорастания.

Введение

На Северо-Западе России род Звездчатка (*Stellaria* L., Caryophyllaceae) представлен 12 видами [1]. Наиболее известный, широко распространённый сорный вид этого рода – звездчатка средняя (мокрица) *S. media* (L.) Vill.,

семена которой засоряют посевы культурных растений. Некоторые виды звездчаток (*S. bungeana* Fenzl, *S. dichotoma* L., *S. holostea* L., *S. nemorum* L., *S. radians* L.) популярны в народной медицине ряда европейских и азиатских стран как отхаркивающее [2–4] и успокаивающее [2–4], наружно – как противоревматическое средство [5–6]; траву используют как кормовое [7–8] и пищевое растение [2–8]. В последние годы звездчатка средняя привлекает внимание как источник сапонинов [5–6], стероидов, тритерпеноидов, гликозидов, флавоноидов, антоцинидина, сахаров и полисахаридов, из травы звездчатки разрабатывают препараты для лечения ожирения [9], против вируса гепатита Б [10], средства для лечения кожных заболеваний [11]. Известно, что *S. media* за вегетационный период образует несколько поколений (2–4), новая генерация растений вступает в репродуктивное состояние через 4–5 недель после прорастания. Одна средняя особь продуцирует за вегетационный период от 2 000–3 000 до 15 000 семян (10 000–25 000) [12–14]. В почве семена звездчаток могут оставаться жизнеспособными на протяжении 8–25(40) лет [15–17]. Отмечено, что семена светочувствительны и характеризуются неглубоким физиологическим покоем [18]. Семена *S. media* используют в качестве модели изучения особенностей покоя и прорастания сорняков [19–20]. Изучают связи бактериальных сообществ пахотных почв с сорными видами [21]. Выявлено, что однолетние сорняки защищают почву от эрозии и сохраняют питательные вещества в течение зимы, но в это время выступают в качестве хозяина сельскохозяйственных вредителей и патогенов. Оказалось, что *S. media* может быть источником вирусных заболеваний культивируемых растений [22]. Изучение репродуктивной биологии сорных позволяет улучшить управление и повышение урожайности сельскохозяйственных культур [23].

Изучению некоторых особенностей биологии и устойчивости видов этого рода к некоторым гербицидам посвящён ряд работ [24–25]. Показано, что в разных агроценозах с участием двух видов (*S. media* и *S. pallida* (Dum.)) растения формируют семена разного качества [26–27]. А частые обработки гербицидами полей сельскохозяйственных культур приводят к формированию резистентности у *S. media* к применяемым препаратам. Выявлено ингибирующее действие фенолов звездчатки на зерновки *Triticum aestivum* [28]. Изучение особенностей биологии и прорастания семян сорных видов способствует разработке агротехнических мероприятий либо для борьбы с ними, либо для отработки технологии культивирования разнообразных возделываемых пищевых культур.

Цель работы – сравнительное изучение особенностей биологии покоя и ритмов прорастания *Stellaria media* (L.) Vill. и *Stellaria nemorum* L. (Caryophyllaceae), произрастающих в Ленинградской области.

Материалы и методики исследования

Для работы использованы семена двух видов звездчатки – однолетней звездчатки средней (мокрицы) *S. media* (L.) Vill. и многолетней звездчатки

дубравной *S. nemorum* L. (Caryophyllaceae), собранных в местах их естественного произрастания в Ленинградской области, Выборгском районе, в окрестностях посёлка Ольшаники (60°21' с.ш. и 29°44' в.д.) в период с 2014 по 2017 г. На протяжении проведения работ ежегодно собирали семена общей массой от 1–2 до 4–5 г (каждая партия насчитывала порядка 6–10 тыс. семян), часть семян закладывали на хранение в лабораторных условиях (20–24°C), часть – в бумажных пакетах в холодильной камере при 5–7°C, и небольшие их партии регулярно проращивали. Изучение сезонных ритмов прорастания и всхожести проведено стандартным методом в лабораторных условиях: семена из одной партии изучаемых видов размещали партиями по 100 шт. в трёхкратной повторности в стерильных стеклянных чашках Петри на фильтровальной бумаге, которую увлажняли дистиллированной водой по мере подсыхания. Учёт проросших семян вели ежедневно на протяжении 30 дней. Распределение семян *S. nemorum* по размерам на фракции проводили на почвенных ситах с диаметром ячеек 1 (мелкие) и 2 мм (крупные) [29]. Семена *S. media* разделить на фракции не удалось. Полученные данные обработаны в программе Excel for Windows и представлены в виде средней арифметической величины и ошибки средней.

Результаты исследования и обсуждение

Сравнительное изучение биологии покоя и прорастания семян двух видов *Stellaria*, произрастающих в одном регионе, позволило выявить особенности сорного однолетнего (*S. media*) и лесного многолетнего (*S. nemorum*) видов.

Семена *S. media* по форме округлые, почковидные, слегка сжатые. Поверхность красновато-коричневая, иногда – тёмно-коричневая, матовая, слегка бугорчатая. Масса 1 000 шт. составила $0,6 \pm 0,03$ г (min 0,53–max 0,67), размеры семян варьировали от 0,8 до 1,2 мм в диаметре и толщиной 0,45–0,65 мм.

Семена *S. nemorum* почковидные. Поверхность оттенков тёмно-коричневого цвета, с бугорками, матовая. Масса 1 000 шт. среднего образца составила $0,67 \pm 0,05$ г (min 0,48–max 0,77). Фракция крупных семян (с диаметром больше 2 мм) имела массу 1 000 шт. семян $0,76 \pm 0,03$ г, мелкие (с диаметром больше 1 мм) имели массу 1 000 шт. $0,51 \pm 0,02$ г. Размеры семян варьировали от 1,2 до 2,2 мм в диаметре и толщиной 0,9–1,5 мм.

Данные определения ежемесячной динамики прорастания двух видов *Stellaria* приведены в табл. 1.

Как видно из данных табл. 1, семена *S. media* прорастают независимо от времени года, число проросших семян в осеннее время не превышает 20%, а с приближением весны всхожесть семян заметно возрастает (до 50–70%). Непродолжительное хранение при низких положительных температурах стимулирует их прорастание, и они трогаются в рост в зимние месяцы. От-

мечено, что семена *S. nemorum* не прорастают не только сразу после сбора, но и в осенне-зимний период. С приближением весенних месяцев зафиксировано начало активного прорастания семян, и пик их всхожести приходится на апрель–май. Хранение семян в холодильнике при низких положительных температурах более 60 дней также стимулирует прорастание семян этого вида. Семена *Stellaria nemorum* имеют чётко выраженные сезонные колебания в ритмах прорастания [30].

Таблица 1 [Table 1]

Динамика всхожести *Stellaria media* (L.) Vill. и *S. nemorum* L. в зависимости от условий хранения семян и времени года
[Dynamics of *Stellaria media* (L.) Vill. and *S. nemorum* L. germination, depending on seed storage conditions and the time of the year], %

Вид [Species]	Месяцы [Months]										
	Условия хранения [Storage conditions]	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
<i>S. media</i>	20–24°C*	15,1 ±6,1	10,3 ±5,8	10,1 ±4,3	5,2 ±4,7	5,3 ±4,6	23,5 ±5,5	24,6 ±8,1	45,7 ±3,7	47,6 ±3,6	50,9 ±2,1
<i>S. media</i>	5–7°C**	–	–	22,2 ±7,3	40,4 ±3,4	39,3 ±3,3	38,4 ±7,3	50,8 ±8,2	67,2 ±8,2	69,6 ±6,7	69,9 ±9,2
<i>S. nemorum</i> ***	20–24°C*	0	0	0	0	0	10,2 ±5,8	22,2 ±2,5	35,8 ±9,9	75,5 ±8,8	77,8 ±9,5
<i>S. nemorum</i>	5–7°C**	–	–	0	0	15,3 ±1,4	20,5 ±4,7	45,6 ±6,9	71,3 ±7,7	85,4 ±5,4	89,7 ±3,6
<i>S. nemorum</i> (крупные, > 2 мм) [large, > 2mm]	20–24°C*	–	–	–	–	6,3 ±1,2	27,0 ±1,3	65,0 ±1,1	95,7 ±2,1	94,0 ±2,3	99,0 ±0,9
<i>S. nemorum</i> (мелкие, > 1 мм) [small, > 1 mm]	20–24°C*	–	–	–	–	0	2,7 ±0,3	9,3 ±1,5	18,0 ±2,6	32,6 ±3,8	41,3 ±3,7

Примечание. * – хранение семян в условиях лаборатории, ** – хранение семян в сухом виде в холодильнике. «–» означает, что в эти сроки семена на проращивание не ставили. *** – общий образец (без разделения на фракции по размерам).

[Note. * Seed storage in the laboratory, ** Seed storage in a dry form in the refrigerator. – means that seeds were not germinated during these periods. *** Common sample (without separation into fractions by size)].

Семена *S. nemorum*, разобранные по фракциям (крупные, с диаметром больше 2 мм, и мелкие, крупнее 1 мм), имели разную всхожесть, и, как видно из табл. 1, крупные семена имеют высокую всхожесть, а мелкие семена и прорастают в более поздние сроки, и их всхожесть почти в 2 раза ниже.

Однако сезонный ритм прорастания семян двух видов звездчаток очень разный (рис. 1). Энергия прорастания у каждого вида, в зависимости от времени года (сезона), разная. И, как видно из представленных графических данных (столбчатой диаграммы), осенью семена *S. nemorum* не прорастают, весной же пик прорастания семян этого вида приходится на 10–15-й день. А у *S. media* семена осенью имеют невысокую энергию прорастания, не выше 5%. Весной же прорастание семян этого вида не имеет выраженного пика, они прорастают на протяжении длительного времени равномерно. Относительно большее число семян (5–6%) прорастает в период 13–15-го и 25–29-го дня. Суммарно за месяц у *S. nemorum* прорастает до 96% семян, в то время как у *S. media* – всего до 75–77%.

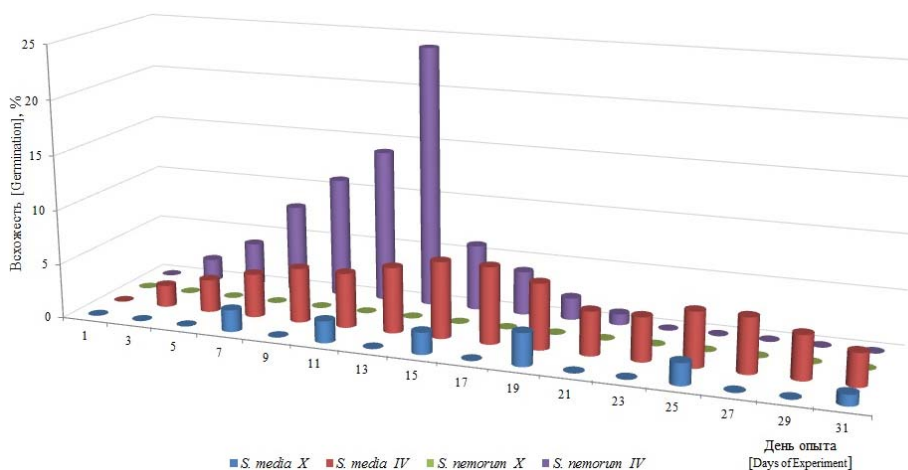


Рис 1. Динамика прорастания семян *Stellaria media* (L.) Vill. и *S. nemorum* L. в октябре и апреле. По оси ординат – процент всхожести, по оси абсцисс – дни опыта [Fig. 1. Germination dynamics of *Stellaria media* (L.) Vill. and *S. nemorum* L. seeds in October and April]

Семена *S. media*, поставленные на проращивание в январе–феврале в чашках Петри в холодильнике при +5°C, прорастали через 10–15 дней. Всхожесть достигала до 20–25%. Семена *S. nemorum*, в таких же условиях (при +5°C) не прорастали вовсе. Семена этого вида начинают прорастать в марте–апреле через 15–20 дней при температуре от 20°C (в лабораторных условиях).

Оценка всхожести семян *S. media* и *S. nemorum*, сразу вскоре после сбора (в октябре) и весной (в апреле), собранных в разные годы, приведена в табл. 2. В этой таблице так же отражена всхожесть семян при хранении в

лабораторных условиях в течение 4 лет (семена, которые были собраны в 2014 г.).

Таблица 2 [Table 2]

Всхожесть семян *Stellaria media* (L.) Vill. и *S. nemorum* L. разных лет сбора
[Germination of *Stellaria media* (L.) Vill. and *S. nemorum* L.
seeds in different years of collection], %

Год урожая [Crop year]	2014	2015		2016		2017		2018
Месяцы [Months]	IX	IV	IX	IV	IX	IV	IX	III
<i>S. media</i>								
2014	18	69	30	58	28	47	17	39
2015			22	63	23	56	21	44
2016					22	64	19	51
2017							15	49
<i>S. nemorum</i>								
2014	0	95	2	85	7	74	5	53
2015			0	89	3	76	2	64
2016					0	92	7	81
2017							0	86

Данные, приведённые в табл. 2, наглядно демонстрируют приуроченность всхожести семян к сезонным природным ритмам и подтверждают положение о том, что осенью всхожесть семян у *S. media* ниже, чем весной. На высоком уровне сохраняется не менее чем за период 4 лет хранения в условиях лаборатории. В разные годы у растений формируются семена разного качества, которое проявляется в разных значениях всхожести. Так, семена невысокого качества собраны в 2017 г., когда лето было холодное и дождливое.

Семена *S. nemorum*, в отличие от таковых *S. media*, прорастают активно только весной и имеют высокую энергию прорастания на 5–7-й день, свежесобранные семена осенью не прорастают, но после года (до трёх) хранения в лабораторных условиях осенью всё же отмечается низкий процент (до 7%) всхожести.

Семена двух изучаемых видов рода *Stellaria* демонстрируют разные стратегии жизни. У однолетнего *S. media* – сохранение всхожести в течение многих лет (макробиотик), а у многолетнего *S. nemorum* в течение 4 лет (микробиотик), следовательно, почвенный банк семян разный [31]. Виды-макробиотики формируют долгосрочный банк семян. У однолетнего и многолетнего видов рода звездчатка ритмы прорастания разные: у однолетнего вида они фиксируются вне сезона, а у многолетнего выражены только в весенний период (в начале вегетации). У семян *S. nemorum* отмечена разнокачественность.

Выводы

1. В Ленинградской области *S. media* (L.) Vill. и *S. nemorum* L. (Caryophyllaceae) формируют ежегодно полноценные, всхожие семена.

2. Семена *S. media* имеют относительно невысокий процент всхожести и энергии прорастания, но прорастают они вне зависимости от сезона года, в осенне-зимние месяцы всхожесть колеблется от 17 до 30%, а в весенне-летние – от 39 до 69%. Прорастать начинают уже при +5°C. Динамика прорастания этого вида характеризуется затухающей волнообразной кривой, с ежегодным небольшим пиком в весеннее время. Высокая всхожесть сохраняется более 4 лет.

3. Семена *S. nemorum* осенью не прорастают. Максимальный процент (до 95%) всхожести семян отмечается только в весеннее время. Семена прорастают при температурах от 20°C. При хранении в лаборатории всхожесть семян этого вида сохраняется на протяжении 4 лет, с каждым годом снижаясь на 10–15%.

Литература

1. Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. : Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
2. Дикорастущие растения и грибы в медицине и кулинарии / Д.Т. Жоголев, Л.Л. Галин, И.И. Добросердова, А.Е. Коваленко ; под общ. ред. Э.А. Нечаева. М. : Воениздат, 1994. 448 с.
3. Ткаченко К.Г. Лекарственные растения: атлас-определитель. М. : ЗАО «Фитон+», 2008. 200 с.
4. Ткаченко К.Г. Лекарственные растения Санкт-Петербурга и Ленинградской области. СПб. : Региональный издательский дом, 2013. 360 с.
5. Киселёва Т.Л., Смирнова Ю.А. Лекарственные растения в мировой медицинской практике: государственное регулирование номенклатуры и качества. М. : Проф. ассоц. натуротерапевтов, 2009. 295 с.
6. Киселева Т.Л., Смирнова Ю.А., Блинков И.Л., Дронова М.А., Цветаева Е.В. Краткая энциклопедия современной фитотерапии с основами гомеопатии: справочник практического врача / под ред. Т.Л. Киселевой. М. : Изд-во Проф. ассоц. натуротерапевтов, 2010. 592 с.
7. Броувер В., Штелин А. Справочник по семеноведению сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур с ключом для определения важнейших семян / пер. с нем. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 694 с.
8. Batsatsashvili K., Mehdiyeva N., Fayvush G., Kikvidze Z., Khutsishvili M., Maisaia I., Sikharulidze S., Tchelidze D., Aleksanyan A., Alizade V., Paniagua N.Y., Bussmann R.W. Ethnobotany of the Caucasus // European Ethnobotany. Springer, Cham. 2016. 687 p. doi: [10.1007/978-3-319-50009-6_45-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-50009-6_45-1)
9. Chidrawar V.R., Pate K.N., Sheth N.R., Shiromwar S.S., Trivedi P. Antiobesity effect of *Stellaria media* against drug induced obesity in Swiss albino mice // Ayu. 2011 Oct-Dec; 32(4). PP. 576–584. doi: [10.4103/0974-8520.96137](https://doi.org/10.4103/0974-8520.96137)

10. Ma L., Song J., Shi Y., Wang C., Chen B., Xie D., Jia X. Anti-Hepatitis B Virus Activity of Chickweed (*Stellaria media* (L.) Vill.) Extracts in HepG2.2.15 Cells // *Molecules*. 2012. Vol. 17. PP. 8633–8646. doi: [10.3390/molecules17078633](https://doi.org/10.3390/molecules17078633)
11. Rogowska M., Lenart M., Srećec S., Ziaja M., Parzonko A., Bazyłko A. Chemical composition, antioxidative and enzyme inhibition activities of chickweed herb (*Stellaria media* (L.) Vill.) ethanolic and aqueous extracts // *Industrial Crops and Products*. 2017. Vol. 97. PP. 448–454. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.12.058>
12. Мальцев А.И. Атлас важнейших видов сорных растений СССР. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1937. Т. 1. С. 52–55.
13. Бочанцева В.В., Симачёва Е.В. Семейство гвоздичные (Caryophyllaceae) // *Жизнь растений*. М. : Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1. С. 367–371.
14. Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Л. : Наука, 1983. 454 с.
15. Clapham A.R., Tutin T.G., Moore D.M. *Flora of the British Isles*. 1990. 3rd Edition. Cambridge : Cambridge University Press, 688 p.
16. Mabey R. *Flora Britannica*. London : Sinclair-Stevenson, 1996. 480 p.
17. Preston C.D., Pearman D.A., Dines T.D. *The New Atlas of the British and Irish Flora*. Oxford : Oxford University Press, 2002. 922 p.
18. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. : Наука, 1985. 348 с.
19. Vleeshouwers L.M., Bouwmeester H.J. A simulation model for seasonal changes in dormancy and germination of weed seeds // *Seed Science Research*. 2001. Vol. 11. PP. 77–92.
20. Grundy A.C., Peters N.C.B., Rasmussen I.A., Hartmann K.M., Sattin M., Andersson L., Mead A., Murdoch A.J., Forcella F. Emergence of *Chenopodium album* and *Stellaria media* of different origins under different climatic conditions // *Weed Research*. 2003. № 43. PP. 163–176.
21. Overbeek L.S., Franke A.C., Nijhuis E.H.M., Groeneveld R.M.W., Rocha U.N., Lotz L.A.P. Bacterial communities associated with *Chenopodium album* and *Stellaria media* seeds from Arable Soils // *Microb. Ecol.* 2001. Vol. 62, № 2. PP. 257–264. doi: [10.1007/s00248-011-9845-4](https://doi.org/10.1007/s00248-011-9845-4)
22. Heathcote G.D. Chickweed, *Stellaria media* – a source of viruses affecting crop plants // *Trans. Suffolk Nat. Soc.* 2016. Vol. 20. P. 93–96.
23. Hill E.C., Renner K.A., Sprague C.L. Henbit (*Lamium amplexicaule*), Common Chickweed (*Stellaria media*), Shepherd's-Purse (*Capsella bursa-pastoris*), and Field Pennycress (*Thlaspi arvense*): Fecundity, Seed Dispersal, Dormancy, and Emergence // *Weed Sci.* 2014. Vol. 62, is. 1. PP. 97–106. doi.org/10.1614/WS-D-13-00074.1
24. Van der Vegte F.W. Population differentiation and germination ecology in *Stellaria media* (L.) Vill. // *Oecologia*. 1978. Vol. 37, № 2. PP. 231–245
25. Verkleij, J.A.C., de Boer, A.M. & Lugtenborg, T.F. On the Ecogenetics of *Stellaria media* (L.) Vill. and *Stellaria pallida* (Dum.) Pire from Abandoned Arable Field // *Oecologia*. 1980. Vol. 46. PP. 354–359. <https://doi.org/10.1007/BF00346264>
26. Briggs D., Hodkinson H., Block M. Precociously developing individuals in populations of chickweed (*Stellaria media* (L.) Vill.) from different habitat types, with special reference to the effects of weed control measures // *New Phytologist*. 1991. Vol. 117, № 1. PP. 153–164. doi: [10.1111/j.1469-8137.1991.tb00954.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00954.x)
27. Grundy A.C., Phelps K., Reader R.J., Burston S. Modelling the germination of *Stellaria media* using the concept of hydrothermal time // *New Phytologist*. 2000. Vol. 148. PP. 433–444. doi: [10.1046/j.1469-8137.2000.00778.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00778.x)
28. Dakshini I., Dakshini K.M.M. Allelopathic interference of chickweed, *Stellaria media* with seedling grown of wheat (*Triticum aestivum*) // *Can. J. Bot.* 1998. Vol. 76. PP. 1317–1321.

29. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа : Гилем, 2009. 116 с.
30. Ткаченко К.Г. Гетеродиаспория и сезонные колебания в ритмах прорастания // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2009. № 11 (66). С. 44–50.
31. Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. Казань: Казанский университет, 1989. 146 с.

*Поступила в редакцию 29.06.2018 г.; повторно 06.08.2018 г.;
принята 15.11.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.*

Ткаченко Кирилл Гаврилович – д-р биол. наук, с.н.с. отдела Ботанический сад Петра Великого, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Россия, 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2).
E-mail: kigatka@rambler.ru

For citation: Tkachenko KG. Biology of dormancy and germination of *Stellaria media* (L.) Vill. and *Stellaria nemorum* L. seeds. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:24-35. doi: 10.17223/19988591/44/2 In Russian, English Summary

Kirill G. Tkachenko

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russian Federation

Biology of dormancy and germination of *Stellaria media* (L.) Vill. and *Stellaria nemorum* L. seeds

Species of the genus Chickweed – *Stellaria* L. (Caryophyllaceae) currently attract researchers as sources of biologically active substances on the basis of which new herbal medicinal products of a wide range of action are being developed. Chickweed or *S. media* often serves as an object for assessing the resistance of ruderal plants to the used herbicides. The features of the latent period of species of this genus are not covered in scientific literature. The study of the peculiarities of biology and germination of weed seeds allows us to develop agrotechnical measures either to combat them or to develop technology for cultivating various food crops. The aim of this research was to study the latent period and the rhythms of seed germination of two Chickweed species: *Stellaria media* (L.) Vill. and *S. nemorum* L.

The seeds collected in their natural habitats in Leningrad region, Vyborg district, in the vicinity of Olshaniki village (60°21'N, 29°44'E) in 2014–2017 were used. During studies, seeds with a total weight of 1–2 to 4–5 g were collected annually (each lot consisted of about 6–10 thousand seeds). Some seeds were stored in the laboratory (20–24°C), the other part in paper bags in the refrigerator at 5–7°C; their small lots were regularly germinated (See Table 1). To study seasonal rhythms of germination, 100 seeds from one lot were placed in triple replication in sterile Petri dishes on a filter paper which was moistened with distilled water as it dried. Germinated seeds were counted daily for 30 days. *S. nemorum* seeds were separated in fractions by size using soil sieves with a cell diameter of 1 mm (small) and 2 mm (large). Separation of *S. media* seeds was unsuccessful. Data are presented as arithmetic mean and error of the mean.

It is shown that, annually, these species form full-fledged reproductive diaspores, which differ somewhat in their quality each year. Seeds of the first species (*S. media*)

were germinated regardless of the season. The peak of germination occurred in spring. In summer and autumn, the germination rate did not exceed 20-25%. When stored in the laboratory, the viability of seeds persisted for 4 years. Seeds of the second species (*S. nemorum*) were germinated only in spring months; germination reached high values (See Table 2 and Fig.). Its seeds also retained their viability for a long time, with annual declines of 10-15%. *S. media* seeds began to germinate even in the refrigerator, at a temperature of +5°C. *S. nemorum* seeds only began to germinate at a temperature above +15°C. When stored in the laboratory, the germination of seeds of this species persisted for 4 years, decreasing by 10-15% every year. Seeds of the two studied species of the genus *Stellaria* demonstrated different life strategies. The annual *S. media* showed the preservation of germination for many years, and the perennial *S. nemorum* for 4 years. Consequently, the soil bank of seeds was different, the microbotic species retained their germination capacity for less than 5 years, mesobiotics for more than 5 years, and macrobotics formed a long-term seed bank. In annual and perennial species, the rhythms of germination were different: in annual species they were fixed outside the season and for perennial species only in spring (at the beginning of the growing season). The seeds of *S. nemorum* were of different quality.

The paper contains 1 Figure, 2 Tables and 31 References.

Key words: seeds; germination; storage of seeds; seasonal rhythms of germination.

Funding: The research was carried out within the framework of the state task according to the thematic plan of Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences on "Collections of living plants of Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences (history, current state, and prospects for development and use)" No AAAA-A18-118032890141-4.

References

1. Tsvelev NN. Opredeletel' sosudistyykh rasteniy Severo-Zapadnoy Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti) [The determinant of vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions)]. St. Petersburg: SPKhFA Publ.; 2000. 781 p. In Russian
2. Zhogolev DT, Galin LL, Dobroserdova II, Kovalenko AE. Dikorastushchie rasteniya i griby v meditsine i kulinarii [Wild plants and mushrooms in medicine and cooking]. Nechaeva EA, editor. Moscow: Voenizdat Publ.; 1994. 448 p. In Russian
3. Tkachenko KG. Lekarstvennye rasteniya: Atlas-opredeletel' [Medicinal plants: Atlas-determinant]. Moscow: ZAO "Fiton+" Publ.; 2008. 200 p. In Russian
4. Tkachenko KG. Lekarstvennye rasteniya Sankt-Peterburga i Leningradskoy oblasti [Medicinal plants of St. Petersburg and Leningrad region]. St. Petersburg: Regional'nyy izdatel'skiy dom Publ.; 2013. 360 p. In Russian
5. Kiseleva TL, Smirnova YuA. Lekarstvennye rasteniya v mirovoy meditsinskoy praktike: gosudarstvennoe regulirovanie nomenklatury i kachestva [Medicinal plants in world medical practice: state regulation of nomenclature and quality]. Moscow: Prof. Assots. Naturoterapevtov Publ.; 2009. 295 p. In Russian
6. Kiseleva TL, Smirnova YuA, Blinkov IL, Dronova MA, Tsvetaeva EV. Kratkaya entsiklopediya sovremennoy fitoterapii s osnovami gomeopatii: spravochnik prakticheskogo vracha [A brief encyclopedia of modern phytotherapy with the basics of homeopathy: Practical doctor's handbook]. Kiseleva TL, editor. Moscow: Prof. Assots. Naturoterapevtov Publ.; 2010. 592 p. In Russian
7. Brouwer V, Shtelin A. Lehrbuch Der Protozoenkunde / Eine Dars. Leunov VI, translator from Germany. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2010. 694 p. In Russian

8. Batsatsashvili K, Mehdiyeva N, Fayvush G, Kikvidze Z, Khutsishvili M, Maisaia I, Sikharulidze S, Tchelidze D, Aleksanyan A, Alizade V, Paniagua NY, Bussmann RW. *Stellaria media* (L.) Vill. Caryophyllaceae. In: *Ethnobotany of the Caucasus. European Ethnobotany*. Springer, Cham. Bussmann R, editor. 2016;1-6. doi: [10.1007/978-3-319-50009-6_45-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-50009-6_45-1)
9. Chidrawar VR, Pate KN, Sheth NR, Shiromwar SS, Trivedi P. Antiobesity effect of *Stellaria media* against drug induced obesity in Swiss albino mice. *Ayu*. 2011;32(4):576-584. doi: [10.4103/0974-8520.96137](https://doi.org/10.4103/0974-8520.96137)
10. Ma L, Song J, Shi Y, Wang C, Chen B, Xie D, Jia X. Anti-hepatitis B virus activity of chickweed (*Stellaria media* (L.) Vill.) extracts in HepG2.2.15 cells. *Molecules*, 2012, 17, 8633-8646. doi: [10.3390/molecules17078633](https://doi.org/10.3390/molecules17078633).
11. Rogowska M, Lenart M, Srećec S, Ziaja M, Parzonko A, Bazyłko A. Chemical composition, antioxidative and enzyme inhibition activities of chickweed herb (*Stellaria media* (L.) Vill.) ethanolic and aqueous extracts. *Industrial Crops and Products*. 2017;97:448-454. doi: [10.1016/j.indcrop.2016.12.058](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.12.058)
12. Mal'tsev AI. Atlas vazhneyshikh vidov sornykh rasteniy SSSR [Atlas of the most important species of weeds in the USSR]. Vol. 1. Dudar' NG, editor. Moscow-Leningrad: Sel'khozgiz Publ.; 1937. pp. 52-55. In Russian
13. Bochantseva VV, Simacheva EV. Semeystvo gvozdichnye (Caryophyllaceae) [The family Caryophyllaceae]. In: *Zhizn' rasteniy* [The Life of Plants. Vol. 5, Pt.1. Magnoliophyta]. Takhtadzhyan AL, editor. Moscow: Prosveshchenie Publ.; 1980. pp. 367-371. In Russian
14. Nikitin VV. Sornye rasteniya flory SSSR [Weed plants of the flora of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1983. 454 p. In Russian
15. Clapham AR, Tutin TG, Moore DM. Flora of the British Isles. 3rd Ed. Cambridge; Cambridge University Press; 1990. 688 p.
16. Mabey R. Flora Britannica. London: Sinclair-Stevenson Publ.; 1996. 480 p.
17. Preston CD, Pearman DA, Dines TD. The New Atlas of the British and Irish Flora. Oxford: Oxford University Press; 2002. 922 p.
18. Nikolaeva MG, Razumova MV, Gladkova VN. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan [A guide to germinating dormant seeds]. Leningrad: Nauka Publ.; 1985. 348 p. In Russian
19. Vleeshouwers LM, Bouwmeester HJ. A simulation model for seasonal changes in dormancy and germination of weed seeds. *Seed Science Research*. 2001;11:77-92. doi: [10.1079/SSR200062](https://doi.org/10.1079/SSR200062)
20. Grundy AC, Peters NCB, Rasmunssen IA, Hartmann KM, Sattin M, Andersson L, Mead A, Murdoch AJ, Forcella F. Emergence of *Chenopodium album* and *Stellaria media* of different origins under different climatic conditions. *Weed Research*. 2003;43:163-176.
21. Overbeek LS, Franke AC, Nijhuis EHM, Groeneveld RMW, Rocha UN, Lotz LAP. Bacterial communities associated with *Chenopodium album* and *Stellaria media* seeds from arable soils. *Microb Ecol*. 2001;62(2):257-264. doi: [10.1007/s00248-011-9845-4](https://doi.org/10.1007/s00248-011-9845-4)
22. Heathcote GD. Chickweed, *Stellaria media* - a source of viruses affecting crop plants. *Trans. Suffolk Nat. Soc.* 2016;20:93-96.
23. Hill EC, Renner KA, Sprague CL. Henbit (*Lamium amplexicaule*), common chickweed (*Stellaria media*), shepherd's-purse (*Capsella bursa-pastoris*), and field pennycress (*Thlaspi arvense*): Fecundity, seed dispersal, dormancy, and emergence. *Weed Sci*. 2014;62(1):97-106. doi: [10.1614/WS-D-13-00074.1](https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00074.1)
24. Van der Vegte FW. Population differentiation and germination ecology in *Stellaria media* (L.) Vill. *Oecologia*. 1978;37(2):231-245. doi: [10.1007/BF00344994](https://doi.org/10.1007/BF00344994)
25. Verkleij JAC, de Boer AM, Lugtenborg TF. On the ecogenetics of *Stellaria media* (L.) Vill. and *Stellaria pallida* (Dum.) pire from abandoned arable field. *Oecologia*. 1980;46:354-359. doi: [10.1007/BF00346264](https://doi.org/10.1007/BF00346264)

26. Briggs D, Hodkinson H, Block M. Precociously developing individuals in populations of chickweed (*Stellaria media* (L.) Vill.) from different habitat types, with special reference to the effects of weed control measures. *New Phytologist*. 1991;117(1):153-164. doi: [10.1111/j.1469-8137.1991.tb00954.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00954.x)
27. Grundy AC, Phelps K, Reader RJ, Burston S. Modelling the germination of *Stellaria media* using the concept of hydrothermal time. *New Phytologist*. 2000;148:433-444. doi: [10.1046/j.1469-8137.2000.00778.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00778.x)
28. Dakshini I, Dakshini KMM. Allelopathic interference of chickweed, *Stellaria media* with seedling grown of wheat (*Triticum aestivum*). *Can. J. Bot.* 1998;76:1317-1321
29. Ishmuratova MM, Tkachenko KG. Semena travyanistyykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduktsii i razmnozhenii *in vitro* [Seeds of herbaceous plants: features of the latent period, use in introductions and reproduction *in vitro*]. Ufa: Gilem Publ.; 2009. 116 p. In Russian
30. Tkachenko KG. Geterodiasporiya i sezonnye kolebaniya v ritmakh prorstaniya [Heterodiasporia and seasons fluctuations in rhythms of germination]. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Estestvennye nauki = Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural Sciences*. 2009;11(66):44-50. In Russian
31. Zlobin YuA. Printsipy i metody tsenoticheskikh populyatsii rastenii [Principles and methods of studying cenotic populations of plants: Study guide]. Kazan: Kazan State University Publ.; 1989. 146 p. In Russian

Received 29 June 2018; Revised 06 August 2018;

Accepted 15 November 2018; Published 27 December 2018

Author info:

Tkachenko Kirill G, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Head of the Seed Laboratory and Head of Helpful Plants Introduction Group, Peter the Great Botanical Garden, Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Str., Saint-Petersburg 197376, Russian Federation.

E-mail: kigatka@rambler.ru

УДК 574.42

doi: 10.17223/19988591/44/3

В.И. Уфимцев, Т.О. Стрельникова, О.А. Куприянов

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

Структура живого напочвенного покрова в сосняках на участках рекультивации Кузбасса

Исследование выполнено в рамках госзадания ФАНО России
№ 0352-2016-0002, номер госрегистрации АААА-А17-117041410053-1.

*Изложены материалы исследований влияния сомкнутости крон насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на состояние растительного покрова рекультивированных отвалов вскрышных пород угольной промышленности. Определен зональный характер формирования травянистого яруса. Установлено, что во всех группах насаждений ведущими семействами выступают *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Poaceae*. В редицах по количеству видов доминируют эколого-ценотические группы растений с существенной долей рудерального компонента, в высокосомкнутых преобладают лесные виды. В среднегорной тайге формирование травянистого яруса происходит по лесному типу во всех грациях сомкнутости крон. Проективное покрытие имеет высокую корреляцию с плотностью лесного полога – при сомкнутости крон 90% формируются мертвопокровные насаждения. Во всех зонах велико участие мохового покрова, который имеет приуроченность к прикромновым пространствам.*

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; отвалы; сомкнутость крон; фитоценозы; эндозоогенез.

Введение

Живой напочвенный покров выполняет важные функции в лесной экосистеме. В естественных климатических лесах нижние растительные ярусы существуют в условиях равновесного состояния, при котором за счет стабилизации ценотических связей обеспечивается постоянство видового состава и поддерживается устойчивое структурное разнообразие элементов. Находясь под влиянием вида-эдификатора, живой напочвенный покров обеспечивает стабильность биологического круговорота веществ, в том числе элементов питания, и повышает, таким образом, устойчивость экосистемы в целом [1].

В насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих на участках лесной рекультивации отвалов вскрышных пород, живой напочвенный покров первоначально формируется под влиянием исключительно внешних факторов среды: состава и свойств горных пород отвалов, особенностей техногенного рельефа, типа растительного окружения,

зональных климатических условий и ряда других признаков [2]. По мере выхода деревьев из-под влияния травостоя и формирования их фитогенных полей происходит трансформация исходных параметров среды [3–5] и запускаются эндозоогенетические сукцессии формирования лесных сообществ.

Проблеме формирования травянистого покрова в сосновых насаждениях на техногенных породных образованиях посвящены работы известных российских [6, 7] и зарубежных [8] исследователей. Подробно рассмотрены вопросы создания благоприятных условий [9] и приведен ряд рекомендаций для успешного лесовосстановления [10, 11] с учетом современных подходов к проблеме биологического разнообразия экосистем [12]. Однако становление комплекса живого напочвенного покрова посттехногенных лесных экосистем остается одним из наименее изученных вопросов зарастания отвалов [13, 14]. Кроме того, несмотря на унифицированность подходов лесной рекультивации, к настоящему времени в Кузбассе сложились насаждения с достаточно разнообразными показателями густоты, полноты и сомкнутости лесного полога, которые могут различаться на порядок и более [15], что обуславливает высокую мозаичность и разнородность живого напочвенного покрова. В то же время крайне скудными остаются сведения о влиянии исходных параметров древостоев на формирование нижних растительных ярусов сосновых насаждений, произрастающих на техногенных субстратах. В связи с этим возникла необходимость изучения составляющих живого напочвенного покрова с учетом ранжирования насаждений по таксационным характеристикам древостоев.

Цель работы – исследование структуры нижних растительных ярусов в сосновых насаждениях II класса возраста, произрастающих на отвалах угольной промышленности.

Материалы и методики исследования

Исследования выполнены в 2014–2015 гг. на участках лесной рекультивации с преобладанием сосны обыкновенной в 4 эколого-географических районах (ЭГР) Кузбасса: северном лесостепном (далее – СЛ) – разрез Кедровский, центральном остепненном (ЦО) – разрез Бачатский, южном лесостепном (ЮЛ) – разрез Бунгурский, среднегорном таежном (СГТ) – разрез Красногорский. Районы исследований подбирали с учетом различий общего увлажнения, которое смещается в сторону ксероморфности в ряду: СГТ – ЮЛ – СЛ – ЦО.

Растительное окружение отвалов СЛ района составляют березовые леса и остепненные луга, ЦО – луговые степи и остепненные луга, ЮЛ – остепненные луга и березово-пихтовые леса, СГТ – пихтовые кустарниково-широколистравные леса [16].

Объектами исследования являются одновозрастные (25–28 лет) одновидовые культуры сосны обыкновенной I категории общего жизненного

состояния и I–II классов бонитета. В составе древостоев повсеместно присутствуют единичные взрослые экземпляры *Betula pendula* Roth., *Salix caprea* L., *Sambucus sibirica* Nakai и *Sorbus sibirica* Held. Почвенный покров представлен мозаичной структурой эмбриоземов, находящихся на различных почвенно-генетических стадиях: преобладают эмбриоземы органо-аккумулятивные и инициальные, меньшие площади занимают эмбриоземы дерновые [17]. На участках насаждений без нанесения почвоулучшителей техногенный субстрат состоит из смеси песчаников и алевролитов с различной степенью дезинтеграции, периодически с присутствием аргиллитов, суглинков, частиц угля, конгломератов.

В древостоях каждого из объектов заложены постоянные пробные площади, ранжированные по вариантам сомкнутости крон: 30, 50, 70 и 90% (табл. 1). Размер пробных площадей – 25×25 м. Для учета надземной фитомассы на каждой пробной площади проведены укосы с пяти учетных площадок размером 1×1 м, расположенных методом конверта.

Таблица 1 [Table 1]

Таксационная характеристика древостоев в вариантах опыта
[Taxation characteristics of forest stands in experimental variants] (M±m)

Сомкну- тость крон [Crown closure], %	Густота, шт./га [Density, ind./hectare]	Средняя высота, м [Average height, m]	Средний диаметр, см [Average diameter, cm]	Сумма площадей се- чений, м²/га [Sum of the ar- eas of sections, sq.m/hectare]	Полнота [Normality]
Северный лесостепной район [Northern forest-steppe area]					
30	328	8,0±0,3	15,6±0,41	9,78	0,42
50	675	9,5±0,1	14,2±0,48	8,61	0,37
70	938	9,7±0,1	13,4±0,72	13,25	0,57
90	2 345	9,1±0,2	11,1±0,61	25,08	1,09
Центральный остепненный район [Central steppe area]					
30	791	9,0±0,3	17,1±1,15	20,0	0,8
50	887	8,4±0,2	15,9±0,81	14,1	0,6
70	2128	10,4±0,1	14,2±1,35	29,1	1,2
90	5 132	9,5±0,5	12,5±1,43	56,5	2,45
Южный лесостепной район [Southern forest-steppe area]					
30	192	9,8±0,3	22,1±1,10	7,5	0,33
50	748	10,1±0,4	22,3±1,80	7,3	0,32
70	1 226	11,0±0,3	20,4±1,28	11,2	0,49
90	2 981	12,4±0,4	14,1±0,39	22,1	0,95
Среднегорный таежный район [Mid-mountain taiga area]					
30	337	10,9±0,2	19,3±0,77	9,2	0,39
50	753	9,8±0,1	16,1±0,88	17,8	0,77
70	1 735	11,1±0,3	13,8±0,59	26,3	1,14
90	2 793	11,0±0,2	10,6±0,31	26,7	1,16

В каждом опытном варианте сделаны геоботанические описания в пятикратной повторности по стандартным методикам [18]. Названия видов сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова [19], мохообразных – по сводке «Список мхов Восточной Европы и Северной Азии» [20]. Камеральная обработка данных производилась на базе Кузбасского ботанического сада (KUZ) (ФИЦ УУХ СО РАН). Виды распределялись по экологической [21] и эколого-ценотической [22] принадлежности – обе шкалы апробированы при оценке развития напочвенного покрова под влиянием лесной растительности как в естественных местообитаниях [23], так и на отвалах [24]. Слияние видовых списков вариантов опыта в сводную таблицу производилось при помощи ПО IBIS [25]. Используя ПО PAST полученную таблицу кластеризировали по методу невзвешенного парного среднего (UPGMA), в качестве меры сходства использовался индекс Dice [26]. Обработка морфометрических данных проведена с использованием программ MS Excel® и The Untitled Scenes 1.0, данные представлены в виде средней арифметической со стандартной ошибкой средней.

Результаты исследования и обсуждение

В ходе исследований в сосновых насаждениях обнаружено 95 видов высших сосудистых растений, относящихся к 77 родам и 28 семействам, в том числе 89 видов покрытосеменных, 4 вида голосеменных, 2 вида сосудистых споровых (табл. 2). По абсолютному числу видов, произрастающих в сосновых насаждениях на отвалах, лидируют варианты СГТ – 58 видов, превышая СЛ, ЦО и ЮЛ по данному показателю в 1,5–1,6 раза, – здесь обнаружено 36, 35 и 38 видов соответственно.

Таблица 2 [Table 2]

Таксономическая структура растительного покрова сосновых насаждений [Taxonomic structure of the vegetation cover of pine plantations]

Параметры сравнения [Comparison parameters]	Северный лесостепной район [Northern forest-steppe area]				Центральный остепненный район [Central steppe area]				Южный лесостепной район [Southern forest-steppe area]				Среднегорный таежный район [Mid-mountain taiga area]			
	30	50	70	90	30	50	70	90	30	50	70	90	30	50	70	90
Сомкнутость крон, % [Crown closure, %]	30	50	70	90	30	50	70	90	30	50	70	90	30	50	70	90
Видов, абс. число [Species, abs. number] (95)	23	21	18	19	24	29	24	14	23	16	17	16	31	26	31	29
Родов, абс. число [Genera, abs. number] (77)	18	20	16	17	23	27	23	12	20	16	15	16	29	23	28	26
Семейств, абс. число [Families, abs. number] (28)	7	10	9	8	9	10	8	9	11	10	9	12	12	13	13	11

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Параметры сравнения [Comparison parameters]	Северный лесостеп- ной район [Northern forest- steppe area]				Центральный остепнен- ный район [Central steppe area]				Южный лесос- тепной район [Southern forest- steppe area]				Среднегорный таежный район [Mid-mountain taiga area]			
Asteraceae, чис- ло видов [Number of species] (23)	8	6	5	3	8	7	8	1	7	5	4	1	9	5	7	9
Fabaceae (10)	6	2	3	5	3	5	4	3	2	1	1	1	4	3	3	5
Rosaceae (9)	2	3	1	2	3	2	3	1	2	1	3	3	3	2	6	4
Poaceae (8)	4	4	3	4	4	4	4	2	3	3	3	3	4	2	4	2
Caryophyllaceae (4)	–	1	1	–	1	1	1	–	–	–	1	–	1	–	–	–
Lamiaceae (4)	–	1	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	2	1	1	–
Pinaceae (4)	1	1	1	1	–	1	–	1	2	1	2	1	1	2	1	3
Apiaceae (3)	1	1	1	–	2	2	2	2	1	–	–	1	2	–	–	–
Boraginaceae (3)	–	–	–	–	–	1	–	–	1	1	–	1	–	–	–	–
Plantaginaceae (3)	–	–	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	1
Прочие семейства [Other families] (24)	1	2	2	4	2	5	2	3	4	4	3	4	5	8	9	6

По грациям сомкнутости крон в лесостепных ЭГР (СЛ, ЦО, ЮЛ) число видов варьирует от 13 до 29, наблюдается тенденция снижения числа видов в средне- и высокосомкнутых насаждениях. Это связано, очевидно, с несоответствием экологических условий высокой сомкнутости для поселения видов зональных растительных сообществ. В СГТ подобное снижение общего числа видов не отмечается и под покровом высокосомкнутых насаждений оно остается на прежнем уровне – 29–31.

Таксономический спектр свидетельствует, что фитоценозы сосновых насаждений находятся в динамическом состоянии, о чем говорит резкое превалирование *Asteraceae* – почти 25% видового состава, повышение ранга *Fabaceae* при снижении *Poaceae* со 2-го на 4-е место по сравнению с естественными лугово-лесными сообществами. Преобладание *Fabaceae* может служить признаком смещения водного режима в сторону мезофитизации [27]. В свою очередь, выпадение из ведущей десятки семейств *Brassicaceae* и *Onagraceae* является диагностическим признаком перехода к третьей стадии сукцессии в условиях техногенного ландшафта и характеризует формирующиеся фитоценозы как сложные растительные группировки на средне- и позднесукцессионном этапе.

Различия во флористическом составе насаждений отражают зональные особенности: на дендрограмме сходства четко выделяются 4 блока описаний, соответствующие разным ЭГР (рис. 1). Максимальная мера сходства отмечена между ЦО и ЮЛ – на уровне 0,43; средний уровень также характерен для СЛ и СГТ – 0,37, несмотря на географическую разобщенность двух последних. Минимальная мера сходства – 0,32 – отмечена между блоком «ЦО+ЮЛ» (для которого характерны остепнение и ксероморфизация

естественных местообитаний) и блоком «СЛ+СГТ» (который представляет собой зоны вторичной лесостепи и черневой тайги, формирующиеся в условиях достаточного и избыточного увлажнения).

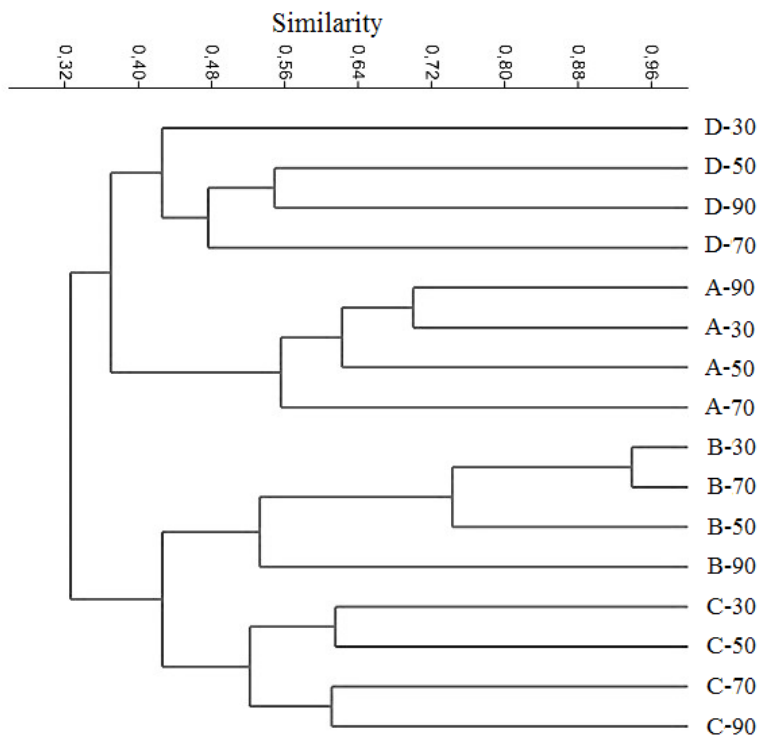


Рис. 1. Дендрограмма флористического сходства (метод UPGMA, мера сходства Дайса). Варианты сомкнутости крон от 30 до 90%; эколого-географические районы: А – северный лесостепной, В – центральный остепненный, С – южный лесостепной, D – среднегорный таежный
[Fig. 1. Dendrogram of floristic similarity (UPGMA, Dice similarity measure). Variants of the crown closure from 30 to 90%; ecological and geographical areas: A - Northern forest-steppe, B - Central steppe, C - Southern forest-steppe, D - Mid-mountain taiga]

В пределах каждого ЭГР между насаждениями с различной сомкнутостью крон мера сходства варьирует в достаточно широких пределах, от 0,43 до 0,74, при этом какой-либо корреляции между изменением сомкнутости и изменением меры сходства не обнаруживается. В целом низкая мера сходства между вариантами свидетельствует о преобладании фактора случайности при поселении травянистых видов, динамическом состоянии фитоценозов сосновых насаждений, начальном этапе их эволюции, на котором видовая структура сообществ зависит в большей степени от растительного окружения отвалов [28], чем от эндоэкогенетических сукцессий, протекающих под влиянием вида-эдификатора.

Важнейшим показателем экологических условий лесных насаждений является экологическая структура флоры. Экологический спектр видов травянистого яруса сосновых насаждений представлен группами мезо-, мезоксеро- и ксерофитов (рис. 2).

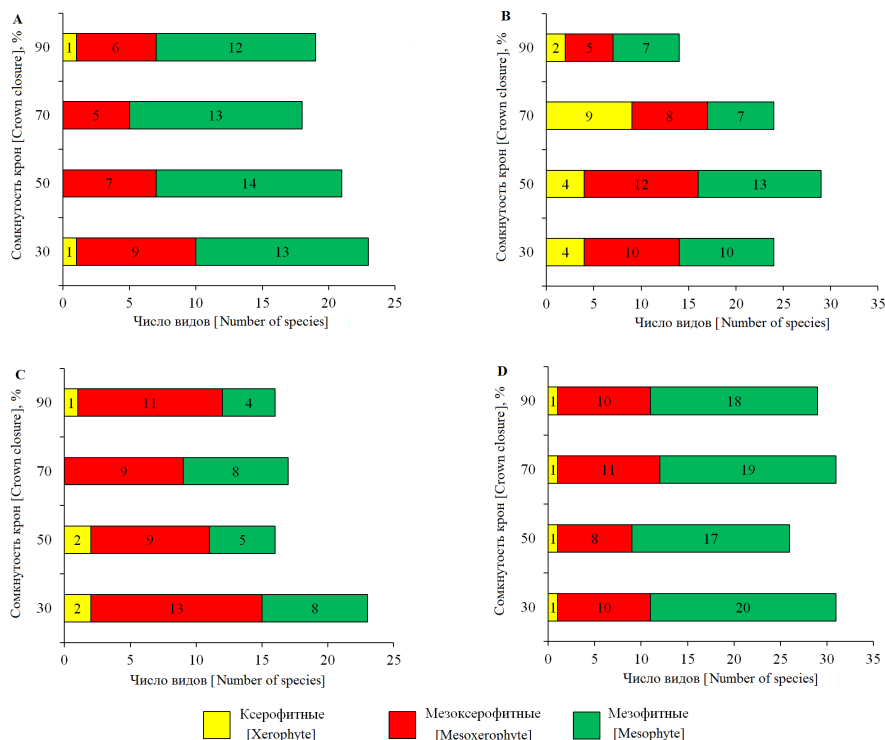


Рис. 2. Спектр экологических групп видов травянистого яруса по районам: А – северный лесостепной, В – центральный остепненный, С – южный лесостепной, Д – среднегорный таежный
[Fig. 2. Range of ecological groups of grass species for areas: A - Northern forest-steppe, B - Central steppe, C - Southern forest-steppe, D - Mid-mountain taiga]

Доля мезофитов в СГТ составляет подавляющее большинство – 61,3–73,6%, мало зависит от величины сомкнутости крон. В СЛ под покровом малосомкнутых древостоев доля мезофитов несколько ниже – 56,5%, но по мере увеличения сомкнутости крон ее значение возрастает до 66,6–76,4% (что сравнимо с уровнем СГТ). Второе место в этих двух ЭГР по количеству видов занимает группа мезоксерофитов, составляющая в различных вариантах 30,7–35,5% (СГТ) и 31,5–39,1% (СЛ). В ЦО и ЮЛ доля мезоксерофитов возрастает до 35,7–41,6 и 52,6–8,7% соответственно. Максимальное количество ксерофитов по всем вариантам сомкнутости крон отмечается в ЦО – 14,2–37,5%; в остальных районах их доля составляет 0–12,5%.

Таким образом, спектры экологических групп травянистого покрова изменяются в соответствии с зонально-климатическими особенностями исследованных участков – доля ксерофитных групп (ксеро-, мезоксерофитов) возрастает по мере снижения общего увлажнения ЭГР и соответственно ксероморфизации растительного окружения отвалов. Динамика видового участия ксеро- и мезоксерофитов по грациям сомкнутости крон прослеживается слабо и только в наименее увлажненных ЦО и ЮЛ. В свою очередь, повсеместное господство мезофитов под покровом насаждений свидетельствует о выравнивании условий увлажнения местообитаний по сравнению с исходным состоянием отвалов.

На графиках с накоплением приведены суммарные данные по количеству видов растений каждой из пяти выделенных в насаждениях эколого-ценотических групп (рис. 3). Эколого-ценотические группы, составляющие основной фон растительных группировок окружающих отвалы ландшафтов, преобладают и на участках рекультивации.

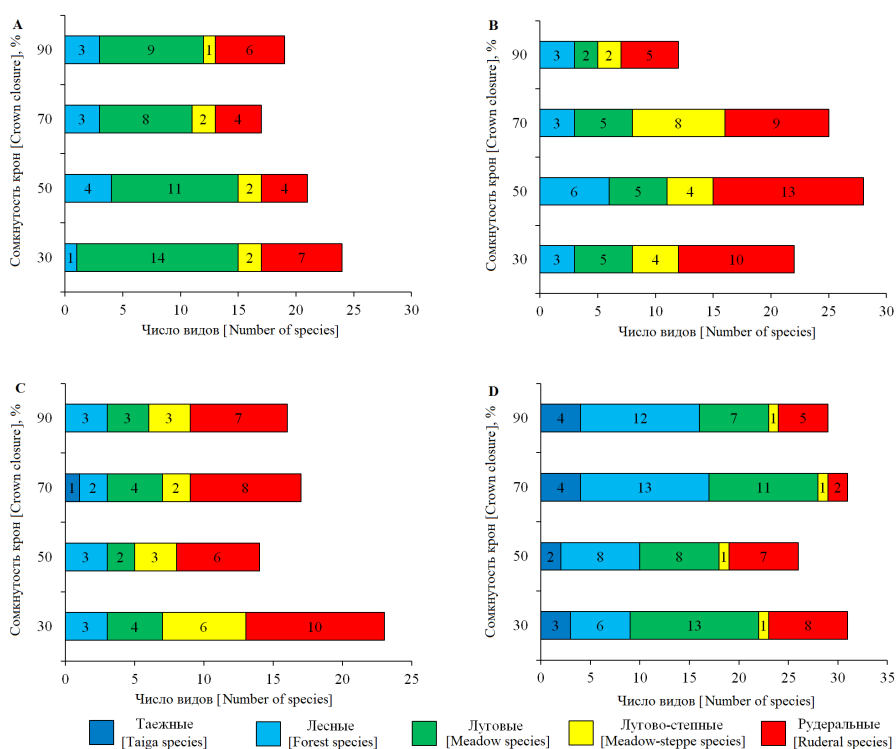


Рис. 3. Эколого-ценотические группы в составе травянистого яруса по районам: А – северный лесостепной; В – центральный остепненный, С – южный лесостепной; Д – среднегорный таежный

[Fig. 3. Proportions of ecological and cenotic groups in the grass layer for areas: A - Northern forest-steppe; B - Central steppe; C - Southern forest-steppe; D - Mid-mountain taiga]

В насаждениях СЛ первое место по количеству занимают луговые виды, составляющие в различных условиях сомкнутости крон 47,0–60,1%. На втором месте представлены рудеральные виды – 19–31,6%, лесные виды занимают третью позицию – 4,3–31,6%, затем следуют лугово-степные – 4,3–11,7%.

В ЦО преобладающей во всех вариантах сомкнутости крон является группа рудеральных видов – 35,7–44,8%. Лугово-степные, луговые и лесные виды составляют соответственно 13,7–33,3; 14,2–20,8 и 12,5–21,4%.

В насаждениях на отвалах ЮЛ отмечается аналогичная тенденция: первое место в составе травянистого яруса вне зависимости от сомкнутости крон занимают рудеральные виды – 37,5–47,0%. При 30%-ной сомкнутости крон второе место занимают луговые виды – 26,0%, далее следуют лугово-степные и лесные – 17,4 и 13,0%. При сомкнутости крон 50% и выше доля луговых видов снижается. При 70%-ной сомкнутости крон на второй план выходят лесные виды – до 23,5%, появляются таежные виды – 5,8%.

В насаждениях, расположенных в районе СГТ, на первые позиции при сомкнутости 30 и 50% выходят луговые виды – 41,9 и 30,7%, при сомкнутости 70 и 90% – лесные – 41,9 и 41,4% соответственно. Рудеральные виды занимают третью позицию – 6,4–25,8%. Во всех вариантах присутствует группа таежных видов – 7,6–13,7%.

Анализ эколого-ценотической структуры свидетельствует, что в каждом ЭГР преимущественную роль в формировании растительного покрова сосновых насаждений играет ландшафтное окружение отвалов, а сомкнутость крон имеет второстепенное значение. Высокая доля рудерального компонента, особенно в ЮЛ и ЦО, связана со значительной антропогенной трансформацией растительных сообществ в этих районах. Низкая доля рудеральных видов в СГТ, в свою очередь, объясняется относительно малой нарушенностью фитоценозов черневой тайги, окружающей отвалы. Постоянному внедрению рудеральных видов под покров лесных насаждений способствует соседство с разновозрастными участками отвалов, пребывающими (иногда длительное время) на сингенетической стадии простых растительных группировок, сформированных рудеральными раннесукцессионными видами [2].

Таким образом, в сосновых насаждениях качественные изменения эколого-ценотической структуры травянистого яруса отмечены при переходе от 30%-ной сомкнутости к 50%-ной: при сомкнутости 30% преобладает группа луговых, лугово-степных или рудеральных видов, при 50% – лесные виды становятся преобладающей группой.

Отмечено, что при увеличении сомкнутости крон общее проективное покрытие (ОПП) травянистого яруса снижается в 5–7 раз с незначительными вариациями по ЭГР: при 30%-ной сомкнутости ОПП травостоя 70–87%, 50%-ной – 30–61%, 70%-ной – 19–44%, 90%-ной – 8,5–14,5%. В сложении ОПП доли эколого-ценотических групп различаются как по ЭГР, так и по грациям сомкнутости крон (рис. 4).

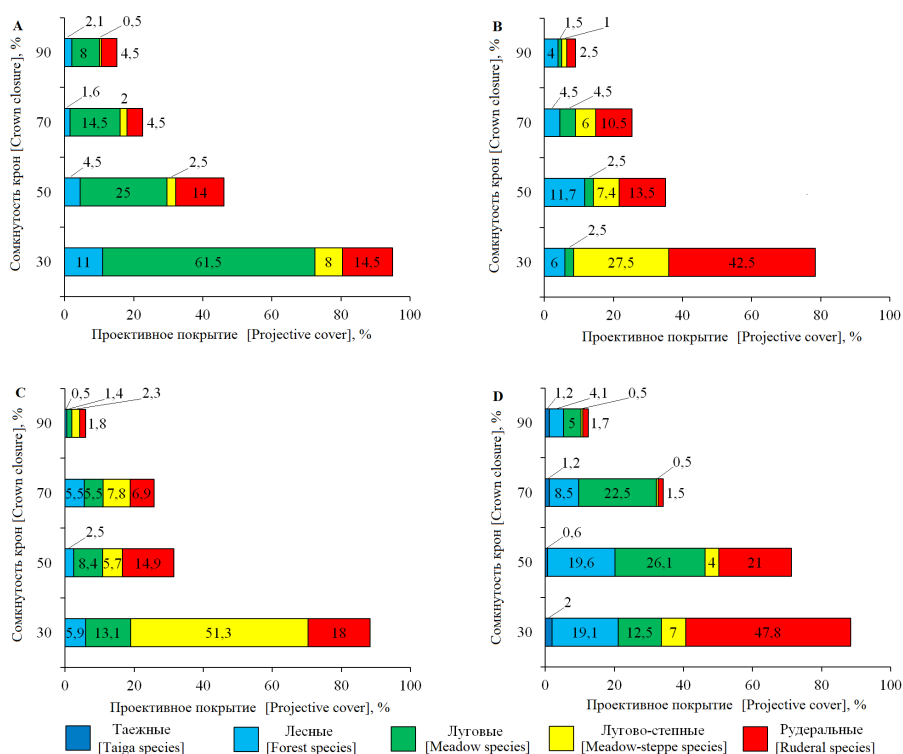


Рис. 4. Доли эколого-ценотических групп в сложении общего проективного покрытия по районам: А – северный лесостепной; В – центральный остепненный; С – южный лесостепной; Д – среднегорный таежный

[Fig. 4. Proportions of ecological and cenotic groups in the composition of the total projective cover for areas: A - Northern forest-steppe; B - Central steppe; C - Southern forest-steppe; D - Mid-mountain taiga]

В районе СЛ при 30%-ной сомкнутости максимальное проективное покрытие имеют луговые растения – 43,3%, из них доминантами выступают позднесукцессионные виды *Achillea millefolium* L. (11%), *Inula salicina* L. (10%) и *Dactylis glomerata* L. (9%) – представители зональных луговых сообществ. На втором месте следуют рудеральные виды – 22,1%, в их числе максимальное проективное покрытие имеет *Amoria hybrida* (L.) C. Presl (11%). Единичными экземплярами представлены высокорослые виды – *Artemisia sieversiana* Willd., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., *Cirsium setosum* (Willd.) Bes., *Melilotus albus* Medicus и виды нижнего подъяруса – *Taraxacum officinale* F.H. Wigg. и *Tussilago farfara* L., в совокупности составляющие не более 2% проективного покрытия. Третье место занимают лесные виды – основная доля проективного покрытия этой группы представлена мелким подростом *Pinus sylvestris* (8%).

При увеличении сомкнутости крон пропорции всех эколого-ценотических групп в СЛ сохраняются. При 50%-ной сомкнутости преобладают руде-

рал *Melandrium album* (Mill.) Gars (10%), луговые виды *Medicago lupulina* L. (5%) и *Dactylis glomerata* (4%), затем следуют *Amoria hybrida* (4%) и подрост *Pinus sylvestris* (2,5%).

При сомкнутости крон 70% на первое место выходит *Medicago lupulina* (6%), *Amoria hybrida* занимает вторую позицию (2%), возрастает значение лугового злака *Agrostis gigantea* Roth (2%), а доля *Dactylis glomerata* существенно снижается (1,5%). В травянистом ярусе обнаружен редкий галофитный вид *Gypsophila perfoliata* L. (1%), присутствие которого отмечено только на одном участке в межкروновых пространствах среднесомкнутых насаждений (местонахождение – 55°32'38"N, 86°04'05"E). Также отмечены всходы и самосев инвазионного вида *Acer negundo* L. (1,5%), как и в других градах сомкнутости, но более обильно. До стадии подроста экземпляры *Acer negundo*, очевидно, не доживают, как и в других местообитаниях отвалов, а взрослые особи вообще не встречаются.

При 90%-ной сомкнутости травянистый ярус не формируется, присутствуют вышеописанные виды с покрытием до 1% или единичными экземплярами.

В районе ЦО основу проективного покрытия малосомкнутых насаждений формируют рудеральные виды – 34,5%, из которых чаще всего доминантом выступает *Melilotus officinalis* (L.) Pall. (30%) – типичный представитель техногенной флоры Кузбасса, поселяющийся на пионерной стадии развития фитоценозов и сохраняющийся в сложных растительных группировках на отвалах в течение десятков лет [28]. Высокое проективное покрытие составляют лугово-степные виды – 32,5%, среди которых ведущую роль играют *Calamagrostis epigeios* L. (20%), распространяющийся исключительно в пределах широких окон в пологе древостоев, и *Poa angustifolia* L. (10%), который, напротив, растет преимущественно в подкروновых пространствах при достаточной освещенности. Из видов степного разнотравья с долей проективного покрытия до 1% присутствуют *Artemisia glauca* Pall. ex Wil, *Fragaria viridis* Weston, *Plantago urvillei* Opiz, *Centaurea scabiosa* L. – характерные виды сложных растительных группировок отвалов. Значительная доля проективного покрытия лесных видов – 16,5% – обусловлена высокой встречаемостью мелкого и среднего подроста *Pinus sylvestris* (15%), остальные виды этой группы – *Crepis lyrata* (L.) Froel., *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm., самосев *Padus avium* Mill. – присутствуют спорадически.

В насаждениях с 50%-ной сомкнутостью крон ОПП травянистого яруса снижается на треть – 61% за счет уменьшения доли проективного покрытия рудеральных видов до 12,9%, в их составе *Convolvulus arvensis* L. (5%), *Melilotus officinalis* (2,7%) и *Tussilago farfara* (1%). Доля лугово-степных видов в составе травостоя не снижается – 32,1%, так как за счет увеличения площади подкروновых пространств при несущественном снижении их освещенности возрастает проективное покрытие *Poa angustifolia* (23,3%). В составе доминантов сохраняют позиции *Calamagrostis epigeios* (8,3%) и

мелкий подрост *Pinus sylvestris* (10%). Среди луговых видов выделяются *Vicia sepium* L. (2%) и *V. cracca* L. (1%).

При сомкнутости крон 70% в ЦО общее проективное покрытие составляет 44,5%. В составе доминантов вновь возрастает проективное покрытие *Melilotus officinalis* (15%), произрастание которого приурочено к прикромовым пространствам с высокой увлажненностью, что также связано с приспособительной реакцией этого вида к воздействию фитогенных полей взрослых особей *Pinus sylvestris* [29]. Среди лугово-степных видов сохраняется роль *Poa angustifolia* (10%) в подкромовых пространствах и *Calamagrostis epigeios* (2%) в прикромовых. Проективное покрытие мелкого подроста *Pinus sylvestris* составляет 3%.

Насаждения с 90%-ной сомкнутостью крон мертвопокровные, проективное покрытие 1–2% формируют только *Poa angustifolia* и мелкий подрост и самосев *Pinus sylvestris*, остальные виды представлены единично в том же составе, что и в насаждениях с меньшей сомкнутостью крон.

В районе ЮЛ при сохранении высокого проективного покрытия лугово-степных и рудеральных видов отмечено существенное увеличение проективного покрытия лесного компонента. При сомкнутости крон 30% проективное покрытие лугово-степных видов составляет 40,3%, в их составе преобладают *Calamagrostis epigeios* (34%) и *Phlomis tuberosa* (L.) Moench (6%). Основу проективного покрытия рудеральных видов также составляют *Melilotus officinalis* (14,5%), *Artemisia sieversiana* Willd. (1%), остальные виды этой группы – *Cirsium setosum*, *Linaria vulgaris* L., *Crepis tectorum* L., адвентивный вид *Solanum kitagawae* Schonb.-Tem. и др. – присутствуют единично и в совокупности закрывают 1,5%. Проективное покрытие лесных видов составляет 22,5%, из них ведущая роль принадлежит *Myosotis imitata* Serg. (7,7%), самосеву *Betula pendula* (7,5), которые расселяются на открытых участках, мелкому и среднему подросту *Pinus sylvestris* (6%), локализованному главным образом в подкромовых зонах. Участие луговых видов в проективном покрытии составляет 7%, из них преобладают *Achillea millefolium* (5%) и *Artemisia vulgaris* L. (1%), единичные экземпляры – *Dactylis glomerata*, *Geranium pratense* и *Verbascum thapsus* L.

В насаждениях с 50%-ной сомкнутостью крон ОПП снижается в 3 раза и составляет 30,5%. Почти половину его составляют рудеральные виды, из которых резко преобладает *Anthemis subtinctoria* Dobrocz. (13,5%), произрастающая в межкромовых пространствах, остальные виды присутствуют в прежнем составе, доля каждого составляет не более 1%. Второе место по проективному покрытию занимают лесные виды – 9%, среди которых существенно возрастает участие *Fragaria vesca* L. (5%), являющейся безусловным доминантом в подкромовых пространствах; доли *Pinus sylvestris* (3%) и *Betula pendula* (1%) уменьшаются за счет резкого снижения габитуса и жизненного состояния экземпляров. Проективное покрытие *Calamagrostis*

epigeios снижается до 4,5% – как и в районе ЦО, он присутствует только в межкروновых пространствах.

При сомкнутости крон 70% соотношение эколого-ценотических групп в сложении травостоя сохраняется. В подкروновых пространствах доминантами напочвенного покрова становятся *Fragaria vesca* (5%), проективное покрытие которой не снижается, и *Poa angustifolia* (3%), участие которого по сравнению с грациями меньшей сомкнутости возрастает. Существенное увеличение участия отмечено у *Geranium pratense* L. (4%), которая совместно с *Melilotus officinalis* (3%) формирует проективное покрытие прикروновых зон. Самосев и подрост *Pinus sylvestris* покрывает 1% общей площади, остальные виды представлены единичными экземплярами. Кроме того, в подкروновых пространствах встречаются представители таежной эколого-ценотической группы – *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb. в виде подроста высотой до 50 см.

В насаждениях с сомкнутостью крон 90% наибольшее участие в травостое принимают *Melilotus officinalis* (2,5%) и *Convolvulus arvensis* (2%); с проективным покрытием до 1% представлены *Dactylis glomerata*, *Geranium pratense*, *Fragaria vesca*, единично присутствует *Abies sibirica*. Подрост, самосев и всходы *Pinus sylvestris* представлены единично. На одном из исследуемых участков впервые для отвалов Кузбасса обнаружено несколько экземпляров *Neottiantha cuculata* (L.) Schltr. – вид занесен в Красные книги Российской Федерации и Кемеровской области (местонахождение – 53°39'37"N, 86°55'34"E).

В СГТ районе в насаждениях с сомкнутостью крон 30% основу проективного покрытия травостоя составляют растения рудеральной группы – 47,5%: *Melilotus officinalis* (30%), *Sonchus arvensis* L. (5%), *Taraxacum officinale* (5%), *Dracocephalum nutans* L. (2%), *Cirsium vulgare* (1%), *Pastinaca sylvestris* Mill. (1%), остальные – менее 1% или представлены единично. Второе место занимают луговые виды – 12,5%: *Hieracium umbellatum* L. (5%), *Achillea millefolium* (2%), *Lathyrus pratensis* L. (1%). Третья группа – лесные виды – 10%, из них преобладает *Fragaria vesca* (5%), в межкروновых пространствах присутствуют *Rubus idaeus* L. (2%) и возобновление *Populus tremula* L. (2%), остальные – единично. Группа лугово-степных видов представлена в подкروновых зонах, преобладает *Poa angustifolia* (7%). Таежные виды не отмечены. Средний подрост *Pinus sylvestris* присутствует единично.

В средне- и высокосомкнутых насаждениях по проективному покрытию преобладают лесные виды, затем следуют луговые и рудеральные. При 50%-ной сомкнутости крон лесные виды занимают 17,2%, из них преобладают *Prunella vulgaris* L. (10%), *Fragaria vesca* (2%), всходы и самосев *Betula pendula* и *B. pubescens* Ehrh. (в совокупности – 2%) и *Sorbus sibirica* (2%). В подкroновом пространстве обнаружено несколько экземпляров *Platanthera bifolia* (L.) Rich и *Athyrium filix-femina* (L.) Roth ex Mert. Проективное покрытие луговых видов составляет 14%, из них преобладают *Dactylis glomerata* (4%),

Hieraceum umbellatum L. (2%), *Trifolium pratense* L. (2%), в подкроновых пространствах произрастает *Agrostis gigantea* (4%). Группу рудеральных видов – 8% – составляют: *Amoria hybrida* (2%), *Cirsium setosum* (2%), *Melilotus albus* (2%), *Tussilago farfara* (2%), остальные – единично. Из лугово-степных видов отмечены *Plantago media* L. (2%), *Tanacetum vulgare* L. (1%) и *Galium verum* (1%). Таяжные виды представлены экземплярами *Abies sibirica* и *Picea obovata* (со встречаемостью 5–10%) и единичными куртинами мелкого подроста *Pinus sibirica* Du Tour зоохорного происхождения.

При 70%-ной сомкнутости крон лесные виды составляют 7%, из них по 1% имеют *Prunella vulgaris*, *Rubus idaeus*, самосев и мелкий подрост *Betula pubescens* и *Salix caprea* в угнетенном состоянии, единичными экземплярами представлены виды, встречающиеся на участках предыдущей градации. Из луговых преобладает *Agrostis gigantea* (2%), из рудеральных – *Amoria hybrida* (1%). Отмечен краснокнижный вид *Orthilia obtusata* (Turcz) Н. Нара – единственный из всех обнаруженных нами травянистых таяжных видов – в виде микрогруппировки, состоящей из 8–10 экземпляров (местонахождение – 53°40'06"N, 88°03'33"E). Единично присутствуют лесные виды *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Carex macroura* Meinsh., *Cerastium holosteoides* Fries.

В насаждениях с сомкнутостью крон 90% максимальное обилие (по 1% каждый) выражено у *Amoria hybrida*, *Agrostis gigantea* и *Epilobium palustre* L., произрастание которых приурочено к окнам в лесном пологе. В подкроновом пространстве отмечено присутствие *Gnaphalium sylvaticum* L. (0,5%), *Athyrium filix-femina* (единично), самосева и мелкого подроста *Sorbus sibirica* (1%) в виде куртин по 3–14 экземпляров, *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* (единично). Всходы и самосев *Pinus sylvestris* также представлены единично, подрост отсутствует.

Таким образом, соотношение проективных покрытий эколого-ценологических групп и отдельных видов в целом свидетельствует о зональной направленности формирования травянистого яруса, которую определяет растительное окружение отвалов: в СЛ преобладают луговые виды, в ЦО – лугово-степные, в ЮЛ – лугово-степные и лесные, в СГТ – лесные. В то же время в разреженных насаждениях ведущая роль принадлежит интразональному компоненту – рудеральной растительности. Максимальное распространение среди видов этой группы принадлежит *Melilotus officinalis*, который поселяется еще на стадии пионерных растительных группировок. Этот вид обладает выраженной приспособительной реакцией по отношению к фитогенному полю сосны обыкновенной [29], вследствие которой он занимает экологическую нишу прикroновых зон насаждений, где большинство других видов представлено единичными экземплярами, и способен в течение длительного времени сохраняться в составе травостоя на протяжении нескольких стадий растительных сукцессий. Другие виды-рудералы с широкой экологической амплитудой, способные долго удерживать свои по-

зиции в ходе восстановительных сукцессий: *Artemisia sieversiana*, *Cirsium setosum*, *Lactuca serriola*, *Sonchus arvensis*, *Tussilago farfara* и др. – в структуре напочвенного покрова сосновых насаждений принимают второстепенное участие, происходит их замещение видами зональных сообществ.

Высокое проективное покрытие *Calamagrostis epigeios* в разреженных насаждениях ЮЛ и ЦО следует рассматривать как начальный этап развития фитоценозов. Хотя этот вид и относится к лугово-степной эколого-ценотической группе, доминирование представителей рода *Calamagrostis* в лесных сообществах является характерным признаком инициальной стадии восстановительных сукцессий [30]. В то же время в насаждениях с сомкнутостью крон 50% и более *Calamagrostis epigeios* не выдерживает воздействия фитогенных полей сосны, что также свидетельствует о переориентировании направления развития сообществ средне- и высокосомкнутых насаждений с лугового или лугово-степного на лесное. Некоторые лугово-степные виды, в частности, виды рода *Poa* L., положительно реагируют на присутствие фитогенных полей сосны в условиях малой и средней сомкнутости и формируют высокое проективное покрытие в подкروновых пространствах, что позволяет говорить о длительном сосуществовании степной и лесной растительности и формировании в степных экотопах сообществ сосны обыкновенной со степным травостоем в травянистом ярусе, что характерно, например, для ленточных боров степной зоны [31].

Как известно, в естественных сосновых лесах смыкание древесного полога приводит к существенным перестройкам в количественном соотношении растений, тогда как видовое разнообразие и состав доминантов сохраняются [32]. В сосновых насаждениях на отвалах преобладание проективных покрытий лесных видов отмечено только в СГТ, что в целом соответствует зональной направленности эндоэкогенетических сукцессий. Наличие выраженного проективного покрытия самосева и подроста древесных видов в СГТ также свидетельствует о лесной направленности формирования ценозов. В лесостепных ЭГР, однако, рост числа травянистых лесных видов, выраженный во всех ЭГР при сомкнутости крон 50% и выше, свидетельствует о том, что в будущем доля участия лесных видов в сложении напочвенного покрова средне- и высокосомкнутых насаждений может существенно вырасти и привести к формированию лесных экосистем в этих районах.

Важнейшей количественной характеристикой живого напочвенного покрова, аккумулирующей влияние вида-эдификатора, является величина живой надземной фитомассы. Эта величина в целом повторяет динамику общего проективного покрытия – по грациям сомкнутости крон различия величины надземной фитомассы отмечаются в существенно большей степени, чем по ЭГР (табл. 3). Так, при 30%-ной сомкнутости живая надземная фитомасса варьирует в пределах 284–471 г/м², при 50%-ной – 69–148 г/м², при 70%-ной – 24–73 г/м², при 90%-ной – менее 10 г/м² или отсутствует. В наименее увлажненном ЦО величина надземной фитомассы во всех града-

циях сомкнутости существенно выше, чем в других ЭГР, вследствие преобладания в ее структуре высокопродуктивного *Calamagrostis epigeios*, а возможно и вследствие улучшения и водного режима под покровом сосняков.

Таблица 3 [Table 3]

Величина живой надземной фитомассы в воздушно-сухом состоянии, г/м²
[The quantity of the living above-ground phytomass in the air-dry state, g/m²] (M±m)

Сомкнутость крон, % [Crown closure, %]	Северный лесостепной район [Northern forest-steppe area]	Центральный остепненный район [Central steppe area]	Южный лесостепной район [Southern forest-steppe area]	Среднегорный таежный район [Mid-mountain taiga area]
0	276,4±64,3	473,9±40,5	213,8±51,1	345,7±53,8
30	380,2±98,2	471,8±96,0	284,7±22,2	443,7±49,5
50	125,4±13,9	145,4±17,2	69,9±39,3	148,2±15,1
70	73,3±19,4	70,5±11,0	24,4±13,7	31,7±13,9
90	< 10–0	< 10–0	< 10–0	< 10–0

Существенную роль в сложении живого напочвенного покрова насаждений играют сообщества мхов. Всего под покровом насаждений обнаружено 7 видов, из них *Ceratodon purpureus* Brid., *Brachythecium velutinum* (Hedw.) Schimp. и *Bryum argenteum* Hedw. в том или ином соотношении встречаются в СЛ, ЦО и ЮЛ. *Politrichum juniperinum* Hedw., *Brachythecium salebrosum* (F. Weber & D. Mohr) Bruchet al., *Ceratodon purpureus*, *Eurhynchium hians* (Hedw.) San de Lac., *Niphotrichum canescens* (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra представлены в СГТ. *Ceratodon purpureus* – наиболее распространенный вид-космополит, встречающийся во всех ЭГР, при сомкнутости крон 30–50% формирует мозаичное проективное покрытие величиной 20–50%, которое увеличивается пропорционально общему увлажнению ЭГР, при сомкнутости крон 70–90% в СЛ, ЦО и ЮЛ образует сплошной моховой ярус в наиболее увлажненных межкрупных пространствах. В подкрупных пространствах покров *Ceratodon purpureus* сменяется подстилкой, состоящей преимущественно из опада хвои. *Brachythecium velutinum* чаще встречается в СЛ и почти исключительно поселяется на камнях в приствольных зонах в виде латок размером 10–30 см.

В межкрупных пространствах средне- и высокосомкнутых насаждений в СГТ моховой покров мозаичен по видовому составу, его основу составляют *Bryum argenteum*, *Politrichum juniperinum* и *Brachythecium salebrosum*. *Ceratodon purpureus* встречается реже, чем в лесостепных ЭГР, в виде вкраплений, а при высокой сомкнутости, благодаря повышенному дождевому стоку, обильно покрывает нижнюю часть стволов деревьев до высоты 0,5 м. *Eurhynchium hians* присутствует фрагментарно на обломках невыветрелых песчаников выше уровня почвы. *Niphotrichum canescens* спорадически присутствует в виде пятен в межкрупных пространствах малосомкнутых на-

саждений, на поверхностях, лишенных сплошного травянистого покрова и опада – в основном, крупноразмерных элювиоземах, формирует сплошной покров высотой до 15 см.

Эколого-ценотическая роль проективного покрытия мхов в сосновых насаждениях может рассматриваться с нескольких позиций. С одной стороны, высокая потребность большинства видов мхов в воде свидетельствует об устойчивом водном режиме под покровом насаждений. Мхи являются одними из первых высших растений, поселяющихся на литогенных поверхностях, лишенных растительного покрова, они принимают участие в первичных сукцессиях и обеспечивают первоначальное накопление органического материала [33]. С другой стороны, увеличение доли проективного покрытия мохового яруса служит индикатором замедления биокруговорота в местообитаниях отвалов [34]. Таким образом, наличие развитого мохового покрова в условиях средней и высокой сомкнутости крон в лесостепных районах и в ряде случаев при малой сомкнутости крон деревьев на отвалах черневой тайги свидетельствует о направленном лесном, но замедленном протекании под покровом сосновых насаждений эндозоогенетических растительных сукцессий.

Выводы

1. Формирование живого напочвенного покрова сосновых насаждений на отвалах угольной промышленности протекает под влиянием зональных особенностей. Фактор растительного окружения играет первостепенную роль в формировании структуры и видового состава. Сомкнутость крон насаждений определяет количественные признаки: проективное покрытие и фитомассу.

2. В среднегорном таежном районе происходит поселение сопутствующих древесных пород под полог сосны, прослеживается исключительно лесная направленность эндозоогенетических сукцессий. Виды зональной флоры в целом преобладают во всех грациях сомкнутости крон. В сомкнутых насаждениях обнаружены редкие и исчезающие виды, занесенные в Красную книгу.

3. В лесостепных районах существенна роль рудерального компонента. В сомкнутых насаждениях наблюдается мезофитизация местообитаний, однако группа лесных видов как по количеству, так и по проективному покрытию не выделяется на фоне остальных эколого-ценотических групп.

4. Высокая мозаичность травянистого покрова обусловлена факторами эндозоогенеза, под действием которых внешние, прикромовые и подкромовые пространства обладают специфичным составом доминантов.

Литература

1. Беляева Н.В., Пакконен Н.А. Структура живого напочвенного покрова после добровольно-выборочных и равномерно-постепенных рубок // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2010. № 26. С. 3–10.

2. Манаков Ю.А. Парциальные флоры техногенных экотопов Кузбасса // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 9 (103). С. 104–109.
3. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 2. С. 176–192.
4. Журавлева Е.Н., Ипатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. 2012. Серия 3, Биология. Вып. 2. С. 3–12.
5. Gorelov A.M. The role of phytogenous field in the formation of woody plants space structure// Modern Phytomorphology. 2012. № 1. P. 137–141.
6. Трещевская Э.И., Андриющенко П.Ф., Боев В.Е., Дюков А.Н., Панков Я.В. Роль сосны обыкновенной при лесной рекультивации нарушенных земель // Сосновые леса России в системе многоцелевого лесопользования : материалы науч. конф. Воронеж, 1993. С. 106–108.
7. Чибрик Т.С., Лукина Н.В., Филимонова Е.И., Глазырина М.А. Структура и динамика лесных фитоценозов на нарушенных промышленностью землях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1–5. С. 1403–1406.
8. Wade G.L. Grass competition and establishment of native species from forest soil seed banks // Landscape and Urban Planning. 1989. № 17. P. 135–149.
9. Skousen J., Zipper C., Burger J., Barton Ch., Angel P. Selecting materials for mine soil construction when establishing forests on Appalachian mine sites // Forest Reclamation Advisory. 2011. № 8. P. 1–8.
10. Залесов С.В., Оплетаев А.С., Терин А.А. Формирование искусственных насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на рекультивированном золоотвале // Аграрный вестник Урала. 2016. № 150 (8). С. 15–23.
11. Burger J.A. Reforestation Guidelines for Unused Surface Mined Lands in the Eastern United States // Virginia Cooperative Extension. 2011. PP. 460–144.
12. Панков Я.В., Гончаров А.Б., Голядкина И.В., Чуев С.А. Биологическое разнообразие как основа лесной рекультивации нарушенных ландшафтов // Биологическое разнообразие как основа существования и функционирования естественных и искусственных экосистем. М., 2015. С. 108–113.
13. Костина Е.Э. Формирование живого напочвенного покрова на отвалах пустой породы Костомукшского горнообогатительного комбината (Республика Карелия) // Антропогенная трансформация природной среды. 2013. № 1. С. 105–109.
14. Седых В.Н. Техногенные леса на нарушенных землях Западной Сибири // Сибирский лесной журнал. 2016. № 2. С. 43–50.
15. Уфимцев В.И. Современное состояние и основные проблемы лесной рекультивации в Кузбассе // Известия Иркутского государственного университета. 2013. № 3. С. 63–69.
16. Экологическая карта Кемеровской области. Масштаб 1:500 000. М. : Федеральная служба геодезии и картографии России, 1995.
17. Курачев В.М., Андрюханов В.А. Классификация почв техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2002. № 3. С. 255–261.
18. Полевая геоботаника / ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагин. М., Л., 1976. Т. 5. 320 с.
19. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
20. Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А. и др. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии // Arctoa. 2006. Т. 15. С. 1–130.
21. Двораковский М.С. Экология растений. М. : Высшая школа, 1983. 190 с.
22. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М. : Наука, 1978. 212 с.

23. Ковылина О.П., Ковылин Н.В., Сухенко Н.В. Развитие травянистой растительности в позахщитных полосах разного породного состава в условиях Ширинской степи Хакасии // Сибирский экологический журнал. 2009. № 5. С. 673–680.
24. Стрельникова Т.О., Манаков Ю.А. Особенности флоры отвалов угольных разрезов Кемеровской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 2 (10). С. 44–57.
25. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
26. Hammer Ø., Harper D.A. T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4 (1). URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (дата обращения: 10.12.2016).
27. Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Снытко В.А., Дубынина С.С., Копотева Т.А., Магомедова Л.Н., Миронычева-Токарева Н.П., Нефедьева Л.Г., Семенюк Н.В., Тишков А.А., Ти Т., Хакимзянова Ф.И., Шагохина Н.Г., Шмакова Е.И. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск : Наука, 1988. 134 с.
28. Манаков Ю.А., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н. Формирование растительного покрова в техногенных ландшафтах Кузбасса. Новосибирск : Изд-во Сибирского отделения Российской академии наук, 2011. 167 с.
29. Ufimtsev V.I., Belanov I.P., Kupriyanov O.A. Ecological-cenotic role of phytogenous fields of Scots pine on coal dumps // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, is. 1. PP. 140–149. doi: [10.15372/SEJ20160116](https://doi.org/10.15372/SEJ20160116)
30. Ковалева Н.М., Жила С.В., Иванова Г.А. Формирование живого напочвенного покрова на начальной стадии пирогенной сукцессии в сосняках Нижнего Приангарья // Хвойные бореальной зоны. 2012. № 3–4. С. 265–269.
31. Куприянов А.Н., Заблоцкий В.И., Хрусталева И.А., Стрелковский А.Н. Типы леса и лесорастительные условия юго-западной части ленточных боров // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2004. № 10. С. 3–11.
32. Комарова Т.А. Изменение синузильной структуры кустарничково-травяного яруса в ходе послепожарных сукцессий // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 6. С. 86–95.
33. Бойко М.Ф. Мохообразные начальных стадий первичных сукцессий на субстратах антропогенного происхождения // Экология. 1991. № 2. С. 21–25.
34. Беляева Н.В., Грязькин А.В., Нгуен Т.Т.Х. Видовое разнообразие живого напочвенного покрова и подлеска на парцеллярном уровне // Научное обозрение. 2013. № 5. С. 13–19.

*Поступила в редакцию 16.02.2018 г.; повторно 07.05.2018 г.;
принята 27.09.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.*

Авторский коллектив:

Уфимцев Владимир Иванович – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории рекультивации и биомониторинга, Федеральный исследовательский центр угля и углехимии СО РАН (650065, Россия, г. Кемерово, пр-т Ленинградский, 10).

E-mail: uwuy@gmail.com

Стрельникова Татьяна Олеговна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологической оценки и управления биоразнообразием, Федеральный исследовательский центр угля и углехимии СО РАН (650065, Россия, г. Кемерово, пр-т Ленинградский, 10).

E-mail: strelnikova21@yandex.ru

Куприянов Олег Андреевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории экологической оценки и управления биоразнообразием, Федеральный исследовательский центр угля и углехимии СО РАН (650065, Россия, г. Кемерово, пр-т Ленинградский, 10).

E-mail: kuproa@gmail.com

For citation: Ufimtsev VI, Strelnikova TO, Kupriyanov OA. Structure of the living ground cover in pine forests on dumps of Kuzbass. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:36-58. doi: 10.17223/19988591/44/3 In Russian, English Summary

Vladimir I Ufimtsev, Tatiana O Strelnikova, Oleg A Kupriyanov

Kuzbass Botanical Garden, Institute of Human Ecology, Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Kemerovo, Russian Federation

Structure of the living ground cover in pine forests on dumps of Kuzbass

Revegetation of extensive damaged lands is a serious problem for areas of the Kuznetsk coal basin (Western Siberia). We considered the features of the living ground cover formation in pine plantings in the areas of mine dumps restoration. We conducted studies in 4 ecological and geographic zones: mid-mountain taiga, southern forest-steppe, northern forest-steppe and central steppe (here, the zones are presented according to the level of hydrothermic coefficient reduction). The aim of the research was to study the structure of the lower vegetative layer of age class II in pine stands growing on coal industry dumps.

The even-aged homotypical pine stands, category I of the general vital state and bonitet classes I-II, were the objects of the research. Tests in 5-fold frequency were carried out; in four variants of crown closure, from 30 to 90%, with a step of 20% (See Table 1). We analyzed such parameters as taxonomic structure and projective cover of grass layer and moss layer, ecological and ecological and cenotic structures, and the weight of the living ground mass. Accumulation and data processing of field studies (2014-2015) were carried out by means of application programs IBIS and PAST.

95 species, 77 genera and 28 families of higher vascular plants make the taxonomic wealth of the studied territory. There are 89 angiospermous species, 4 gymnospermous species and 2 species of vascular cryptogam plants among them (See Table 2). The variants of the mid-mountain taiga ecological and geographic region are leading in the absolute number of species (58), exceeding other regions in this factor 1.5 times. The analysis of taxonomic structure shows that plant associations of pine plantings are in a dynamic status. A strong Asteraceae predominance (25% of species composition), the growth of Fabaceae rank, and the lowering of Poaceae rank (in comparison with natural meadow and forest communities) indicate this. Fabaceae predominance can be a feature of mesophytization of ecotops at restoration sections (in comparison with open spaces of dumps). The differences in floristic composition of plantings are a consequence of zonal features (See Fig. 1). In general, the low measure of similarity between variants demonstrates predominance of the randomness factor in case of the settlement of grass types, a dynamic status of phytocenoses of pine plantings, and the initial stage of their evolution. There are 3 groups in the ecological structure which reflect the relation of species to moistening: xerophytes, mesoxerophytes, and mesophytes (See Fig. 2). Specific zonal features of species composition of the studied regions show the data of ecological and cenotic analysis (See Fig. 3 and 4), however unification of the appearance of grass stands occurs due to a high role of ruderal species, especially in little closed stands (crown closure is 30-50%). The important quantitative feature of the living ground cover which reflects the impact of an edificator plant is the size of living above-ground phytomass. On the whole, this characteristic repeats the dynamics of the total projective cover. The crown closure has a much stronger influence on the size of the above-ground phytomass than the ecological and geographic location of the research area (See Table 3). The essential role in composing the living ground

cover of plantings belongs to moss communities. In total, 7 species are found under the cover of plantings, *Ceratodon purpureus* is the most widespread cosmopolitan species. Formation of the living ground cover of pine plantings on coal industry dumps is influenced by zonal features. The factor of vegetative environment plays a predominant role in the formation of the structure and species composition. The crown closure of plantings defines quantitative characteristics: projective cover and phytomass.

The paper contains 3 Tables, 4 Figures and 34 References.

Key words: *Pinus sylvestris*; dumps, crown closure; phytocenosis; endoecogenesis.

Funding: The research was carried out within the state assignment of the Federal Agency of Scientific Organisations of Russia No 0352-2016-0002, state registration number 17-117041410053-1

References

1. Belyaeva NV, Pakkonen NA. Struktura zhivogo napochvennogo pokrova posle dobrovol'no-vyborochnykh i ravnomerno-postepennykh rubok [Structure of the living ground cover after voluntary selective and uniformly gradual felling]. *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa = Current Problems of the Forest Complex*. 2010;26:3-10. In Russian
2. Manakov YuA. Partsiyal'nye flory tekhnogennykh ekotopov Kuzbassa [Partial floras of industrial ecotopes of Kuzbass]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta = Vestnik of the Orenburg State University*. 2009;9(103):104-109. In Russian
3. Lebedeva VKh, Tikhodeeva MYu, Ipatov VS. Estimation of tree layer influence on soil cover plants species in bilberry-moss pine forest. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2006;91(2):176-192. In Russian, English Summary
4. Zhuravleva EN, Ipatov VS, Lebedeva VKh, Tikhodeeva MYu. Vegetation changes in meadows under the influence of Scotts pine (*Pinus sylvestris* L.). *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 3. Biologiya = Vestnik of Saint-Petersburg State University. Series 3. Biology*. 2012;2:3-12. In Russian
5. Gorelov AM. The role of phylogenous field in the formation of woody plants space structure. *Modern Phytomorphology*. 2012;1:137-141.
6. Treshchevskaya EI, Andryushchenko PF, Boev VE, Dyukov AN, Pankov YaV. Rol' sosny obyknovennoy pri lesnoy rekul'tivatsii narushennykh zemel' [Role of the Scots pine in restoration of disturbed lands]. In: *Sosnovye lesa Rossii v sisteme mnogotsелевого lesopol'zovaniya. Materialy nauch. konf. [Pine stands of Russia in the system of multi-purpose forest exploitation. Proc. of the Sci. Conf. (Voronezh, Russia, 29 September-01 October, 1993). Lozovoy AD, editor. Voronezh: Voronezh State University of Forest and Technologies named after GF Morozov Publ.; 1993. pp. 106-108. In Russian*
7. Chibrik TS, Lukina NV, Filimonova EI, Glazyrina MA. The structure and dynamics of forest phytocenosis on the disturbed industrial lands. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1-5):1403-1406. In Russian
8. Wade GL. Grass competition and establishment of native species from forest soil seed banks. *Landscape and Urban Planning*. 1989;17:135-149.
9. Skousen JG, Zipper CE, Burger JA, Barton CD, Angel PN. Selecting materials for mine soil construction when establishing forests on Appalachian mine sites. *Forest Reclamation Advisory*. 2011;8:1-8. [Electronic resource]. Available at: https://arri.osmre.gov/FRA/Advisories/FRA_No.8%20Soil%20Materials.pdf (access 12.02.2018)
10. Zalesov SV, Opletaev AS, Terin AA. Formation of artificial plantations of pine (*Pinus sylvestris* L.) during the remediation of the ash dump. *Agrarnyy vestnik Urala = Agrarian Bulletin of the Urals*. 2016;150(8):15-23. In Russian, English Summary
11. Burger JA, Zipper CE. Reforestation guidelines for unused surface mined lands in the Eastern United States. In: *Virginia Cooperative Extension*. Virginia: Virginia Polytechnic

- Institute and State University Publ.; 2011. pp. 460-144. [Electronic resource]. Available at: <https://www.prp.cses.vt.edu/Update-PrePubs/460-144-prepub.pdf> (access 12.02.2018)
12. Pankov YaV, Goncharov AB, Golyadkina IV, Chuev SA. Biologicheskoe raznoobrazie kak osnova lesnoy rekul'tivatsii narushennykh landshaftov [Biological diversity as the basis for forest restoration of disturbed landscapes]. In: *Biologicheskoe raznoobrazie kak osnova sushchestvovaniya i funktsionirovaniya estestvennykh i iskusstvennykh ekosistem*. Materialy nauch. konf. [Biological diversity as the basis for the existence and functioning of natural and artificial ecosystems. Proc. of a Sci. Conf. (Voronezh, Russia, 08-10 June, 2015)]. Moscow: Istoki Publ.; 2015. pp. 108-113. In Russian
 13. Kostina EE. The formation of the living ground cover on the waste dumps of the Kostomuksha mining and processing plant (Republic of Karelia). *Antropogennaya transformatsiya prirodnoy sredy = Anthropogenic Transformation of the Environment*. 2013;1:105-109. In Russian
 14. Sedykh VN. Technogenic forests on the disturbed lands of Western Siberia. *Sibirskiy Lesnoj Zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2016;2:43-50. In Russian
 15. Ufimtsev VI. Problems of reforestation in Kuzbass. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya. Ekologiya" = The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Biology. Ecology"*. 2013;3:63-69. In Russian
 16. *Ekologicheskaya karta Kemerovskoy oblasti* [Ecological map of the Kemerovo region]. Scale 1:500000. Barannik LP, editor. Moscow: Federal Agency of Geodesy and Cartography of Russia; 1995. In Russian
 17. Kurachev VM, Androkhonov VA. Klassifikatsiya pochv tekhnogennykh landshaftov [Classification of soils of technogenic landscapes]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2002;3:255-261. In Russian
 18. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Vol. 5. Lavrenko EM, Korchagin AA, editors. Moscow: RS USSR Publ.; 1976. 320 p. In Russian
 19. Czerepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 992 p. In Russian
 20. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130.
 21. Dvorakovskiy MS. Ekologiya rasteniy [Plant Ecology]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1983. 190 p. In Russian
 22. Mirkin BM, Rozenberg GS. Fitocenologiya. Principy i metody [Phytocenology. Principles and methods]. Moscow: Nauka Publ.; 1978; 212 p. In Russian
 23. Kovylyina OP, Kovylin NV, Suhenko NV. Development of grass vegetation in field-protective belts of different species composition under the conditions of the Shira Steppe in Khakasia. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2009;16(5):673-680. In Russian
 24. Strelnikova TO, Manakov YuA. Features of coal mines dumps flora of Kemerovo region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;2(10):44-57. In Russian
 25. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Text-book]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
 26. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. Paleontological statistics software package for education and data analysis. Vol. 4. In: *Palaeontologia Electronica*. 2001;4(1):1-9. [Electronic resource]. Available at: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (accessed 10.12.2016).
 27. Titlyanova AA, Bazilevich NI, Snytko VA, Dubynina SS, Kopoteva TA, Magomedova LN, Mironycheva-Tokareva NP, Nefed'eva LG, Semenyuk NV, Tishkov AA, Ti T, Khakimzyanova FI, Shatokhina NG, Shmakova EI. Biologicheskaya produktivnost'

- travyanykh ekosistem. Geograficheskie zakonomernosti i ekologicheskie osobennosti [Biological productivity of grass ecosystems. Geographical patterns and ecological features]. Il'in VB, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 134 p. In Russian
28. Manakov YuA, Strel'nikova TO, Kupriyanov AN. Formirovanie rastitel'nogo pokrova v tekhnogennykh landshaftakh Kuzbassa [Formation of vegetation in man-made landscapes of Kuzbass]. Mironova SA, editor. Novosibirsk: Siberian Branch of the RAS Publ.; 2011. 166 p. In Russian
29. Ufimtsev VI, Belanov IP, Kupriyanov OA. Ecological-cenotic role of phytogenous fields of Scots pine on coal dumps. *Contemporary Problems of Ecology*. 2016;9(1):140-149. doi: [10.15372/SEJ20160116](https://doi.org/10.15372/SEJ20160116)
30. Kovaleva NM, Zhila SV, Ivanova GA. Formirovanie zhivogo napochvennogo pokrova na nachal'noy stadii pirogennoy suksessii v sosnyakh Nizhnego Priangar'ya [Formation of live ground cover at the initial stage of pyrogenic succession in pine forests of the Lower Angara region]. *Khvoynye boreal'noy zony = Conifers of the Boreal Area*. 2012;3-4:265-269. In Russian
31. Kupriyanov AN, Zablotkiy VI, Khrustaleva IA, Strelkovskiy AN. Tipy lesa i lesorastitel'nye usloviya yugo-zapadnoy chaste lentochnykh borov [Forest types and forest conditions of the south-western part of ribbon forests]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical Research in Siberia and Kazakhstan]. Vol. 10. Kupriyanov AN, editor. Barnaul: Altay State University Publ.; 2004. pp. 3-10. In Russian
32. Komarova TA. Izmenenie sinuzial'noy struktury kustarnichkovo-travyanogo yarusy v khode poslepozhar'nykh suksessiy. [Changes in the synusial structure of the shrub-grass layer during post-fire successions]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1993;78(6):86-95. In Russian
33. Boyko MF. Mokhoobraznye nachal'nykh stadiy pervichnykh suksessiy na substratakh antropogennogo proiskhozhdeniya [Bryophytes of the initial stages of primary successions on substrates of anthropogenic origin]. *Ekologiya = Soviet Journal of Ecology*. 1991;2:21-25. In Russian
34. Belyaeva NV, Gryazkin AV, Nguen TTKh. Vidovoe raznoobrazie zhivogo napochvennogo pokrova i podleska na partsellyarnom urovne [Species diversity of live ground cover and undergrowth on parcel level]. *Nauchnoe obozrenie = Science Review*. 2013;5:13-19. In Russian

Received 16 February 2018; Revised 07 May 2018;

Accepted 27 September 2018; Published 27 December 2018

Author info:

Ufimtsev Vladimir I, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Reclamation and Biomonitoring, Kuzbass Botanical Garden, Institute of Human Ecology, Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Leningradskiy Ave., Kemerovo 650065, Russian Federation.

E-mail: uw2079@gmail.com

Strelnikova Tatiana O, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory for Environmental Assessment and Management of Biodiversity, Kuzbass Botanical Garden, Institute of Human Ecology, Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Kemerovo), 10 Leningradskiy Ave., Kemerovo 650065, Russian Federation.

E-mail: strelnikova21@yandex.ru

Kupriyanov Oleg A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory for Environmental Assessment and Management of Biodiversity, Kuzbass Botanical Garden, Institute of Human Ecology, Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Kemerovo), 10 Leningradskiy Ave., Kemerovo 650065, Russian Federation.

E-mail: kuproa@gmail.com

ЗООЛОГИЯ

УДК 598.2.639.129

doi: 10.17223/19988591/44/4

К.Э. Блашкова¹, М.Ю. Лупинос¹, А.А. Ананин^{2,3}

¹Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

²ФГБУ «Заповедное Подлеморье», г. Улан-Удэ, Россия

³Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

Закономерности высотно-поясной дифференциации летнего населения птиц Баргузинского заповедника

Представлены результаты исследования орнитофауны Баргузинского заповедника в гнездовой период с 16 июня по 10 июля 2014 г. Проанализированы высотно-поясная дифференциация орнитокомплексов в горных условиях и особенности структурной организации сообществ птиц. Установлено, что эти параметры напрямую связаны с повышением высоты над уровнем моря участков данной заповедной территории, зависят от климатических факторов (теплообеспеченности, уровня увлажнения) и гетерогенности растительного покрова. Это также подтверждается данными, полученными в результате проведения кластерного анализа (четкое разделение сообществ птиц на два кластера). Для оценки видового разнообразия сообществ птиц использованы информационно-статистические индексы и показатель устойчивости сообществ, которые, в свою очередь, также зависят от соответствующих климатических условий и характера растительного покрова на том или ином высотном профиле. Таксономическая и эколого-фаунистическая структуры орнитофауны заповедника «Баргузинский» обусловлены особенностями ландшафта и соответствуют природным зонам, сформированным на территории данного региона.

Ключевые слова: Южная Сибирь; высотный пояс; орнитофауна; видовое разнообразие.

Введение

Возрастание влияния деятельности человека на состояние окружающей среды повышает необходимость получения своевременной информации о текущих изменениях, происходящих в природных комплексах. Верхние пояса гор Южной Сибири – это удобный полигон для изучения процессов, происходящих в орнитокомплексах. Старейший в России, организованный в 1916 г., государственный природный биосферный заповедник «Баргузинский» расположен в Северо-Восточном Прибайкалье, на территории, относящейся к фоновому району оз. Байкал [1]. Заповедник

привлекателен как эталон дикой природы в Южной Сибири, никогда не подвергавшейся воздействию человека. Располагаясь в ненарушенных природных системах, заповедник лучше всего отражает глобальные изменения среды и климата.

Баргузинский заповедник расположен на северо-восточном побережье оз. Байкал на западных склонах Баргузинского хребта. Современная территория заповедника общей площадью 366 тыс. га включает в себя строго охраняемое «ядро» (255 тыс. га) и выполняющий функции буферной зоны биосферный полигон (111 тыс. га). С запада заповедник ограничен берегом Байкала и прилегающей трехкилометровой акваторией озера, на юге примыкает к Забайкальскому национальному парку. Северная граница проходит в двух километрах южнее устья р. Шегнанда, а восточная – по главному гребню Баргузинского хребта.

Вследствие значительного перепада высот, расчлененности рельефа и влияния оз. Байкал в заповеднике хорошо выражены высотные пояса растительности, отнесенные Л.Н. Тюлиной к «влажному прибайкальскому типу» [2]. Побережье Байкала окаймлено нешироким поясом байкальских террас (460–600 м над у. м.), в котором преобладают лиственничные леса, встречаются участки кедрачей, сосняков, березняков, а местами – моховые болота и луга. Нижнюю и среднюю часть склонов хребта (600–1200 м над у. м.) занимают горно-таежные леса. Верхнюю границу леса (1200–1400 м над у. м.) образуют парковые березняки, пихтачи и ельники подгольцово-субальпийского высотного пояса с мощно развитым высокотравьем и кустарниковыми зарослями. Около 32% территории заповедника занимает высокогорный альпийско-гольцовый пояс (1250–2800 м над у. м.), покрытый высокогорными альпийскими лугами, зарослями кедрового стланика и ерниками (кустарниковыми березняками и ивняками). Значительные площади этого пояса занимают скалы и голые каменистые россыпи [1, 2].

К настоящему времени в Баргузинском заповеднике накоплен значительный материал, включающий многолетние ряды наблюдений за состоянием различных компонентов биоты и абиотических факторов [1, 3]. Орнитофаунистические наблюдения в Северо-Восточном Прибайкалье проводили начиная с первой половины XX в., но в качестве компонента экосистем птиц стали целенаправленно изучать лишь в последнее время [1, 4–9].

Изучение формирования фауны и населения птиц в условиях высотной поясности, а также факторов, на это влияющих, – одно из перспективных направлений исследований на территории Байкальского региона. Результаты таких работ, проведенных на ненарушенных эталонных территориях, могут послужить основой для оценки размеров и направленности естественной вариабельности структуры орнитокомплексов [5].

Поэтому основная цель настоящей работы – проведение комплексного анализа авифауны Баргузинского хребта в пределах заповедной территории

в свете эколого-фаунистических закономерностей ее формирования для использования при мониторинге и разработке мер сохранения биологического разнообразия.

Материалы и методики исследования

Орнитологические исследования проведены на территории Государственного природного биосферного заповедника «Баргузинский» (54°01'–54°56' с. ш., 109°28'–110°22' в. д.), в период с 16 июня по 10 июля 2014 г. при двукратном проходе на постоянных учётных маршрутах, расположенных на вертикальных профилях в долинах трёх рек, от северо-восточного побережья оз. Байкал до высокогорий западного макросклона Баргузинского хребта (460–1820 м над у. м.).

В работе использованы сведения о пространственном распределении птиц на конкретных ключевых участках по высотно-поясным выделам: прибрежно-равнинный (460–520 м над у. м.), предгорный (520–630 м над у. м.), горно-лесной (630–1200 м над у. м.), подгольцово-субальпийский (1200–1400 м над у. м.) и гольцово-альпийский (1400–2800 м над у. м.) [4].

Орнитологические учёты проведены в первую половину лета, что соответствует гнездовому населению птиц. При выполнении исследований использован метод маршрутного учёта птиц без ограничения ширины учётной полосы, с последующим пересчётом на площадь по дальности обнаружения птиц интервальным методом [10]. Общая протяжённость маршрутов составляет 221 км, включая постоянный маршрут по долине р. Давша (КУ – Давша) – 62 км, по долине р. Езовка (КУ – Езовка) – 69 км и р. Большая (КУ – Большая) – 90 км.

Анализ населения птиц на выделенных участках выполнен с использованием индексов разнообразия, доминирования и устойчивости сообществ птиц [11, 12]. Для характеристики сообществ птиц обследованных территорий использована балльная шкала численности и доминирования видов. Доминантами по обилию считали виды птиц, доля которых в населении по суммарным показателям составляет 10% и более, фоновыми – обилие которых составляет более 1 особи/км² [13].

Таксономия и расположение видов птиц приведены по Л.С. Степаняну [14] с некоторыми дополнениями и изменениями. Фауна гнездящихся видов птиц проанализирована по принадлежности их к фаунистическим группам [15]. Распределение птиц по типам питания и гнездования осуществлено с учетом данных, представленных в орнитологических сводках [16, 17].

Статистические расчеты произведены с использованием программ «STATAN», «StatSoft STATISTICA v6.1» ** и учебных пособий по биометрии Г.Ф. Лакина (1990) [20] и С.Н. Гашева, Ф.Х. Бетляевой, М.Ю. Лупинос (2014) [18, 20].

Результаты исследования и обсуждение

Таксономическая и эколого-фаунистическая структуры авифауны. Результаты современных исследований показывают, что распределение гнездящихся птиц в пространстве в первую очередь определяется наличием и доступностью кормовых ресурсов и гнездопригодностью местообитаний. Они обусловлены такими параметрами видовой экологической ниши, как благоприятный субстрат, архитектурные особенности места обитания (топоархитектура), высотно-климатические условия [6, 21, 22]. С этих позиций необходимо рассмотреть следующие структурные особенности населения птиц высотных поясов Баргузинского хребта.

В результате проведенных исследований в 2014 г. на заповедной территории зарегистрировано 85 видов птиц, относящихся к 9 отрядам, что составляет 30% от орнитофауны центральной части Баргузинского хребта и 22% от орнитофауны бассейна оз. Байкал соответственно [4].

В таксономической структуре орнитокомплексов обследованных территорий наиболее разнообразен отряд Воробьинообразные *Passeriformes*, включающий 57 видов, что составляет 69% всей гнездовой авифауны. Это связано с тем, что типичные местообитания для представителей данного отряда – древесно-кустарниковая растительность, преобладающая на всей территории заповедника, за исключением гольцово-альпийского пояса [6]. Далее следуют представители отряда Ржанкообразные *Charadriiformes*, на долю которых приходится 7% гнездовой орнитофауны заповедника (6 видов), а также представители отрядов Соколообразные *Falconiformes* – 6% (5 видов) и Дятлообразные *Piciformes* – 5% (4 вида). За ними следуют фактически равнозначные по доле отряды птиц: Гусеобразные *Anseriformes* и Стрижеобразные *Apodiformes* – составляют 4% (по 3 вида) от общего числа зарегистрированных на территории заповедника видов птиц, Курообразные *Galliformes* и Кукушкообразные *Cuculiformes* – 2% (по 2 вида в каждом) и, наконец, отряд Голубеобразные *Columbiformes* – составляет 1% (большая горлица *Streptopelia orientalis* (Lath, 1890)).

При анализе фаунистических группировок птиц, обитающих на обследованных ключевых участках Баргузинского заповедника, выявлено преобладание в гнездовой период 2014 г. представителей сибирского типа фауны (44% от общего количества видов птиц). Примерно треть видов приходится на транспалеарктов (28%), сборную группу видов птиц с обширным ареалом и неясным центром происхождения, и только 10% – на представителей европейского типа фауны. Доля китайского (7%), тибетского (5%) и монгольского (4%) типов фауны незначительна. Только два вида птиц – горбоносый турпан *Melanitta deglandi* (Bonaparte, 1850) и сибирский вьюрок *Leucosticte arctoa* (Pallas, 1811) – относятся к представителям арктического типа фауны (2%). Представителей сибирского типа фауны в заповеднике значительно больше, чем видов, принадлежащих другим фаунистическим группам, что связано с расположением территории исследования в северной части реги-

она. Обитание птиц монгольского, тибетского и арктического типов фауны объясняется преимущественно наличием небольших фрагментов открытых степных пространств, водоёмов на побережье Байкала и в гольцово-альпийском поясе. Птицы европейского типа фауны предпочитают леса с преобладанием лиственных пород деревьев, которые встречаются на территории Баргузинского хребта достаточно редко [6].

Соотношение доли видов разных фаунистических комплексов, составляющих ядро орнитофауны высотно-поясных выделов обследованных ключевых участков заповедника, сохраняется в общих чертах по всему высотному профилю. Наиболее значимы по доле сибирский фаунистический комплекс и транспалеаркты. Например, число видов сибирского типа фауны составляет абсолютное большинство в прибрежно-равнинном поясе долины р. Давша – 26 видов (52%) и снижается с высотой, составляя 8 видов (44%) в гольцово-альпийском поясе. Кроме представителей сибирского типа фауны и транспалеарктов, еще один фаунистический комплекс присутствует во всех высотных поясах обследованных ключевых участков – китайский (иглохвостный стриж *Hirundapus caudacutus* (Latham, 1801), седой дятел *Picus canus* Gmelin, 1788, зеленая пеночка *Phylloscopus trochiloides* (Sundevall, 1837)). Доля представителей этого типа фауны с высотой также возрастает. Европейский тип фауны (обыкновенный канюк *Buteo buteo* (L., 1758), крапивник *Troglodytes troglodytes* (L., 1758), обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758) и др.) представлен в небольшом количестве в первых трех нижних высотных поясах и не встречен в подгольцовые и гольцах. С высотой доля европейского типа фауны также увеличивается. Арктические виды присутствуют только в гольцово-альпийском поясе.

В трофической структуре населения птиц Баргузинского заповедника в наибольшей степени представлена группа энтомофагов (45%). Вторую позицию занимают виды со смешанным типом питания (19%). Потребители позвоночных животных (зоофаги) представлены 16% от общего количества видов птиц, зарегистрированных на обследованной территории. Растительоядные (большая горлица *S. orientalis*, белокрылый клест *Loxia leucoptera* Gmelin, 1789) и всеядные (чайка-хохотунья *Larus cachinnans* Pallas, 1811, ворон *Corvus corax* L., 1758) виды птиц немногочисленны, доля их составляет 12 и 8% соответственно.

На гнездовании в пределах обследованных высотно-поясных участков Баргузинского хребта преобладают кронуствологнездные птицы (35%). Что неудивительно, так как на выбранных для орнитологических учётов маршрутах преобладает древесная и кустарниковая растительность. Меньше птиц, гнездящихся на земле (18%), у водоёмов (16%), в дуплах деревьев (13%), на кустарниках (11%) и в постройках человека (5%). Гнездовые паразиты (2%) представлены исключительно обыкновенной (*Cuculus canorus* L., 1758) и глухой (*Cuculus saturatus* Blyth, 1843) кукушками, условия обитания для которых благоприятны во всех высотно-поясных выделах заповедника.

Таблица 1 [Table 1]

Гнездовое население птиц ключевого участка бассейна р. Давша
[Nesting bird population of the Davsha river basin]

Вид [Species]	Пояс [Belt]									
	Прибрежно-равнинный [Riverside plain]		Предгорный [Foothill]		Горно-лесной [Forest]		Подгольцово-субальпийский [Subalpine]		Гольцово-альпийский [Alpine]	
	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D
1. <i>Bucephala clangula</i>	10	5,6	—	—	—	—	—	—	—	—
2. <i>Melanitta deglandi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2,2	3,4
3. <i>Mergus serrator</i>	0,1	0,04	—	—	—	—	—	—	—	—
4. <i>Pandion haliaetus</i>	0,004	0,003	—	—	—	—	—	—	—	—
5. <i>Buteo buteo</i>	0,1	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—
6. <i>Falco tinnunculus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,9	1,4
7. <i>Tetrastes bonasia</i>	0,2	0,1	0,2	0,1	—	—	—	—	—	—
8. <i>Tringa ochropus</i>	0,1	0,1	0,2	0,1	—	—	—	—	—	—
9. <i>Gallinago megala</i>	0,1	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—
10. <i>Scolopax rusticola</i>	0,2	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—
11. <i>Streptopelia orientalis</i>	0,6	0,3	0,9	0,6	—	—	—	—	—	—
12. <i>Cuculus canorus</i>	0,2	0,1	0,1	0,1	—	—	0,6	0,6	4,3	6,6
13. <i>Cuculus saturatus</i>	1,7	0,9	0,4	0,2	0,6	0,8	0,1	0,1	—	—
14. <i>Hirundapus caudacutus</i>	—	—	1,7	0,8	—	—	—	—	—	—
15. <i>Apus pacificus</i>	0,02	0,01	—	—	—	—	—	—	—	—
16. <i>Dryocopus martius</i>	0,2	0,1	0,2	0,1	—	—	—	—	—	—
17. <i>Dendrocopos major</i>	0,5	0,3	1,1	0,6	—	—	—	—	—	—
18. <i>Picoides tridactylus</i>	—	—	—	—	1,2	1,6	—	—	—	—
19. <i>Hirundo rustica</i>	0,1	0,04	—	—	—	—	—	—	—	—
20. <i>Anthus hodgsoni</i>	5,1	2,8	3,1	1,6	0,2	0,3	9,3	9,7	5,3	8,2
21. <i>Anthus spinoletta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2,1	3,2
22. <i>Motacilla cinerea</i>	—	—	—	—	7,8	10,5	11,4	11,9	0,03	0,04
23. <i>Motacilla alba</i>	1,4	0,8	—	—	—	—	—	—	—	—
24. <i>Lanius cristatus</i>	0,9	0,5	0,1	0,04	—	—	—	—	—	—
25. <i>Perisoreus infaustus</i>	—	—	0,8	0,4	0,2	0,3	—	—	—	—
26. <i>Nucifraga caryocatactes</i>	6,1	3,4	19,5	10	0,2	0,3	—	—	—	—
27. <i>Corvus corone</i>	2	1,1	—	—	—	—	—	—	—	—
28. <i>Corvus corax</i>	0,4	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—
29. <i>Bombycilla garrulous</i>	—	—	1,7	0,8	—	—	—	—	—	—
30. <i>Cinclus cinclus</i>	—	—	—	—	0,4	0,6	—	—	—	—
31. <i>Troglodytes troglodytes</i>	—	—	3,4	1,5	9,8	13,3	—	—	—	—
32. <i>Prunella himalayana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1,3	2
33. <i>Prunella fulvescens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,9	1,4
34. <i>Prunella montanella</i>	—	—	—	—	0,9	1,3	6,1	6,4	3,2	4,8

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

35. <i>Bradypteri stacsanowskii</i>	0,4	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—
36. <i>Locustella certhiola</i>	5,8	3,2	3,9	2	—	—	—	—	—	—
37. <i>Locustella lanceolata</i>	2,6	1,4	3,2	1,6	—	—	—	—	—	—
38. <i>Sylvia curruca</i>	—	—	0,8	0,4	—	—	—	—	—	—
39. <i>Phylloscopus borealis</i>	—	—	—	—	—	—	1,1	1,1	0,3	0,5
40. <i>Phylloscopus trochiloides</i>	1,3	0,7	0,2	0,1	0,7	1	1,3	1,4	25,7	39,5
41. <i>Phylloscopus inornatus</i>	38,4	21,3	31,7	16,1	0,5	0,6	14,2	14,8	—	—
42. <i>Phylloscopus proregulus</i>	8,2	4,6	13,7	7	4	5,4	4,7	4,9	—	—
43. <i>Phylloscopus fuscatus</i>	15	8,4	7,6	3,9	—	—	—	—	0,3	0,5
44. <i>Ficedula mugimaki</i>	3,2	1,8	0,2	0,1	3	4	0,4	0,4	—	—
45. <i>Ficedula parva</i>	0,4	0,2	2,6	1,3	—	—	—	—	—	—
46. <i>Saxicola torquata</i>	1,6	0,9	1,7	0,8	—	—	—	—	—	—
47. <i>Luscinia calliope</i>	1,5	0,8	3,2	1,6	0,8	1	8,8	9,1	2,5	3,8
48. <i>Tarsiger cyanurus</i>	11,9	6,7	5,2	2,6	12	16,2	—	—	—	—
49. <i>Turdus obscurus</i>	1,6	0,9	0,2	0,1	—	—	—	—	—	—
50. <i>Turdus ruficollis</i>	—	—	—	—	1,6	2,2	4,1	4,3	—	—
51. <i>Turdus philomelos</i>	0,2	0,1	0,9	0,4	—	—	—	—	—	—
52. <i>Zoothera dauma</i>	0,2	0,1	—	—	—	—	1,5	1,6	0,1	0,2
53. <i>Aegithalos caudatus</i>	7,6	4,2	—	—	—	—	—	—	—	—
54. <i>Parus montanus</i>	4,5	2,5	8,8	4,5	6,3	8,6	9,6	10	—	—
55. <i>Parus ater</i>	12,3	6,9	28,8	14,7	1,9	2,7	—	—	—	—
56. <i>Sitta europaea</i>	10,6	5,9	30,2	15,3	6	8,1	—	—	3,2	4,8
57. <i>Certhia familiaris</i>	0,4	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—
58. <i>Fringilla montifringilla</i>	3,1	1,7	—	—	7,5	10,2	9,5	10	—	—
59. <i>Spinus spinus</i>	2,3	1,3	0,9	0,5	1,5	2,1	—	—	—	—
60. <i>Leucosticte arctoa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,01	0,02
61. <i>Carpodacus erythrinus</i>	0,8	0,4	1,8	0,9	3,4	4,7	13,3	13,6	—	—
62. <i>Pinicola enucleator</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	12,5	19,3
63. <i>Loxia leucoptera</i>	3,8	2,1	2	1,1	—	—	—	—	0,2	0,4
64. <i>Pyrrhula cineracea</i>	1,3	0,7	0,2	0,1	1,5	2,1	—	—	—	—
65. <i>Emberiza leucocephala</i>	2,8	1,6	3,6	1,8	—	—	—	—	—	—
66. <i>Emberiza chrysophrys</i>	4,1	2,3	5,7	2,9	—	—	—	—	—	—
67. <i>Emberiza spodocephala</i>	0,9	0,5	4,7	2,4	—	—	—	—	—	—
68. <i>Emberiza rutila</i>	3,2	1,8	0,8	0,4	—	—	—	—	—	—
ВСЕГО [Total]	180	100	196	100	72	100	96	100	65	100

Примечание. N – обилие особей/км², D – доля, %; «—» – в процессе учётов вид не зарегистрирован.

[None. N - abundance of individuals/km², D - Percentage; “—” indicates that the species was not registered during counts].

Биологическое разнообразие и структурная организация сообществ птиц. Орнитофауна всех пяти высотных выделов Баргузинского хребта отличается исключительным набором видов. Наибольшее разнообразие птиц свойственно прибрежно-равнинным и предгорным участкам рек (табл. 1).

Максимальное количество видов отмечено на прибайкальских террасах КУ Давша – 50 видов, что составляет 59% от всей гнездовой фауны обследуемой территории. В предгорном выделе всех обследованных ключевых участков заповедника также достаточно стабильный и высокий показатель числа встреченных видов птиц (40, 34 и 37 соответственно), что в среднем составляет 44% всей авифауны данного высотного выдела. Это связано с экологическими условиями среды, оптимально пригодными для гнездования птиц (табл. 2).

С повышением высоты над уровнем моря число зарегистрированных на учётных маршрутах видов птиц в гнездовой период постепенно убывает. Так, например, на территории гольцово-альпийского пояса КУ Давша зарегистрировано 18 видов птиц, что составляет 21% от всей гнездовой орнитофауны заповедника (см. табл. 1). Проведенный корреляционный анализ подтверждает данную тенденцию, установлена значимая отрицательная связь между высотной поясностью гор и количеством видов птиц на ключевом участке р. Давша ($R_s = -0,90$; $p < 0,05$). Такая тенденция объясняется тем, что при поднятии в горы резко снижается уровень теплообеспеченности среды, происходит смена лесной и кустарниковой растительности на гольцово-альпийскую, уменьшается продолжительность бесснежного периода. Экологические условия среды на вершинах гор почти соответствуют условиям зональных арктических тундр или полярных пустынь [23]. Аналогичные тенденции снижения видового богатства птиц при увеличении поясности гор отмечаются многими исследователями для сообществ птиц Алтая [24], Дагестана [25], Алданского нагорья [26, 27] и Верхоянского хребта [23].

Изменение плотности населения птиц обследованных участков Баргузинского заповедника, расположенных в градиенте высотной поясности гор, неравномерно (см. табл. 1, 2). На КУ Давша происходит резкое снижение обилия птиц в верхних высотно-поясных выделах гор почти в 3 раза. Так, на участке прибайкальских террас обилие птиц составляет 180 особей/км², а с поднятием до высот гольцово-альпийского пояса – снижается до 65 особей/км², что напрямую связано с наличием на территории нижней части высотных поясов смешанных пойменных лесов, лугов и кустарников. Самая высокая плотность населения птиц зарегистрирована в предгорном высотном выделе (196 особей/км²), где климатические условия в пределах Баргузинского хребта наиболее оптимальны.

На КУ Езовка, напротив, поднятие в горы сопровождается значительным увеличением обилия птиц, так как истоки этой реки не достигают гольцово-альпийского пояса. Но главным образом это связано с биотопическим разнообразием и необходимыми условиями для гнездования птиц (см. табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Гнездовое население птиц обследованных
ключевых участков Баргузинского хребта**
[Nesting bird population at the studied key sites of the Barguzin ridge]

Вид [Species]	р. Езовка [Ezovka river]						р. Большая [Bolshaya river]			
	Прибрежно-равнинный [Riverside plain]		Предгорный [Foothill]		Горно-лесной [Forest]		Прибрежно-равнинный [Riverside plain]		Предгорный [Foothill]	
	N	D			N	D	N	D	N	D
1. <i>Bucephala clangula</i>	6,9	4,9	—	—	—	—	21,1	8,7	0,2	0,2
2. <i>Mergus serrator</i>	0,5	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—
3. <i>Pandion haliaetus</i>	0,1	0,1	—	—	—	—	0,5	0,2	0,02	0,02
4. <i>Accipiter nisus</i>	—	—	0,04	0,1	—	—	—	—	—	—
5. <i>Buteo buteo</i>	—	—	0,5	0,5	0,2	0,1	—	—	—	—
6. <i>Falco subbuteo</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	0,05
7. <i>Falco tinnunculus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8. <i>Tetrao parvirostris</i>	—	—	0,8	0,8	—	—	—	—	0,7	0,6
9. <i>Tetrastes bonasia</i>	0,6	0,4	—	—	1,3	0,8	0,5	0,2	7,6	6
10. <i>Tringa ochropus</i>	—	—	0,4	0,5	—	—	—	—	—	—
11. <i>Actitis hypoleucos</i>	—	—	—	—	—	—	0,9	0,4	1,9	1,4
12. <i>Gallinago megala</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13. <i>Scolopax rusticola</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14. <i>Larus cachinnans</i>	5,6	4	—	—	—	—	2,3	1	—	—
15. <i>Larus canus</i>	5,1	3,6	—	—	—	—	—	—	—	—
16. <i>Streptopelia orientalis</i>	0,4	0,3	0,3	0,3	1,5	0,7	—	—	0,3	0,2
17. <i>Cuculus canorus</i>	0,1	0,1	—	—	—	—	—	—	0,3	0,2
18. <i>Cuculus saturatus</i>	0,1	0,04	0,1	0,1	—	—	0,7	0,3	0,8	0,6
19. <i>Hirundapus caudacutus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20. <i>Apus pacificus</i>	0,4	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—
21. <i>Jynx torquilla</i>	—	—	—	—	—	—	0,1	0,1	—	—
22. <i>Picus canus</i>	—	—	0,4	0,4	—	—	—	—	—	—
23. <i>Dryocopus martius</i>	0,1	0,04	—	—	—	—	0,1	0,1	0,3	0,2
24. <i>Dendrocopos major</i>	1,1	0,8	1,4	1,5	0,3	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2
25. <i>Picoides tridactylus</i>	—	—	—	—	1,5	0,7	—	—	—	—
26. <i>Delichon urbica</i>	—	—	—	—	—	—	3,7	1,5	—	—
27. <i>Anthus hodgsoni</i>	3,6	2,5	0,4	0,4	2,1	1	6,2	2,6	3,6	2,8
28. <i>Anthus spinoletta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29. <i>Motacilla cinerea</i>	—	—	2,8	2,9	1,5	0,8	—	—	1,1	0,8
30. <i>Motacilla alba</i>	0,3	0,2	—	—	—	—	1,4	0,6	—	—
31. <i>Lanius cristatus</i>	—	—	—	—	—	—	0,5	0,2	—	—
32. <i>Perisoreus infaustus</i>	5,2	3,7	3,6	3,9	—	—	1,1	0,4	3,5	2,8
33. <i>Garrulus glandarius</i>	—	—	0,4	0,4	0,04	0,04	—	—	—	—
34. <i>Nucifraga caryocatactes</i>	9	6,4	16,6	17,7	13,4	7,4	5,4	2	2,6	2
35. <i>Corvus corone</i>	—	—	—	—	—	—	0,9	0,4	—	—

Продолжение табл. 2 [Table 2 (cont.)]

Вид [Species]	р. Езовка [Ezovka river]						р. Большая [Bolshaya river]			
	Прибрежно-равнинный [Riverside plain]		Предгорный [Foothill]		Горно-лесной [Forest]		Прибрежно-равнинный [Riverside plain]		Предгорный [Foothill]	
	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D
36. <i>Corvus corax</i>	0,2	0,1	–	–	–	–	–	–	–	–
37. <i>Bombycilla garrulus</i>	0,5	0,3	–	–	–	–	2,3	0,9	–	–
38. <i>Troglodytes troglodytes</i>	–	–	0,4	0,4	0,2	0,1	–	–	0,9	0,7
39. <i>Prunella montanella</i>	–	–	–	–	13,9	6,8	–	–	–	–
40. <i>Locustella lanceolata</i>	–	–	–	–	2,6	–	–	–	–	–
41. <i>Phylloscopus trochiloides</i>	2,4	1,7	2,9	3,1	0,6	0,3	0,9	0,4	3,4	2,7
42. <i>Phylloscopus inornatus</i>	20,9	14,9	1,4	1,4	19,9	9,5	9	3,7	0,9	0,8
43. <i>Phylloscopus proregulus</i>	9,6	6,8	9,6	10,2	30,8	14,8	9	3,7	26,4	21
44. <i>Phylloscopus fuscatus</i>	0,5	0,3	–	–	–	–	1,1	0,4	–	–
45. <i>Regulus regulus</i>	–	–	5,3	5,6	0,4	0,2	0,5	0,2	–	–
46. <i>Ficedula mugimaki</i>	–	–	0,1	0,1	3,6	1,7	0,5	0,2	2,5	2
47. <i>Ficedula parva</i>	1,1	0,8	0,1	0,1	2,6	1,2	–	–	7,2	5,7
48. <i>Muscicapa sibirica</i>	–	–	0,4	0,4	–	–	–	–	0,2	0,1
49. <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	–	–	1,5	1,6	–	–	–	–	–	–
50. <i>Luscinia calliope</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	0,02
51. <i>Luscinia cyane</i>	–	–	0,9	0,9	–	–	–	–	0,3	0,2
52. <i>Luscinia sibilans</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
53. <i>Tarsiger cyanurus</i>	19,6	13,9	7,1	7,5	7,4	3,5	29,8	12,3	16,1	13
54. <i>Turdus ruficollis</i>	–	–	–	–	1,5	0,7	–	–	–	–
55. <i>Turdus philomelos</i>	–	–	–	–	0,2	0,1	0,5	0,2	1,5	1,2
56. <i>Zoothera dauma</i>	0,04	0,03	–	–	5,8	2,8	–	–	–	–
57. <i>Zoothera sibirica</i>	–	–	–	–	0,04	0,1	–	–	–	–
58. <i>Aegithalos audatus</i>	0,9	0,7	5,3	5,6	–	–	–	–	3,5	3
59. <i>Parus montanus</i>	6,7	4,8	0,4	0,4	12,6	6	0,6	0,2	1,6	1,2
60. <i>Parus ater</i>	14,4	10,2	5,2	5,6	5	2,3	95	39,5	7,6	6
61. <i>Sitta europaea</i>	11	7,8	18	19,2	34,6	16,6	23,4	9,7	15	12
62. <i>Certhia familiaris</i>	–	–	0,4	0,4	4	1,8	–	–	0,7	0,6
63. <i>Fringilla montifringilla</i>	0,5	0,04	–	–	1,4	0,7	0,9	0,4	0,1	0,1
64. <i>Spinus spinus</i>	3,1	2,2	1,3	1,3	19,8	9,5	1,1	0,4	6,4	5
65. <i>Carpodacus erythrinus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	0,4
66. <i>Carpodacus roseus</i>	–	–	–	–	1	0,5	–	–	–	–
67. <i>Pinicola enucleator</i>	–	–	–	–	2,1	1	–	–	–	–

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Вид [Species]	р. Езовка [Ezovka river]						р. Большая [Bolshaya river]			
	Прибрежно-равнинный [Riverside plain]		Предгорный [Foothill]		Горно-лесной [Forest]		Прибрежно-равнинный [Riverside plain]		Предгорный [Foothill]	
	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D
68. <i>Loxia leucoptera</i>	7	4,9	4	4,6	8	3,8	19,7	8,1	3	2,3
69. <i>Pyrrhula cineracea</i>	1,1	0,8	0,4	0,4	9,1	4,4	0,5	0,2	2,8	2,2
70. <i>Emberiza leucocephala</i>	–	–	–	–	–	–	0,1	0,1	–	–
71. <i>Emberiza chrysophrys</i>	–	–	0,1	0,1	–	–	0,5	0,2	3	2,3
72. <i>Emberiza spodocephala</i>	–	–	–	–	–	–	0,6	0,2	–	–
73. <i>Emberiza rutila</i>	2,4	1,7	1,5	1,6	–	–	0,5	0,2	–	–
ВСЕГО [Total]	141	100	94	100	209	100	242	100	127	100

Примечание. N – обилие особей/км², D – доля, %; «–» – в процессе учётов вид не зарегистрирован.

[None. N - abundance of individuals/km², D - Percentage; “–” indicates that the species was not registered during counts].

На р. Большая суммарное обилие птиц на прибайкальских террасах вдвое выше, чем в предгорном высотном выделе, что связано с высоким показателем обилия представителя семейства Синицевые *Paridae* – москвички *Parus ater* L., 1758 (95 особей/км²), на долю которой приходится почти треть от плотности населения птиц обследованного высотного выдела (см. табл. 2).

Таким образом, изменение плотности населения птиц в градиенте высотной поясности в бассейне р. Давша соответствует общему понижению продуктивности сообществ от подножий гор к их вершинам, однако особенности, отмеченные на ключевых участках рек Езовка и Большая, демонстрируют относительную автономность сообществ птиц каждого обследованного высотного выдела.

Когда структура сообществ животных характеризуется только числом и обилием входящих в него видов, полностью игнорируется такой важный параметр, как количественные отношения между ними, теряется информация о редкости одних видов и обычности других. Поэтому в нашей работе для оценки биоразнообразия сообществ птиц использован комплекс информационно-статистических индексов [11].

Расчет и анализ индексов биоразнообразия и устойчивости сообществ птиц на обследованных ключевых участках Баргузинского заповедника показали, что продвижение в верхние высотно-поясные выделы сопровождается изменением видового разнообразия и устойчивости сообществ.

При анализе показателей видового разнообразия сообществ птиц на р. Давша выявлено, что значение индекса видового разнообразия Шеннона (H) уменьшается с продвижением в верхние высотно-поясные выделы (табл. 3).

Максимальное значение индекса ($H=3,11$) отмечено для предгорий Баргузинского заповедника (14 редких видов), минимальное значение ($H=2,52$) – для гольцово-альпийского пояса, что говорит о снижении в данном сообществе числа и обилия редких видов птиц (6 видов). Противоположная тенденция прослежена на КУ рек Езовка и Большая, где значение индекса видового разнообразия Шеннона увеличивается с параметром высоты. Известно, что индекс Шеннона учитывает как общее количество видов в сообществе, так и вклад каждого вида в общую численность сообщества. Этот индекс очень чувствителен к изменениям в обилии редких видов [11]. Так, на КУ рек Езовка и Большая отмечено увеличение обилия некоторых видов птиц (обыкновенный канюк *B. buteo*, крапивник *T. troglodytes*, обыкновенная пищуха *Certhia familiaris* L., 1758), населяющих предгорные участки обследованных высотно-поясных выделов, что связано с наличием оптимальных условий для их гнездования (разнообразие местообитаний и гетерогенность растительности).

На территории КУ р. Езовка прослежена обратная зависимость между индексом доминирования Симпсона (C) и выравненности Пиелу (E). Так, в населении птиц прибрежно-равнинного выдела на фоне уменьшения равномерности распределения видов птиц по обилию (0,77) происходит увеличение индекса доминирования Симпсона (0,01). Чем больше значение индекса доминирования Симпсона и меньше значение индекса Пиелу, тем заметнее доминирование одного или двух видов птиц, что свойственно орнитокомплексу прибрежно-равнинного выдела, где в качестве доминанта выступает пеночка-зарничка *Phylloscopus inornatus* (Blyth, 1842) (15%).

Изменение видового разнообразия сообществ птиц свидетельствует о процессах перестройки их видовой структуры и о нарушении соотношений между видами по обилию. Как характеристика структурной сложности видовое разнообразие связано с устойчивостью биоценоза и может отражать степень его нарушенности, обеспеченности энергией, степень стабильности среды. Поэтому приведенные выше характеристики сообществ птиц обследованных ключевых участков Баргузинского хребта следует дополнять показателем устойчивости, который основывается на индексе видового разнообразия Симпсона, индексе видового богатства и ряде коэффициентов, специфичных для отдельных зональных типов экосистем суши [12].

Общая устойчивость сообществ птиц обследованных ключевых участков заповедника принимает высокие значения (см. табл. 3). Сообщества птиц испытывают воздействие со стороны абиотических и биотических факторов среды. Так, четко прослежено влияние уровня теплообеспеченности. Достаточно низкое значение общей устойчивости сообществ птиц свойственно прибрежно-равнинному и гольцово-альпийскому высотным выделам бассейна р. Давша. Однако самый низкий показатель общей устойчивости сообществ птиц свойствен прибайкальским террасам долины р. Большая (см. табл. 3). Исследованные экосистемы находятся в стадии зрелых сообществ, значит, можно исключить достижение ими возможного климакса.

Таблица 3 [Table 3]

**Параметры разнообразия сообществ птиц обследованных
высотно-поясных выделов Баргузинского заповедника**
[Diversity parameters of bird communities at the studied high-zone sites of the Barguzin reserve]

Индексы видового разнообразия [Species diver- sity indices]	р. Давша [Davsha river]					р. Езовка [Ezovka river]			р. Большая [Bolshaya river]	
	При- бреж- но- рав- нин- ный [Riv- erside plain]	Пред- гор- ный [Foot- hill]	Гор- но- лес- ной [Forest]	Под- голь- цово- субаль- пий- ский [Subal- pine]	Голь- цово- аль- пий- ский [Al- pine]	При- бреж- но- рав- нин- ный [Riv- erside plain]	Пред- гор- ный [Foot- hill]	Гор- но- лес- ной [For- est]	При- бреж- но- рав- нин- ный [Riv- erside plain]	Пред- гор- ный [Foot- hill]
Число видов [Number of species] (S)	50	40	24	17	18	34	34	33	37	37
Обилие птиц [Abundance, ind./km ²] (N)	180	196	72	96	65	141	94	209	242	127
Число видов- доминантов [Number of dominant species]	1	4	4	5	2	3	3	2	2	3
Доля особей доминирую- щих видов [Percentage of dominant species individuals], %	21,3	56	50,2	38,3	58,8	39	47,1	31,4	51,8	45,2
Индекс видового разнообразия Шеннона [Shannon's diversity index] (H)	2,80	3,11	2,86	2,54	2,52	2,71	2,84	2,93	2,45	2,84
Индекс видового богатства [Species richness index] (R)	44,29	43,61	29,14	21,08	25,45	31,47	35,68	32,99	35,65	31,81
Индекс видового разнообразия Симпсона [Simpson's diversity index] (D)	0,87	0,94	0,93	0,91	0,90	0,90	0,92	0,93	0,86	0,90

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Индексы видового разнообразия [Species diver- sity indices]	р. Давша [Davsha river]					р. Езовка [Ezovka river]			р. Большая [Bolshaya river]	
	При- бреж- но- рав- нин- ный [Riv- erside plain]	Пред- гор- ный [Foot- hill]	Гор- но- лес- ной [Forest]	Под- голь- цово- субаль- пий- ский [Subal- pine]	Голь- цово- аль- пий- ский [Al- pine]	При- бреж- но- рав- нин- ный [Riv- erside plain]	Пред- гор- ный [Foot- hill]	Гор- но- лес- ной [For- est]	При- бреж- но- рав- нин- ный [Riv- erside plain]	Пред- гор- ный [Foot- hill]
Индекс до- минирования Симпсона [Simpson's dominance index] (C)	0,14	0,01	0,01	0,09	0,10	0,01	0,01	0,007	0,141	0,102
Индекс вы- равни- тельности Пиелу [Pielou's unif- ormity index] (E)	0,72	0,84	0,90	0,90	0,87	0,77	0,81	0,84	0,68	0,79
Общая устойчивость системы [Overall stability of the system] (U)	4,94	5,21	5,11	4,71	4,54	4,58	4,94	5,07	3,95	4,55

Вероятно, факторами, снижающими устойчивость системы в районе работ, можно считать радиационный баланс и условия увлажнения.

Анализ значений индексов видового разнообразия и общей устойчивости сообществ птиц не всегда достаточно четко отражает изменения, происходящие в орнитокомплексах. С этих позиций интересно проследить перестройки, наблюдающиеся в структуре населения птиц обследованных участков Баргузинского заповедника.

В прибрежно-равнинном поясе всех обследованных ключевых участков заповедника в качестве доминирующих видов птиц выступают пеночка-зарничка *P. inornatus* и синехвостка *Tarsiger cyanurus* (Pallas, 1773), а кроме них, на КУ рек Езовка и Большая – московка *P. ater* (см. табл. 1, 2).

В доминантные виды птиц предгорного пояса КУ Давша входят пеночка-зарничка *P. inornatus* (16%), обыкновенный поползень *Sitta europaea* L., 1758 (15%), московка *P. ater* (15%) и кедровка *Nucifraga caryocatactes* (L., 1758) (10%), на КУ Езовка – обыкновенный поползень *S. europaea* (19%), кедровка *N. caryocatactes* (18%) и корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus* (Pallas, 1811) (10%), на КУ Большая – корольковая пеночка *P. pro-*

regulus (21%), синехвостка *T. cyanurus* (13%) и обыкновенный поползень *S. europaea* (12%).

В горно-лесном высотно-поясном выделе ключевых участков рек Давша и Езовка происходит некоторая смена доминирующих видов птиц. На КУ Езовка в число доминантов попадают обыкновенный поползень *S. europaea* (17%) и корольковая пеночка *P. proregulus* (15%), а на КУ Давша доминирующими видами птиц становятся синехвостка *T. cyanurus* (16%), крапивник *T. troglodytes* (13%), горная трясогузка *Motacilla cinerea* Tunstall, 1771 (11%) и вьюрок *Fringilla montifringilla* (10%).

В структуре населения птиц подгольцово-субальпийского выдела ядро доминирующих видов птиц в бассейне р. Давша образуют пеночка-зарничка *P. inornatus* (15%), обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770) (14%), горная трясогузка *M. cinerea* (12%), московка *P. ater* (10%) и вьюрок *F. montifringilla* (10%).

Видовой состав орнитокомплекса гольцово-альпийского пояса КУ Давша существенно иной, чем в других высотно-поясных выделениях. В качестве абсолютного доминанта в год исследования здесь выступает зелёная пеночка *P. trochiloides* (40%), содоминантом – щур *Pinicola enucleator* (Linnaeus, 1758) (19%).

К категории чрезвычайно редких видов птиц, отмеченных на территории Баргузинского заповедника в летний период 2014 г., относится скопа *Pandion haliaetus* L., 1958 (КУ р. Давша, прибрежно-равнинный выдел). Данный вид птиц занесён в Красную книгу Республики Бурятия (3-я категория, редкий гнездящийся вид) [29].

При анализе структуры сообществ птиц территории Баргузинского заповедника выявлено, что на территории всех ключевых участков долин трех рек в основном доминировали представители рода пеночки: зеленая *P. trochiloides*, корольковая *P. proregulus* и пеночка-зарничка *P. inornatus*, а также московка *P. ater*, синехвостка *T. cyanurus* и обыкновенный поползень *S. europaea*. К экологически пластичным представителям орнитофауны Баргузинского хребта можно отнести пятнистого конька *Anthus hodgsoni* Richmond, 1907 и зелёную пеночку *P. trochiloides*, поскольку эти виды птиц могут населять участки с достаточным разнообразием условий существования в пределах всех высотно-поясных выделов.

Анализ сходства населения птиц высотных поясов Баргузинского хребта с применением кластерного анализа показал, что исследуемые орнитокомплексы на ключевых участках заповедника четко разделяются на два кластера (рис. 1). В первый кластер входят территории прибайкальских террас и предгорий, во второй – горно-лесной, подгольцово-субальпийский и гольцо-альпийский высотные выделы.

Сообщества птиц высотных поясов Баргузинского хребта резко отличаются по изученным параметрам биоразнообразия и структурной организации от орнитокомплексов, населяющих равнинные и предгорные террито-

рии. Максимальное сходство населения птиц наблюдается в горно-лесном и подгольцово-субальпийском высотных выделах (расстояние объединения 28), отличающихся сходными температурными условиями, составом растительности и наиболее благоприятным для птиц увлажнением.

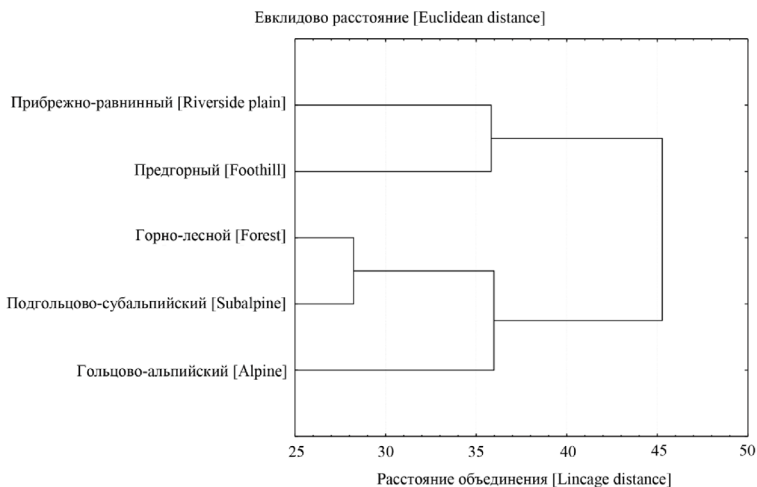


Рис. 1. Дендограмма сходства населения птиц ключевых участков Баргузинского заповедника

[Fig. 1. Similarity dendrogram of bird communities at the key sites of the Barguzin reserve]

Именно в этих зонах Баргузинского хребта происходит взаимопроникновение некоторых кустарниковых видов и птиц травянистых сообществ из нижних частей гор в гольцово-альпийские высотные выделы.

Заключение

Основополагающими факторами при формировании орнитокомплексов заповедника и пространственной неоднородности населения птиц можно считать высотно-поясный градиент климатических условий (теплообеспеченность, сумма осадков в весенне-летний период). Видовое разнообразие авифауны Баргузинского заповедника находится в обратно пропорциональной зависимости от параметра высоты: сокращение последнего происходит от подножия к вершине, что также подтверждается показателями обилия птиц и комплексом информационно-статистических индексов. Структура сообществ заповедника позволяет выяснить, что зарегистрированные нами виды не специфичны для определённого высотного выдела, так как птицы обладают высокой экологической пластичностью, которая позволяет им населять сходные местообитания либо участки с достаточным разнообразием условий существования. Характеристика эколого-фаунистической структуры по долям в населении указывает на то, что распределение гнездящихся

птиц высотно-поясных выделов Баргузинского хребта определяют наличие и доступность кормовых ресурсов и гнездопригодность местообитаний в совокупности и индивидуально для каждого вида.

Представленные данные могут быть использованы в качестве базовых для оценки биогеоэкологической роли птиц, осваивающих верхние высотно-растительные пояса Баргузинского хребта. Однако их следует принимать как предварительные, отражающие на данном этапе изучения лишь тенденцию основных качественных и количественных параметров населения птиц в горных условиях.

Литература

1. Ананин А.А., Ананина Т.Л., Черников Е.М., Дарижапов Е.А., Федоров А.В., Фадеев А.С., Будаева С.Б. Мониторинг природных комплексов Северо-Восточного Прибайкалья // Труды государственного природного биосферного заповедника «Баргузинский». 2002. Вып. 8. 244 с.
2. Тюлина Л.Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск : Наука, 1976. 319 с.
3. Пронин Н.М. Баргузинский государственный природный биосферный заповедник в преддверии столетия заповедного дела в России // Вестник Бурятского государственного университета. 2013. № 4. С. 195–198.
4. Ананин А.А. Птицы Баргузинского заповедника. Улан-Удэ : Изд-во БГУ, 2006. 276 с.
5. Ананин А.А. Многолетняя динамика летнего населения птиц высокогорий Баргузинского хребта (Северо-Восточное Прибайкалье) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11, № 1–2. С. 9–12.
6. Ананин А.А. Птицы Северного Прибайкалья: динамика и особенности формирования населения. Улан-Удэ : Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2010. 296 с.
7. Ананин А.А. Итоги и перспективы 25-летнего опыта организации орнитологического мониторинга в Баргузинском заповеднике // Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии : Труды Мензбирова орнитологического общества. Махачкала : АЛЕФ (ИП Овчинников), 2011. Т. 1. С. 174–185.
8. Kamp J., Hölzel N., Wolanska K., Oppel S., Ananin A.A., Durnev Y.A., Gashev S.N., Mishchenko A.L., Pessa J., Timonen S., Smirenski S.M., Strelnikov E.G., Chan S. Global population collapse in a superabundant migratory illegal trapping in China // Conservation Biology. 2015. №6. PP. 1684–1694.
9. Равкин Ю.С., Богомоллова И.Н., Цыбулин С.М., Железнова Т.К., Торопов К.В., Вартапетов Л.Г., Миловидов С.П., Юдкин В.А., Жуков В.С., Гуреев С.П., Покровская И.В., Касыбеков Э.Ш., Ананин А.А., Бочкарева Е.Н. Пространственно-типологическая неоднородность и экологическая организация летнего населения птиц срединного региона Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2016. Т. 9, № 1. С. 103–116. doi: 10.15372/SEJ20160111
10. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае / отв. ред. А.А. Максимов. Новосибирск : Наука, 1967. С. 66–75.
11. Одум Ю. Экология. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
12. Гашев С.Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень : Изд-во Тюмен. гос. ун-та, 2000. 220 с.
13. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Ученые записки Московского областного педагогического института им. Н.К. Крупской. 1962. Т. 109, вып. 1. С. 3–182.

14. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Академкнига, 2003. 808 с.
15. Штерман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1, вып. 2 / отв. ред. С.А. Зернов. М. ; Л. : АН СССР, 1938. 157 с.
16. Птицы Советского Союза / под общ. ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова. М. : Наука, 1951–1954. Т. 1–6.
17. Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель. Москва, Екатеринбург : Кабинетный учёный, 2014. Т. 2. 438 с.
18. Гашев С.Н. Статистический анализ для биологов (руководство по использованию программ «STATAN-1996»). Тюмень : Изд-во Тюмен. гос. ун-та, 1998. 20 с.
19. Лакин Г.Ф. Биометрия : Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
20. Гашев С.Н., Бетляева Ф.Х., Лупинос М.Ю. Математические методы в биологии: анализ биологических данных в системе STATISTICA. Тюмень : Изд-во Тюмен. гос. ун-та, 2014. 208 с.
21. Владышевский А.В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск : Наука, 1980. 264 с.
22. Юдкин В.А. Организация пространственного распределения птиц в репродуктивный период. Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2000. 105 с.
23. Романов А.А., Мелихова Е.В., Шемякин Е.В., Яковлев В.О. Высотно-поясная дифференциация населения птиц центральной части Верхоянского хребта (Восточная Сибирь, Россия) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 3 (35). С. 128–148.
24. Цыбулин С.М. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск : Наука, 2009. 234 с.
25. Вилков Е.В. Структура и пространственно-временная гетерогенность летнего населения птиц высокогорного Дагестана (на примере Чародинского района) // Юг России: экология, развитие. 2013. Т. 8, № 2. С. 77–89.
26. Вартапетов Л.Г., Исаев А.П., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н. Классификация и структура населения птиц Алданского нагорья // Поволжский экологический журнал. 2012. № 2. С. 157–164.
27. Шемякин Е.В., Вартапетов Л.Г., Борисов Б.З., Борисов З.З., Исаев А.П. Летнее население птиц верхних высотных-растительных поясов Алданского нагорья (на примере горы Эвота) // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2014. Т. 11, №3. С. 53–59.
28. Mac-Arthur R.H. Patterns of species diversity // Biology Reviews. 1965. Vol. 40. PP. 510–533.
29. Красная Книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 3-е изд., перераб. и доп. (отв. ред. Н.М. Пронин). Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. 688 с.

*Поступила в редакцию 26.03.2018 г.; повторно 21.09.2018 г.;
принята 27.11.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.*

Авторский коллектив:

Блашкова Кристина Эйдиевна – магистрант кафедры зоологии и эволюционной экологии животных Института биологии, Тюменский государственный университет (Россия, 625003. г. Тюмень, ул. Володарского, 6).

E-mail: batt2013@yandex.ru

Лупинос Мария Юрьевна – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии и эволюционной экологии животных Института биологии, Тюменский государственный университет (Россия, 625003. г. Тюмень, ул. Володарского, 6).

E-mail: mariya_lupinos@mail.ru

Ананин Александр Афанасьевич – д-р биол. наук, зам. директора по научной работе, Федеральное государственное бюджетное учреждение «Заповедное Подлеморье» (Россия, 671623, Республика Бурятия, п. Усть-Баргузин, ул. Ленина, д. 71); в.н.с., Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского Отделения Российской академии наук (Россия, 670047, Республика Бурятия, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, д. 6).

E-mail: a_ananin@mail.ru

For citation: Blashkova KA, Lupinos MY, Ananin AA. Regularities of altitudinal belt differentiation of the summer bird community in the Barguzin Nature Reserve. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:59-80. doi: 10.17223/19988591/44/4 In Russian, English Summary

Kristina A. Blashkova¹, Maria Y. Lupinos¹, Alexander A. Ananin^{2,3}

¹Tyumen State University, Tyumen, Russian Federation

²Barguzin State Nature Biosphere Reserve, Ust-Barguzin, Republic of Buryatia, Russian Federation

³Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, Russian Federation

Regularities of altitudinal belt differentiation of the summer bird community in the Barguzin Nature Reserve

The research presents the results of investigating the ecological regularities of altitudinal-belt differentiation of the bird population in the Barguzin reserve. Studying the formation of bird fauna and population in the conditions of altitudinal zoning, as well as the factors influencing it, is one of the promising research areas in the Baikal region. The results of such work carried out in undisturbed reference areas can serve as a basis for assessing the size and direction of the natural structure variability of bird communities. The Barguzin State Natural Biosphere Reserve is located in the Northeast Baikal region. It is the oldest Nature Reserve in Russia, created in 1916. Located in undisturbed natural systems, this reserve reflects best global environmental changes.

We collected data during expeditions in the summer 2014 on the territory of the reserve within the western slope of the Barguzin Range. The studies were conducted at key sites of the reserve in 5 altitudes: riverside plain (460-520 m asl and higher), foothill (520-630 m asl and higher), forest (630-1200 m asl and higher), subalpine (1200-1400 m asl and higher) and alpine (1400-2800 m asl and higher) in the valleys of three rivers. Ornithological surveys were carried out in the first half of summer, which corresponds to the nesting population of birds. When carrying out the research, we used the method of route counting of birds without limitation of the counting strip width, followed by recalculation to the area in terms of the bird detection range by the interval method (Ravkin Yu.S., 1967). The total length of the routes was 221 km, including the permanent route along the Davsha river valley - 62 km, along the Ezovka river valley - 69 km and the Bolshaya river valley- 90 km. We analyzed the bird population in selected areas using indices of diversity, domination and sustainability of bird communities (Odum Y, 1986; Gashev SN, 2000). We revealed dominant and subdominant species of high altitude belts of the investigated areas. Species whose number was 10% of the total population density of all species of the high-altitude belt were considered dominant (Kuzynkin AP, 1962). In the nomenclature and when compiling lists of birds, we followed L.S Stepanyan (Stepanyan LS, 2003). The names of some species were taken from The List of Birds of the Russian Federation (Koblik EA. et al, 2006). The fauna of nesting bird species was analyzed by their belonging to the faunal groups (Shtegman BK, 1938). The distribution of birds according to the

types of food and nesting was carried out taking into account the data presented in the ornithological reports "Birds of the Soviet Union" and "Birds of Siberia". Using cluster analysis, we determined the similarity of the bird community of the high-altitude belts of the Barguzin Range.

As a result of the conducted research, we registered 85 species of birds from 9 orders on the territory of the Barguzin Reserve. The main part of the bird population of all high-altitude areas of the reserve is Passeriformes (69% of the total number of species), followed by Charadriiformes (7% of the nesting fauna of the reserve) and Falconiformes (6%). The average density of birds varies from 65 individuals/km² in the alpine belt (the key section of the Davsha River valley) to 242 individuals/km² in the riverside-flat high-altitude area (the key section of the Bolshaya River) (See Tables 1 and 2). The species diversity of the avifauna of the Barguzin reserve reduces from the foot to the top of the mountains and it is confirmed by the abundance of birds, the parameters of the stability of communities and a complex of information-statistical indices (See Table 3). The overall sustainability of bird communities of the investigated key areas of the reserve takes high values. Bird communities are affected by abiotic and biotic environmental factors. The influence of the heat supply level is clearly traced. A rather low value of the overall stability of bird communities is characteristic of the riverside-flat and alpine high-altitude areas of the Davsha River. The lowest indicator of the overall stability of bird communities is characteristic of the Baikal terraces of the Bolshaya river valley (See Table 3). Probably, the factors that reduce the system stability in the research area can be the radiation balance and moisture conditions. The characteristic of the ecological and faunal structure indicated that the majority of bird species in the reserve belong to the Siberian fauna type (44%), in the trophic bird structure the most widely represented group is insectivorous bird species (45%), and tree nesting birds predominate in researched high-altitude areas during nesting process (35%). The maximum similarity of the avifauna within the Barguzin reserve is observed in the mountain-forest and sub-glacier-subalpine belts, which are distinguished by similar temperature conditions, vegetation composition and the most favorable moistening conditions for birds (See Fig. 1).

The paper contains 1 Figure, 3 Tables and 29 References.

Key words: Southern Siberia; altitudinal belt; bird population; species diversity.

References

1. Ananin AA, Ananina TL, Chernikin EM, Darizhapov EA, Fedorov AV, Fadeev AS, Budaeva SB. Monitoring prirodnikh kompleksov Severo- Vostochnogo Pribaykal'ya [Monitoring of natural complexes in the North-Eastern Pribaikalye]. *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika «Barguzinskiy» = Proceedings of the Barguzin State Natural Biosphere Reserve*. 2002;8:1-224. In Russian
2. Tyulina LN. Vlazhnyy pribaykal'skiy tip poyasnosti rastitel'nosti [Humid Baikal type of altitudinal vegetation zones]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 319 p. In Russian
3. Pronin NM. Barguzinskiy gosudarstvennyy prirodnyy biosfernyy zapovednik v pred'dverii stoletiya zapovednogo dela v Rossii [The Barguzinskii state wildlife biosphere preservation on the threshold of the centenary of the protected work in Russia]. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of the Buryat State University*. 2013;4:195-198. In Russian
4. Ananin AA. Ptitsy Barguzinskogo zapovednika [Birds of the Barguzin Nature Reserve]. Ulan-Ude: Buryat State University Publ.; 2006. 276 p. In Russian
5. Ananin AA. Long-term dynamics of the summer bird communities in high mountains of Barguzinskiy Ridge (North-East Pribaikalye). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2009;11(1-2):9-12. In Russian

6. Ananin AA. Ptitsy Severnogo Pribaykal'ya: dinamika i osobennosti formirovaniya naseleniya [Birds of Northern Baikal Region: The dynamics and features of population formation]. Ulan-Ude: Buryat State University Publ.; 2010. 296 p. In Russian
7. Ananin AA. Itogi i perspektivy 25-letnego opyta organizatsii ornitologicheskogo monitoringa v Barguzinskom zapovednike [Results and prospects of the 25-year experience of organizing ornithological monitoring in the Barguzin Reserve]. In: *Trudy Menzbirovskogo ornitologicheskogo obshchestva*. Materialy XIII Mezhdunarodnoy ornitologicheskoy konferentsii Severnoy Evrazii [Archives of the Menzbier Ornithological Society. Collected papers of the XIII Int. Ornithological Conf. of the Northern Eurasia. (Russia)]. Velik VP, Dzhamirzoev GS, editors. Makhachkala: ALEF Publ.; 2011;1:174-185. In Russian
8. Kamp J, Hölzel N, Wolanska K, Oppel S, Ananin AA, Durnev YA, Gashev SN, Mishchenko AL, Pessa J, Timonen S, Smirenski SM, Strelnikov EG, Chan S. Global population collapse in a superabundant migratory illegal trapping in China. *Conservation Biology*. 2015;29(6):1684-1694. doi: [10.1111/cobi.12537](https://doi.org/10.1111/cobi.12537)
9. Ravkin YuS, Bogomolova IN, Tsybulin SM, Zheleznova TK, Toropov KV, Vartapetov LG, Milovidov SP, Yudkin VA, Zhukov VS, Gureev SP, Pokrovskaya IV, Kasybekov ESh, Ananin AA, Bochkareva EN. Spatial-typological heterogeneity and environmental organization of the summer population of birds in the Middle Region of Northern Eurasia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2016;9(1):86-97. doi: [10.1134/S1995425516010121](https://doi.org/10.1134/S1995425516010121)
10. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [Method of describing forest landscape birds]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altai* [The nature of encephalitis outbreaks in the Altai]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 66-75. In Russian
11. Odum EP. Basic Ecology. Vol. 2. Vilenkina BYa, translator from English; Sokolov VE, editor. Moscow: Mir Publ.; 1986. 376 p. In Russian
12. Gashev SN. Mlekopitayushchie v sisteme ekologicheskogo monitoringa (na primere Tyumenskoy oblasti) [Mammals in the system of ecological monitoring (the example of Tyumen region)]. Tyumen': Tyumen State University Publ.; 2000. 220 p. In Russian
13. Kuzyakin AP. Zoogeografiya SSSR [Zoogeography of the USSR]. *Uchenye zapiski Moskovskogo oblastnogo pedagogicheskogo instituta im. N.K. Krupskoy* [Proceedings of N.K. Krupskaya Moscow Regional Pedagogical Institute]. 1962;109(1):3-182. In Russian
14. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy (v granitsakh SSSR kak istoricheskoy oblasti) [Conspectus of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region). Moscow: Nauka Publ.; 2003. 727 p. In Russian
15. Shtegman BK. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki [Basics of the ornithogeographic division of the Palearctic]. In: *Fauna SSSR. Ptitsy* [Fauna of the USSR. Birds]. Zernov SA, editor. Vol. 1(2). Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1938;1(2):1-157. In Russian
16. *Ptitsy Sovetskogo Soyuz*a [Birds of the Soviet Union]. Dement'ev GP, Gladkov NA, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1951-1954;1-6:1-652, 1-480, 1-680, 1-640, 1-803, 1-792 p. In Russian
17. Ryabitsev VK. Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel' [The Birds of Siberia: an Identification Guide]. Moscow, Yekaterinburg: Kabinetnyy uchenyy Publ.; 2014;2:1-438 p. In Russian
18. Gashev SN. Statisticheskii analiz dlya biologov (rukovodstvo po ispol'zovaniyu programm «STATAN-1996») [Statistical analysis for biologists (Guidelines for the Use of STATAN - 1996 Software Package: Tutorial]. Tyumen: Tyumen State University Publ.; 1998. 20 p. In Russian
19. Lakin GF. Biometriya: Uchebnoe posobie dlya biologicheskikh spetsial'nostey vuzov [Biometrics: Textbook for Biological specialties of Universities]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1990. 352 p. In Russian
20. Gashev SN, Betlyayeva FH, Lupinos MY. Matematicheskie metody v biologii: analiz biologicheskikh dannykh v sisteme STATISTICA [Mathematical methods in biology: biological data analysis in the STATISTICA system].

- Analysis of biological data in STATISTICA system: Tutorial]. Tyumen': Tyumen State University Publ.; 2014. 208 p. In Russian
21. Vladyshevskiy AV. Ekologiya lesnykh ptits i zverey (kormodobyvanie i ego biotsenoticheskoe znachenie) [Ecology of forest birds and animals (Foraging and role in biocenosis)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1980. 264 p. In Russian
 22. Yudkin VA. Organizatsiya prostranstvennogo raspredeleniya ptits v reproduktivnyy period [Organization of spatial distribution of birds during the reproductive period]. Novosibirsk: SO RAN, «Geo» Publ.; 2000. 105 p. In Russian
 23. Romanov AA, Melikhova EV, Shemyakin EV, Yakovlev VO. Altitudinal belt differentiation of bird population in the central part of the Verkhoyansk Range (Eastern Siberia, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):128-148. In Russian, English Summary
 24. Tsybulin SM. Ptitsy Altaya: prostranstvenno-vremennaya differentsiatsiya, struktura i organizatsiya naseleniya [Birds of the Altai: The spatial-temporal differentiation and the population structure and organization]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2009. 234 p. In Russian
 25. Vilkov YeV. Struktura i prostranstvenno-vremennaya geterogennost' letnego naseleniya ptits vysokogornogo Dagestana (na primere Charodinskogo rayona) [Structure and spatiotemporal heterogeneity of bird summer population in Dagestan high mountains (by example of Charodinsky district)]. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie = The South of Russia: Ecology, Development*. 2013;8(2):77-89. In Russian
 26. Vartapetov LG, Isaev AP, Larionov AG, Egorov NN. Classification and structure of bird communities in the Aldan upland region. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal = Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2012;2:157-164. In Russian
 27. Shemyakin EV, Vartapetov LG, Borisov BZ, Borisov ZZ, Isaev AP. Bird's summer population in the upper-altitudes plant zones of Aldan plateau (on the example of Evota Mountain). *Vestnik Severo-Vostochnogo federal'nogo universiteta im. M.K. Ammosova = Vestnik of North-Eastern Federal University*. 2014;11(3):53-59. In Russian
 28. MacArthur RH. Patterns of species diversity. *Biology Reviews*. 1965;40:510-533. doi: 10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x
 29. Krasnaya Kniga Respubliki Buryatiya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov [The Red Data Book of the Republic of Buryatia: Rare and endangered species of animals, plants and fungi]. 3rd ed. Ulan-Ude: Buryat Scientific Center SB RAS Publ.; 2013. 688 p. In Russian

Received 26 March 2018; Revised 21 September 2018;

Accepted 27 November 2018; Published 27 December 2018

Author info:

Blashkova Christina A, Graduate Student, Department of Zoology and Evolutionary Ecology of Animals, Institute of Biology, Tyumen State University, 6 Volodarsky Str., Tyumen 625003, Russian Federation.

E-mail: batt2013@yandex.ru

Lupinos Maria Y, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Zoology and Evolutionary Ecology of Animals, Institute of Biology, Tyumen State University, 6 Volodarsky Str., Tyumen 625003, Russian Federation.

E-mail: mariya_lupinos@mail.ru

Ananin Alexander A, Dr. Sci. (Biol.), Deputy Scientific Director, Federal State Budget Institution "Zapovednoe Podlemorye", 71 Lenina Str., Ust-Barguzin 671623, Republic of Buryatia, Russian Federation, Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 6 Sakhyanovoy Str., Ulan-Ude 670047, Republic of Buryatia, Russian Federation.

E-mail: a_ananin@mail.ru

УДК 598/20(575.2)(04)
doi: 10.17223/19988591/44/5

Э. Давранов

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

Пространственно-типологическая структура летне-осеннего и осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта (Тянь-Шань)

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения,
частично выполнены по программе ФНИ государственных академий
наук на 2013–2020 гг. Проект № АААА–А16–116121410122–4.

Выполнена классификация и выявлена структура летне-осеннего и осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта. С помощью линейной качественной аппроксимации рассчитана информативность полученных представлений. Проведено сравнение суммарных показателей орнитокомплексов Киргизского хребта, восточной части Иссык-Кульской котловины (Кыргызстан) и гор Алтая. В населении птиц выявлено участие семи типов фауны. В среднем по региону по обилию преобладают представители транспалеарктов, европейских, средиземноморских, китайских и монгольских видов. Основные тренды в летне-осеннем и осеннем населении птиц Киргизского хребта связаны с абсолютными высотами местности, теплообеспеченностью, облесенностью, увлажненностью, закустаренностью, распашкой, застроенностью и водностью. К наиболее значимым факторам среды, определяющим неоднородность населения птиц в указанные периоды, отнесены водность, продуктивность биоценозов, высотная поясность, облесенность, кормность и влагообеспеченность.

Ключевые слова: орнитокомплексы; организация населения; оценка связи; структура; классификация; факторы среды.

Введение

Летне-осенние и осенние орнитокомплексы из-за послегнездовых кочевок и миграций птиц существенно отличаются от весенне-летних. В этой связи представляет несомненный интерес выявление набора факторов среды, определяющих неоднородность структуры орнитокомплексов в различные сезоны года. Круглогодичные исследования динамики сезонных изменений ранее проводились в Северо-Восточной [1] и Центральной [2] провинциях Алтая, а также на Среднем Урале [3–5]. Подобные исследования в Северном Кыргызстане ранее не проводили. Цель работы – описать изменения структуры населения птиц северного макросклона Киргизского хребта в летне-осенний и осенний периоды и сравнить их со структурными изменениями орнитокомплексов Иссык-Кульской котловины и гор Алтая.

Результаты подобных исследований могут быть использованы при планировании природоохранных мероприятий, оценке эколого-экономических ущербов при реализации хозяйственных проектов и прогнозировании временных изменений. Поэтому проведение подобных работ достаточно актуально.

Материалы и методики исследования

В цикле подобных исследований проанализированы результаты учетов птиц, проведенных круглогодично с 16 июня 1991 г. по 15 июня 1992 г. на северном макросклоне Киргизского хребта. По полученным показателям обилия с помощью метода упорядоченной классификации отдельно для каждого уровня высот (высокогорья, среднегорья, предгорья) выявлены сезонные аспекты населения птиц. В летне-осенний и осенний периоды обследовано по 22 местообитания. Количественные характеристики населения птиц по сезонным аспектам опубликованы ранее [6]. Учеты проведены на маршрутах без ограничения ширины трансекта с последующим пересчетом данных по среднегрупповым дальностям обнаружения [7]. В каждом местообитании с двухнедельной повторностью проходили по 5 км маршрута. Всего за оба сезона пройдено 550 км. По этим данным на основе коэффициентов сходства Жаккара–Наумова с помощью программы факторной классификации [8, 9] выявлены факторы среды, коррелирующие с неоднородностью населения птиц, составлены классификации, по которым построены графы сходства. Оценка силы связи изменчивости орнитокомплексов и факторов среды проведена с помощью линейной качественной аппроксимации [10]. Для сравнения использованы результаты учетов птиц на Алтае [11–15] и в Иссык-Кульской котловине [16]. Названия видов птиц даны по А.И. Иванову [17], кроме чернозобого дрозда, седоголового щегла и маскированной трясогузки, которых вслед за Л.С. Степаняном [18] считали отдельными видами. Названия типов фауны и их состав даны по Б.К. Штегману [19] с некоторыми дополнениями.

Результаты исследования и обсуждение

Выявление закономерностей эколого-географических изменений животного населения обычно проводят по результатам кластерного анализа, которые позволяют не только упорядочить имеющуюся информацию, выявить доминирующие тренды, но и в качественном виде проследить связь неоднородности населения птиц с факторами среды. Поэтому первым этапом таких исследований служит, как правило, классификация сообществ.

Классификация летне-осенних орнитокомплексов

Система населения незастроенной суши

Типы населения:

1. Высокогорный лугово-стланиковый (альпийских и субальпийских лугов, арчовых стлаников и скал, осыпей: лидеры по обилию (%) – малая розовая чечевица (*Carpodacus rhodochlamys* Brandt, 1843) 12, гималайский

вьюрок (*Leucosticte nemoricola* Hodgson, 1836) 11, черногрудая красношейка (*Calliope pectoralis* Gould, 1837) и каменка-плясунья (*Oenanthe isabellina* Cretzschmar, 1820) по 6, чечевица (*Corpadacus erythrinus* Pallas, 1770) 5; лидеры по биомассе (%) – клушица (*Pyrrhocorax pyrrhocorax* Linnaeus, 1758) 17, сорока (*Pica pica* Linnaeus, 1758) 12, скалистый голубь (*Columba rupestris* Pallas, 1811) 9, кеклик (*Alectoris kakelik* (Falk), J.E. Gray, 1830) 8, темнобрюхий улар (*Tetraogallus himalayensis*, G.R. Gray, 1843) 7; суммарное обилие – 350 особей/км²; биомасса – 25 кг/км²; встречено видов – 53, в том числе фоновых – 34; доля преобладающих типов фауны по обилию (10% и более) – тибетского 38, монгольского 19, китайского 18, европейского 12) (далее эти показатели приведены в обеих классификациях в том же порядке без наименования);

2. Среднегорный лесолугово-степной (еловых, арчевых и пойменных лесов, кустарников, лугов и степей, яблоневых садов и клеверных полей: серая славка (*Silvia communis* Latham, 1787) 11, зарничка (*Phylloscopus inornatus* Blyth, 1842) 10, скворец (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758), черногрудый (*Passer hispaniolensis* Temminck, 1820) и полевой (*P. montanus* Linnaeus, 1758) воробьи по 5; майна (*Acridotheres tristis* Linnaeus, 1766) 12, чёрная ворона (*Corvus corone* Linnaeus, 1758) 9, скворец 8, фазан (*Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758) 7, сорока 6; 814/40; 92/64; европейского 40, средиземноморского 15, транспалеарктов 12, сибирского типа 10);

3. Предгорный полупустынный (полупустынь: хохлатый жаворонок (*Galerida cristata* Linnaeus, 1758) 35, каменка-плясунья 28, полевой жаворонок (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758) 8, плешанка (*Oenanthe pleshanka* Lepeshin, 1770) и грач (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758) по 5; грач 28, хохлатый жаворонок 23, чёрная ворона 13, каменка-плясунья 12, сизоворонка (*Coracias garrulus* Linnaeus, 1758) 6; 100/7; 19/12; монгольского 37, средиземноморского 34, европейского 16, транспалеарктов 12).

Система населения селитебных и агроландшафтов

Типы населения:

4. Высокогорный поселковый (майна 54, клушица 23, сорока 15, чёрная ворона 8; майна 31, клушица 29, чёрная ворона 23, сорока 16; 143/30; 4/4; европейского и монгольского по 23);

5. Предгорный поселково-полевой (предгорных крупных и малых поселков, кошар, полей: полевой и домовый (*Passer domesticus* Linnaeus, 1758) воробьи 32 и 25, майна 8, сизый голубь (*Columba livia* Linnaeus, 1789) 6, малая горлица (*Streptopelia senegalensis* Linnaeus, 1766) 5; сизый голубь 25, майна 15, полевой и домовый воробьи 12 и 11, малая горлица 9; 3608/238; 47/42; транспалеарктов 60, средиземноморского 19).

Система населения водно-околоводных сообществ

6. Речной тип населения (горная (*Motacilla cinerea* Tunster, 1771) и маскированная (*M. personata* Gould, 1861) трясогузки 59 и 29%, бурая (*Cinclus pal-*

lasii Temminck, 1820) и обыкновенная (*C. cinclus* Linnaeus, 1758) оляпки по 4, перевозчик 2; горная и маскированная трясогузки 38 и 26, бурая и обыкновенная оляпки 13 и 8, синяя птица (*Myophonus caeruleus* Scopoli, 1786) 10; 1466/39; 6/6; транспалеарктов 65).

Классификация осенних орнитокомплексов

Система населения птиц незастроенной суши

Типы населения:

1. Высокогорный луговой (альпийских и субальпийских лугов: красношапочный вьюрок 41, коноплянка (*Cannabina cannabina* Linnaeus, 1758) 8, клушица 8, гималайский вьюрок 7, бледная завирушка (*Prunella fulvescens* Severtzov, 1873) 6; темнобрюхий улар 36, клушица 18, кеклик 13, альпийская галка (*Graculus graculus* Linnaeus, 1766) 7, сорока 6; 228/15; 25/20; средиземноморского 42, монгольского 24, тибетского 14, европейского 14);

2. Высокогорный стланиковый (арчевых стлаников, скал и осыпей высокогорья: малая розовая чечевица 18, зарничка 13, горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros* Gmelin, 1774) 10, седоголовая горихвостка (*Phoenicurus caeruleocephala* Vigors, 1831) 7, кеклик 5; кеклик 36, клушица 11, сорока 10, малая розовая чечевица 9, альпийская галка 6; 278/21; 30/25; тибетского 37, монгольского 26, сибирского 16);

3. Среднегорный лесолугово-степной (арчевых и еловых лесов, кустарников и луговых степей: черногорлая завирушка (*Prunella atrogularis* Brandt, 1844) 17, зяблик (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758) 14, зарничка 11, чернозобый дрозд (*Turdus atrogularis* Jarocki, 1819) 6, рыжешейная синица (*Parus rufonuchalis* Blyth, 1849) 6; кеклик 22, чёрная ворона 19, сорока 12, чернозобый дрозд 9, черногорлая завирушка 6; 678/38; 56/35; европейского 32, сибирского 18, китайского 10);

4. Предгорный лесо-полевой (степей, пойменных лесов и полей: полевой и черногрудый воробьи 17 и 7, седоголовый щегол (*Carduelis caniceps* Vigors, 1831) 7, зяблик 6, обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758) 5; кеклик 15, серая ворона (*Corvus cornix* Linnaeus, 1758) и фазан – по 14, сорока 7, чёрная ворона 6; 719/57; 62/49; европейского 39, транспалеарктов 28, средиземноморского и сибирского типов – по 10);

5. Предгорный садовый (яблоневых садов: зяблик 35, зарничка 9, крапивник (*Troglodytes troglodytes* Linnaeus, 1758) 8, зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides* Sandevall, 1837) и перепел (*Coturnix coturnix* Linnaeus, 1758) по 8; сорока 25, зяблик 21, перепел 20, малая горлица 10, серая ворона 6; 216/8; 19/16; европейского 65, сибирского 9);

6. Предгорный полупустынный (полупустынь: чибис (*Vanellus vanellus* Linnaeus, 1758) 27, горная трясогузка 17, хохлатый жаворонок 13, теньковка (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817) 8, степной конёк (*Anthus richardi* Vieillot, 1818) 7; чибис 57, чёрная ворона 16, хохлатый жаворонок 6, серая ворона 5,

Тип населения [Type of population]

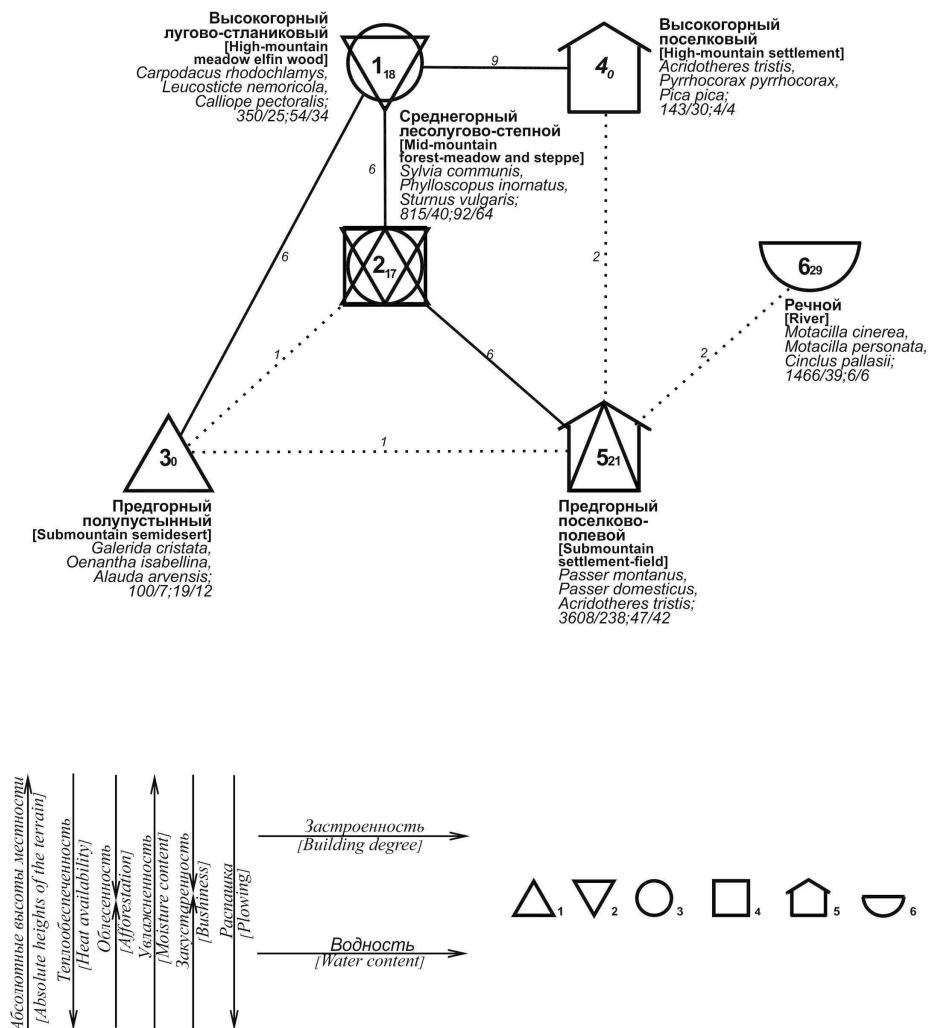


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура летне-осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта
 [Fig. 1. Spatial and typological structure of the summer-autumn bird population of the northern macroslope of the Kyrgyz ridge]

перепел 4; 142/13; 17/15; транспалеарктов 53, европейского 14, средиземно-морского 13).

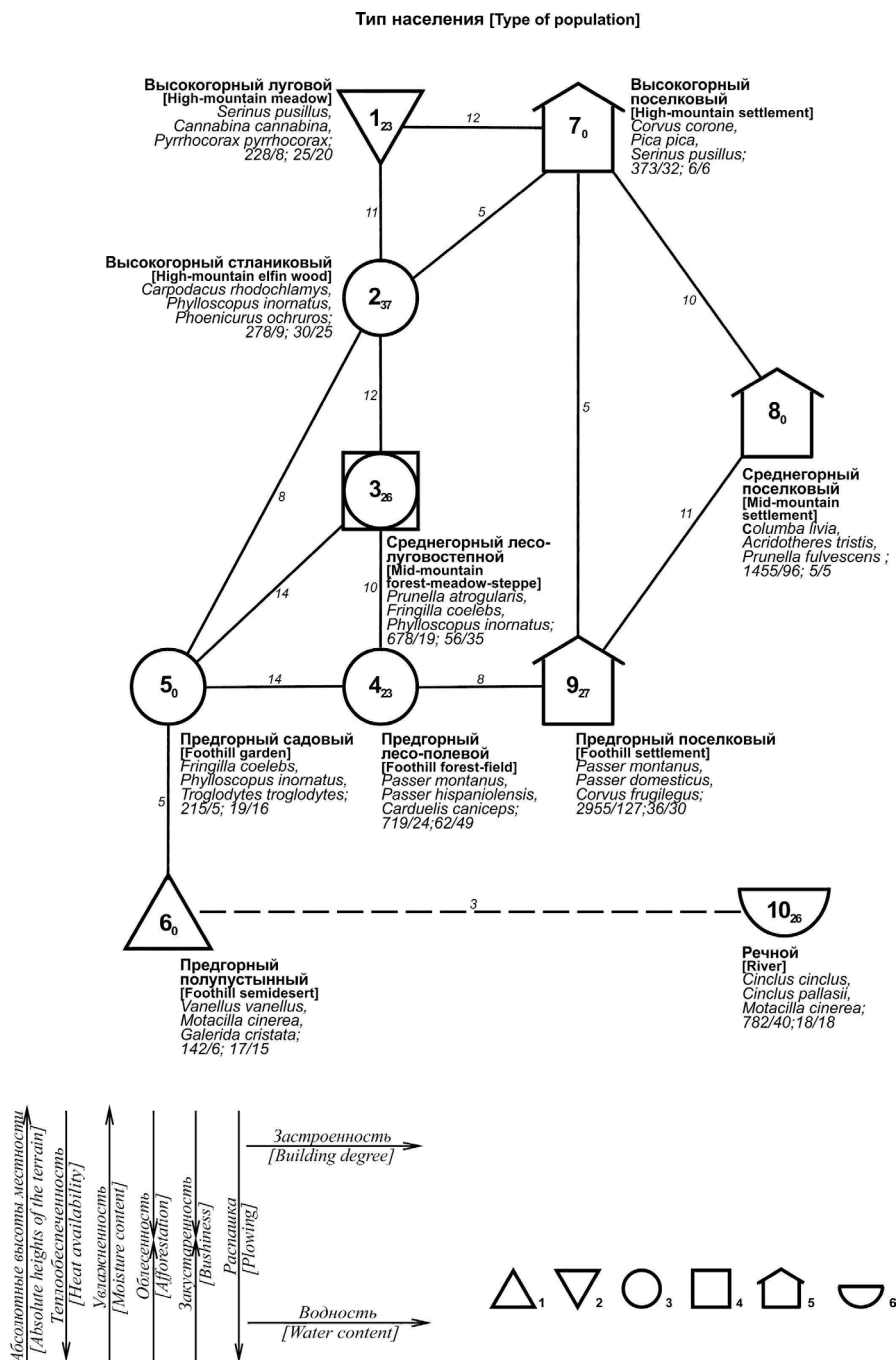


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта
[Fig. 2. Spatial and typological structure of the autumn bird population of the northern macroslope of the Kyrgyz ridge]

Система населения птиц застроенной суши

Типы населения:

7. Высокогорный поселковый (чёрная ворона 39, сорока 36, красношапочный вьюрок 9, зяблик 6, клушица 5; чёрная ворона 72, сорока 22, клушица 4; зяблик 0,3, красношапочный вьюрок 0,2; 373/131; 6/6; европейского 81, монгольского 10, средиземноморского 9);

8. Среднегорный поселковый (сизый голубь 43, майна 30, бледная завирушка 13, сорока 11, чёрная ворона 2; сизый голубь 63, майна 18, сорока 13, чёрная ворона 5, бледная завирушка 1; 1455/295; 5/5; средиземноморского 43, монгольского 14, европейского 13);

9. Предгорный поселковый (полевой и домовый воробьи 39 и 20, грач 9, сизый голубь и майна по 6; грач 33, сизый голубь 15, чёрная ворона 11, полевой воробей 8, майна 6; 2955/337; 36/30; транспалеарктов 60, европейского 18, средиземноморского 11).

Система населения птиц водно-околоводных сообществ

10. Речной тип (оляпка 27, бурая оляпка 26, горная трясогузка 17, шилохвость (*Anas acuta* Linnaeus, 1758) 10, белая трясогузка (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758) 6; шилохвость 54, бурая оляпка 13, оляпка 10, средний крохаль (*Mergus serrator* Linnaeus, 1758) 9, синяя птица 5; 741/119; 12/12; транспалеарктов 51, китайского 31, сибирского 12).

Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов

Графы сходства орнитокомплексов Киргизского хребта иллюстрируют в основном высотно-поясные изменения (рис. 1 и 2). Лишь на реках эти отличия незначимы. В Восточном Прииссыккулье водно-околоводные сообщества на графе образуют вертикальный ряд [16], что обусловлено наличием крупных естественных водоемов. Сходство внутри типов выше, чем между ними. Осенью дифференциация орнитокомплексов выше, чем в летне-осенний период (количество типов населения птиц увеличилось с 6 до 10). Осенью внутреннее и внешнее сходство типов орнитокомплексов за счет миграций увеличивается.

Пространственная организация населения

В оба периода в формировании неоднородности населения птиц отмечено влияние девяти факторов среды (таблица). Наиболее велико воздействие водности и продуктивности биоценозов, ими можно учесть 21–25% дисперсии сходства орнитокомплексов. Несколько менее значимы поясность (абсолютные высоты местности), облесенность, кормность и влагообеспеченность. Еще меньше влияют остальные из перечисленных в таблице факторов. Оценки связи по рассматриваемым сезонам отличаются незначитель-

но. Осенью по сравнению с предыдущим периодом влияние всех факторов почти не меняется, хотя связь с их неразделимыми сочетаниями (режимами) значительно выше.

Сила связи факторов среды и неоднородности летне-осеннего и осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта¹

[The strength of the connection between environmental factors and the heterogeneity of the summer-autumn and autumn bird populations of the northern macroslope of the Kyrgyz ridge]

Факторы и режимы [Environmental factors and modes]	Учетная дисперсия [Explained dispersion], %				
	Летне-осенний период, Киргизский хребет [Summer and Autumn period, Kyrgyz ridge]	Осенний период, Киргизский хребет [Autumn period, Kyrgyz ridge]	II половина лета, Северо-Восточный Алтай [II half of summer, North-Eastern Altai]	II половина лета, Северный Алтай [II half of summer, Northern Altai]	II половина лета, Центральный Алтай [II half of summer, Central Altai]
Водность [Water content]	25	22	31	34	9
Продуктивность биоценозов [Productivity of biocoenoses]	21	21	63	—	—
Высотная поясность [Altitudinal zonation]	17	12	20	22	18
Облесенность [Afforestation]	17	16	73	61	38
Кормность [Food capacity]	16	18	63	—	43
Влагообеспеченность [Water availability]	15	16	31	82	23
Закустаренность [Bushiness]	13	13	34	48	21
Состав лесообразующих пород [Forest-forming species composition]	11	9	63	55	34
Застроенность [Building degree]	10	16	5	13	5
Выпас скота [Cattle grazing]	3	2	—	—	—
Распашка [Plowing]	2	1	8	0,2	0,6
Наличие скал и осыпей [Presence of rocks and talus]	1	1	—	—	—
Все факторы [All environmental factors]	73	73	84	92	61
Режимы классификационные [Classification modes]	56	68	76	—	58
Режимы структурные [Structural modes]	62	83	75	—	61

Окончание таблицы [Table (end)]

Факторы и режимы [Environmental factors and modes]	Учетная дисперсия [Explained dispersion], %				
	Летне-осенний период, Киргизский хребет [Summer and Autumn period, Kyrgyz ridge]	Осенний период, Киргизский хребет [Autumn period, Kyrgyz ridge]	II половина лета, Северо-Восточный Алтай [II half of summer, North-Eastern Altai]	II половина лета, Северный Алтай [II half of summer, Northern Altai]	II половина лета, Центральный Алтай [II half of summer, Central Altai]
Все факторы и режимы [All environmental factors and modes]	85	92	87	—	69

¹ При сравнении показателей, влияющих на население птиц рассматриваемых регионов, для провинций Алтая взяты средние значения указанных показателей.

В летне-осенний период на Киргизском хребте в результате послегнездовых кочевок сходство орнитокомплексов возрастает, а количество выделенных типов птиц сокращается до 6 с 12 и 11 типов по сравнению с предыдущими периодами [20], а осенью увеличивается до 10 типов (см. рис. 1, 2). В среднем по всему Алтаю во второй половине лета количество типов равно семи и почти не изменялось по сравнению с зимними показателями [21]. На Киргизском хребте водно-околоводные орнитокомплексы не образуют вертикального ряда, а на Алтае и в Восточном Прииссыккулье разделены по абсолютным высотам.

На Киргизском хребте значимость продуктивности, облесенности, влагообеспеченности и закустаренности в оба периода почти сходны (см. таблицу). На Алтае в целом влияние состава лесобразующих пород на неоднородность населения птиц больше в 4,6 раза, облесенности и влагообеспеченности – в 3, закустаренности – в 2,6, а кормности – в 2. Это обусловлено наличием на Алтае значительных по площади лесных территорий и большей полноты насаждений. Напротив, застроенность, наличие скал и осыпей и выпас скота больше влияют на орнитокомплексы на Киргизском хребте, но сила влияния распахки больше на Алтае. Интегральная связь со всеми факторами и их сочетаниями (режимами) почти равна во всех рассматриваемых регионах.

Видовое и фоновое богатство в летне-осенний период сравнительно высоко в большинстве местообитаний Киргизского хребта, за исключением полей, полупустынь и рек. Наибольшие показатели характерны для среднегорий (92 и 64 вида соответственно). Для горно-таежных провинций Алтая максимальные значения по видовому и фоновому богатству в основном характерны для лесного пояса: в Северо-Восточном Алтае – 145 и 57 видов, в Центральном – 123 и 39, в Северном – 86 и 38, а по всему Алтаю – 180 и 50. Таким образом, видовое богатство в среднегорьях Алтая значительно больше, чем общее число видов, зарегистрированных на Киргизском хребте

(ранее было указано, что видовое богатства птиц на Киргизском хребте во второй половине лета (летне-осенний период) больше, чем во многих алтайских провинциях [21], однако обобщенный анализ показал обратное), а фоновых видов – меньше. Эта разница связана с длительностью и объемом исследований: на северном макросклоне Киргизского хребта работы вели только в 1991–1992 гг., а на Алтае – 42 года (в 1959–2001 гг.) [12].

Лидирующих видов на Киргизском хребте 27, на Северном и Северо-Восточном Алтае – 29 и 34, по всему Алтаю – 74. Общими лидерами для обеих горных систем были перевозчик, оляпка, сизый голубь, полевой жаворонок, горная трясогузка, маскированная трясогузка, каменка-плясунья, плешанка, серая славка, пеночка-зарничка, чечевица, домовый и полевой воробьи, скворец, клушица, сорока, грач и чёрная ворона. Специфические лидеры для Киргизского хребта – малая горлица, бурая оляпка, хохлатый жаворонок, черногрудая красношейка, гималайский вьюрок, красношапочный вьюрок, малая розовая чечевица, черногрудый воробей и майна. Для Алтая в целом в качестве специфических лидеров отмечены горбоносый турпан (*Melanitta deglandi* Bonaparte, 1850), красношейная поганка (*Podiceps auritus* Linnaeus, 1758), хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* Linnaeus, 1758), травник (*Tringa totanus* Linnaeus, 1758), рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* Linnaeus, 1758), деревенская ласточка (*Hirundo rustica* Linnaeus, 1758), горный (*Anthus spinoletta* Linnaeus, 1758) и лесной (*A. trivialis* Linnaeus, 1758) коньки, черноголовый чекан (*Soxycola toquata* Linnaeus, 1766), варакушка (*Cyanosylvia svecica* Linnaeus, 1758), краснобрюхая горихвостка (*Phoenicurus erythrogaster* G黧denst鋎t, 1775), каменка (*Oenanthe oenanthe* Linnaeus, 1758), рябинник (*Turdus pilaris* Linnaeus, 1758), садовая камышевка (*Acrocephalus dumetorum* Blyth, 1849), теньковка (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817), бурая пеночка (*Ph. fuscata* Blyth, 1842), пухляк (*Parus montanus* Baldestein, 1827), поползень (*Sitta europea* Linnaeus, 1758), длиннохвостая овсянка (*Emberiza cioides* Brand, 1843), жемчужный горный (*Leucosticte brandti* Bonaparte, 1850) и сибирский горный (*L. arctoa* Pallas, 1811) вьюрки, горная коноплянка (*Cannabina flavirostris* Linnaeus, 1758) и снежный воробей (*Montifringilla nivalis*, Linnaeus, 1766).

На Киргизском хребте в летне-осенний период наибольшая плотность населения птиц (3608 особей/км²) и биомасса (238 кг/км²) характерны для предгорий, несколько ниже значения отмечены для среднегорий и значительно меньше – для высокогорий. Увеличение суммарного обилия птиц в предгорьях связано, возможно, с повторным размножением синантропных видов [22] и прикочевкой из верхних поясов после гнездования. Суммарное обилие птиц в водно-околоводных сообществах по сравнению с весенним и весенне-летним периодами резко увеличивается в результате размножения (1466 особей/км²), а фоновое богатство уменьшается (6). В целом по Северо-Восточному Алтаю во второй половине лета в период, наиболее близкий к летне-осеннему времени, на Киргизском хребте плотность населения птиц

колеблется от 157 до 851 особей/км², в Северном – в пределах 383–623, в Центральном – 33–528 и в среднем по Алтаю – 36–643. Наибольшие показатели свойственны лесным и лесостепным местообитаниям, минимальные значения характерны для высокогорий. Те же тенденции проявляются и при анализе суммарных показателей биомассы [12].

В рационе птиц Киргизского хребта плодов и семян растений в энергетическом эквиваленте больше, чем на Алтае (в предгорьях – 70% и высокогорьях – 42%). Доля беспозвоночных в питании птиц летом на Киргизском хребте колеблется от 29% по застроенной суше до 91% в полупустынях. Средние значения свойственны для лесных, лугостепных и стланиковых местообитаний. В Северо-Восточном Алтае доля беспозвоночных в рационе птиц больше (52–95% [8]), как и позвоночных. В Северо-Западном Алтае доля беспозвоночных колеблется в пределах от 79 (в среднегорьях) до 96% (в высокогорьях), семян и сочных плодов – от 0,4 до 14%, позвоночных – от 1 до 6% и вегетативных частей растений – от 1 до 7% [14]. В Северном Алтае от 77 до 82% энергетических потребностей птицы удовлетворяют за счет беспозвоночных, за счет семян и плодов – 21% и только 2% – потребляя позвоночных [11]. В летний период в Восточном Прииссыккулье энергетические затраты птицы восполняют преимущественно за счет беспозвоночных [16]. В общем, складывается впечатление, что с увеличением аридизации доля семян и сочных плодов в рационе птиц увеличивается, а беспозвоночных уменьшается.

В летне-осеннее время на Киргизском хребте больше всего птиц кормятся на земле (от 52% в лесолугово-степных типах местообитаний до 98% в полупустынях), в кронах деревьев (в результате послегнездовых кочевок птицы частично покидают облесенные местообитания и концентрируются в степных и антропогенных ландшафтах [11]) и кустарниках – от 2 до 25%, на воде – 9% и меньше всего – в воздухе и на стволах деревьев (0,03–2%). Почти такая же тенденция свойственна Восточному Прииссыккулью [16]. В Северо-Восточном Алтае во второй половине лета от 36 до 84% птиц собирают корм на земле, в кустарниках – от 5 до 38%, в кронах деревьев – 10–35%, в воздухе – до 2%, на стволах деревьев и на воде – до 1% [13]. В высокогорьях Северо-Западного Алтая до 76% птиц собирают корм на земле, в среднегорьях – от 8 до 12%, а в низкогорьях – 24%. В кронах деревьев абсолютное большинство птиц кормится в пределах среднегорий (66–68%), в низкогорьях – 30%, а в высокогорьях – всего 1%. Доля птиц, собирающих корм в кустарниках высокогорий, достигает 23%, в среднегорьях – 16%, а в низкогорьях – 44%. На стволах деревьев в целом по провинции питаются от 0,8 до 4%, в воде – 12%, а воздухе – до 1% [14].

Отличия в доле особей, собирающих корм в том или ином ярусе растительности, зависят от структурной сложности растительного покрова и кормности местообитаний. Так, наличие деревьев и кустарников естественно снижает долю птиц, собирающих корм на земле. В воздухе и на воде всегда кормится малая часть птиц. Причина этого – в незначительной корм-

ности или специфичности добывания кормов, поскольку не все виды птиц приспособлены к сбору пищи в этих условиях.

В летне-осеннее время на Киргизском хребте представителей китайского, сибирского и тибетского типов фауны встречали чаще в высокогорных местообитаниях, средиземноморских птиц и транспалеарктов – повсеместно, но их было больше в предгорьях и среднегорьях. Птиц европейских и монгольских видов больше по обилию в высокогорьях и предгорьях. Арктические виды отмечены только в высокогорьях и в чрезвычайно малом количестве. Почти таков же фаунистический состав населения птиц на Восточном Прииссыккулье [16].

На Северо-Восточном Алтае во второй половине лета транспалеаркты и представители сибирского и китайского типов фауны доминируют в предгорных и среднегорных поясах. Доля европейских птиц повсеместно велика. Участие остальных типов фауны незначительно. На Центральном Алтае европейские и сибирские виды доминируют в предгорьях и среднегорьях, монгольские и транспалеаркты – только в высокогорьях. На Северном Алтае представители европейского типа фауны в числе доминирующих отмечены во всех поясах; транспалеаркты – в среднегорьях, а сибирские – в предгорьях. На Алтае в целом в это время значимо участие шести типов фауны. Как и на Киргизском хребте, тибетских птиц чаще видели в высокогорьях, транспалеарктов, европейских и китайских птиц – повсеместно, монгольских – в среднегорьях и предгорьях, а сибирских – чаще в высокогорьях и среднегорьях.

Осенью на Киргизском хребте из-за миграций птиц их плотность, биомасса, а также видовое и фоновое богатство больше в предгорных и среднегорных местообитаниях. Состав лидирующих видов в осеннее время сильно отличается от летне-осеннего. Лишь шесть видов из предыдущего периода – сизый голубь, хохлатый и полевой жаворонки, горная трясогузка, оляпка и бурая оляпка – осенью по-прежнему входят в число лидеров.

От 22 до 80% птиц Киргизского хребта осенью питаются преимущественно семенами и сочными плодами и беспозвоночными (6–72%), а также позвоночными животными (1–30%). На земле собирают корм от 31 до 98% птиц, в кронах – 0,4–59 %, в кустах – 0,5–16%, на воде – 60–74 %, а в воздухе – в чрезвычайно малом количестве.

Птиц тибетского и монгольского типов фауны чаще встречали в высокогорьях, последние отмечены еще в предгорьях. Транспалеаркты, сибирские, европейские и средиземноморские птицы входят в число преобладающих во всех поясах. Большее количество китайских птиц зарегистрировано в среднегорьях и предгорьях.

Заключение

Иерархические и структурные классификации населения птиц Киргизского хребта в летне-осенний и осенний сезоны иллюстрируют наличие трех

систем населения: незастроенной и застроенной суши и водно-околоводных местообитаний. Изменения населения двух первых из них значимы, хотя и не полностью совпадают с отличиями в абсолютных высотах местности. Водно-околоводные сообщества птиц образуют единый тип орнитокомплексов независимо от уровня высоты. В летне-осеннее время на Киргизском хребте количество выделенных типов сокращается наполовину по сравнению с предыдущими сезонами (весенний и весенне-летний) из-за послегнездовых кочевок птиц, а на Алтае число выделенных типов почти не изменяется по сезонам.

На Киргизском хребте значимость облесенности, продуктивности, влагообеспеченности и закустаренности в оба периода (лето и осень) почти одинакова. В то же время влияние состава лесообразующих пород, влагообеспеченности, закустаренности и кормности местообитаний в несколько раз больше на Алтае, чем на Киргизском хребте. Напротив, застроенность, выпас скота и наличие скал и осыпей больше влияют на Киргизском хребте. Множественная оценка корреляции с факторами и режимами вместе почти одинаковы по обоим регионам.

На северном макросклоне Киргизского хребта сходство типов населения птиц, а также сила связи с факторами среды выше в осенний период, чем в летне-осенний. По-прежнему на неоднородность орнитокомплексов значимо влияют водность, продуктивность и кормность местообитаний и несколько меньше – облесенность и закустаренность. Еще меньше воздействие абсолютных высот местности, а застроенности, напротив, больше. Влияние всех вместе факторов среды по сравнению с летне-осенним периодом не изменяется, а показатели связи с природно-антропогенными режимами гораздо больше.

Все расчеты проведены в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. За помощь в проведении расчетов автор искренне признателен И.Н. Богомоловой, за выполненные рисунки – М.И. Лялиной, за консультации и редактирование статьи – д-ру биол. наук Ю.С. Равкину и А.В. Макарову.

Литература

1. Равкин Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск : Наука, 1973. 375 с.
2. Бочкарева Е.Н. Сезонная динамика населения птиц среднегорий Центрального Алтая // Алтайский зоологический журнал. 2008. С. 58–65.
3. Ливанов С.Г. Сезонная динамика населения птиц Среднего Урала // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 9, № 5. С. 549–564.
4. Ливанов С.Г. Классификация птиц Среднего Урала по сходству распределения // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 10, № 3. С. 349–356.
5. Ливанов С.Г. Пространственная организация населения птиц Среднего Урала // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 10, № 5. С. 625–636.

6. Давранов Э. Границы сезонных аспектов населения птиц северного макросклона Киргизского хребта // Алтайский зоологический журнал. 2011. Вып. 5. С. 74–88.
7. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы и теоретические представления. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
8. Трофимов В.А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск : Институт экономики и промышленного производства СО АН СССР, 1976. Ч. 2. С. 24–36.
9. Трофимов В.А., Равкин Ю.С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л. : Зоологический институт АН СССР, 1980. С. 113–115.
10. Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. С. 253–269.
11. Цыбулин С.М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск : Наука, 1999. 519 с.
12. Цыбулин С.М. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск : Наука, 2009. 234 с.
13. Бочкарева Е.Н., Ирисова Н.Л. Птицы Тигирекского заповедника // Труды Тигирекского заповедника. Барнаул, 2009. Вып. 2. 209 с.
14. Торопов К.В., Граждан К.В. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2010. 394 с.
15. Бочкарева Е.Н., Ливанов С.Г. Птицы Центрального Алтая: численность, распределение и пространственно-временная дифференциация населения. Новосибирск : Наука-Центр, 2013. 544 с.
16. Касыбеков Э.Ш. Птицы восточной части Иссык-Кульской котловины (численность, распределение и пространственная организация населения) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Академия наук СССР (Сибирское отделение). Новосибирск : Биол. ин-т СО АН СССР; 1990. 23 с.
17. Иванов А.И. Каталог птиц СССР. Л. : Наука, 1976. 275 с.
18. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : ИКЦ Академкнига, 2003. 808 с.
19. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1, вып. 2. 157 с.
20. Давранов Э. Пространственно-типологическая структура и организация весеннего и весенне-летнего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта (Тянь-Шань) // Принципы экологии. 2017. № 2. С. 4–14.
21. Давранов Э. Сезонная и высотно-поясная динамика населения птиц Киргизского хребта (Северный Тянь-Шань) // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2014. Вып. 4. С. 36–43.
22. Янушевич А.И., Тюрин П.С., Яковлева И.Д., Кыдыралиев А., Семенова Н.И. Птицы Киргизии. Фрунзе : Изд-во АН Киргизской ССР, 1960. 272 с.

*Поступила в редакцию 24.05.2018 г.; повторно 05.10.2018 г.;
принята 27.11.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.*

Давранов Эгамберди – н.с. лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).
E-mail: zm@eco.nsc.ru

For citation: Davranov E. Spatial and typological structure of autumn-summer and autumn populations of birds of the northern macroslope of the Kyrgyz range (Tian Shan). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:81-98. doi: 10.17223/19988591/44/5 In Russian, English Summary

Egemberdi Davranov

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

Spatial and typological structure of autumn-summer and autumn populations of birds of the northern macroslope of the Kyrgyz range (Tian Shan)

In the autumn-summer and autumn periods, post-nesting migrations significantly change the appearance of spring-summer ornithocomplexes. In this connection, it is of undoubted interest to identify a set of environmental factors that determine the heterogeneity of the ornithocomplexes' structure in the indicated seasons in comparison with the preceding ones. The aim of this research was to describe changes in the structure of the bird population of the northern macroslope of the Kyrgyz ridge during these periods and compare it with the structural changes in the Altai mountains. The results of bird counts conducted from June 16, 1991 to June 15, 1992 on the northern macroslope of the Kyrgyz ridge were analyzed. The seasonal aspects of the bird population were determined by the obtained abundance indicators using the method of ordered classification separately for each level of heights (high mountains, middle mountains, foothills). 22 habitats were surveyed in both periods. The studies were carried out on the routes with no restriction on the width of the transect, with recalculation of the data for the average group detection distances. Within every habitat, 5 km of the route was covered with a two-week repetition. In total, 550 km were covered for both seasons.

The research showed that strustural classification of the bird population of the Kyrgyz range in the autumn-summer and autumn seasons illustrates the existence of three systems of bird population: undeveloped, built-up land and water habitats. Water communities of birds form a single ornithocomplex type, regardless of the altitude. In autumn and summer, on the Kyrgyz ridge, the number of allocated types is reduced by half compared to the previous seasons (spring and spring-summer) due to post-breeding dispersal of birds (See Fig. 1 and 2). In autumn, the number of types on the Kyrgyz ridge increases to 10. The importance of afforestation, productivity and altitudinal zonation in both periods is almost the same. The influence of the composition of forest-forming species, water availability, bushiness and food capacity is several times higher in the Altai mountains than on the Kyrgyz ridge (See Table). On the contrary, water content and building degrees, cattle grazing and the presence of rocks and talus have a greater impact on the Kyrgyz ridge. The number of the registered bird species in the Altai is much larger than on the Kyrgyz ridge, and vice versa for background species. There are 26 leading species on the Kyrgyz ridge and 35 in the Altai mountains. The common leaders for both regions were 10. More mountain and synanthropic species are leading on the Kirghiz ridge. In the Altai, there are more forest and wetland species among the leaders. On the Kyrgyz ridge, these are predominantly passerines, and in the Altai, in addition, plate-tailed birds and waders. The total abundance and biomass of birds is greater on the Kyrgyz ridge, the maximum indicators are characteristic of foothill settlements. In the Altai, there are more invertebrates and vertebrates in the birds' diet, as well as vegetative parts of plants, whereas there are more seeds and juicy fruits on the Kyrgyz ridge. In the autumn-summer period on the Kyrgyz ridge and in the Altai, Tibetan birds prevail in the highland belt. Mediterranean birds are rare in the Altai, whereas on the Kyrgyz ridge they are encountered in significant numbers in all belts. Species of the European fauna type in the Altai prevail in all belts, and on the Kyrgyz ridge, mainly, in the foothills and highlands. Birds of the Mongolian fauna type prefer highlands and foothills of the Kyrgyz ridge and foothills and middle

mountains of the Altai mountains. Chinese species were recorded as predominant in the high mountains of the Kyrgyz ridge and in all high-altitude belts of the Altai mountains. The Siberian fauna type is abundantly noted in the high mountains of the Kyrgyz ridge and in the middle mountains and highlands of the Altai. Arctic birds in the Altai were not encountered in the considered seasons, and on the Kyrgyz ridge they were detected in small numbers in the high mountains. The indicators of the total abundance and biomass in autumn are less than in the autumn-summer period. As a result of migration, population density and species richness increased in foothill habitats, whereas on the rest of the territory they decreased. In the diet of birds, the number of seeds and juicy fruits on an energy equivalent basis increases in autumn, and the number of invertebrates decreases. The proportion of birds finding food on the ground was almost unchanged compared with the previous period; that from air and shrubs decreased, and that from other tiers increased. Tibetan and Mongolian species still occur in significant numbers in the highlands in autumn. They were detected also in the foothills. In all belts, in autumn, European and Siberian birds joined the leaders of the previous season due to the autumn migration. There were more Chinese forms in the foothills, in contrast to the autumn-summer period. The strength of the connection with environmental factors is almost identical with the summer-autumn period. The heterogeneity of the ornithocomplexes is significantly determined by water content, productivity and food capacity of habitats and somewhat less by afforestation and bushiness. The absolute height of the terrain affects even less, and the building degree, on the contrary, affects greater. In autumn, the influence of all environmental factors together does not change compared to the autumn-summer period; the indicators of natural-anthropogenic modes are higher.

Thus, the characteristic difference between habitats of arid zones and humid ones is a decrease in the number of types in the second half of summer (summer-autumn period). The total abundance and background richness is greater on the Kyrgyz ridge. Passerines are leaders for the Kyrgyz ridge; waders and plate like birds are leaders for the Altai. In the Altai, forest and water-swamp birds are more prevalent, whereas mountain and synanthropic species predominate in the Kyrgyz ridge. The species composition in both mountain regions are the same, but in different seasons and high-altitude zones the ratio of their abundance and species number varies. In autumn, the spatial heterogeneity of the bird population of the Kyrgyz ridge differs from the previous season: the number of identified population types increases almost twofold.

The paper contains 2 Figures, 1 Table and 22 References.

Key words: ornithocomplexes, environmental factors, population organization, connection evaluation, structure, classification.

Funding: The research was partially carried out within the Fundamental Research Program of the State Academies of Sciences for 2013-2020 (Project No AAAA-A16-116121410122-4).

Acknowledgment: All calculations were performed in the data bank of the laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS (Novosibirsk, Russia). The author is sincerely grateful to IN Bogomolova for help with calculations, to MI Lyalina for the drawings, and to YuS Ravkin, Dr. Sci. (Biol.) and AV Makarov for consulting and editing the paper.

References

1. Ravkin YuS. Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya [Birds of the North-Eastern Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973. 375 p. In Russian
2. Bochkareva EN. Sezonnaya dinamika naseleniya ptits srednegoriy Tsentralnogo Altaya [Seasonal dynamics of the bird population in the Middle Mountains of Central Altai]. *Altayskiy zoologicheskiy zhurnal = Altai Zoological Journal*. 2008;4:58-65. In Russian

3. Livanov SG. Seasonal time course of birds population of the Middle Urals. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2002;9(5):549-564. In Russian
4. Livanov SG. Classification of birds of the Middle Urals by similarity of distribution. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2003;10(3):349-356. In Russian
5. Livanov SG. Spatial organization of the Middle Urals bird population. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2003;10(5):625-636. In Russian
6. Davranov E. Granitsy sezonnykh aspektov naseleniya ptits severnogo makrosklona Kirgizskogo khrebtta [The boards of season aspects of bird population on the northern macroslope of the Kirgizski range]. *Altayskiy zoologicheskii zhurnal = Altai Zoological Journal*. 2011;5:74-87. In Russian
7. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: Principles, methods and theoretical generalizations]. Vartapetov LG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
8. Trofimov VA. Modeli i metody kachestvennogo faktornogo analiza matritsy svyazi [Models and methods of qualitative factor analysis of the connection matrix]. In: *Problemy analiza diskretnoy informatsii* [Problems of analysis of discrete information]. Mirkin BG, editor. Novosibirsk: Publishing House of the SB of the USSR Academy of Sciences; 1976. pp. 24-36. In Russian
9. Trofimov VA, Ravkin YuS. Ekspress metod otsenki svyazi prostranstvennoy neodnorodnosti zhivotnogo naseleniya i faktorov sredy [Express method for assessing the relationship between the spatial heterogeneity of animal population and environmental factors]. In: *Kolichestvennye metody v ekologii zhivotnykh* [Quantitative methods in the ecology of animals]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 135-138. In Russian
10. Ravkin YuS, Kupershtokh VL, Trofimov VA. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ptits [Spatial organization of bird communities]. In: *Ptitsy lesnoy zony Priob'ya* [Birds of the forest zone of the Ob river region]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. pp. 253-269. In Russian
11. Tsybulin SM. Ptitsy Severnogo Altaya [Birds of the Northern Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1999. 519 p. In Russian
12. Tsybulin SM. Ptitsy Altaya: prostranstvenno-vremennaya differentsiatsiya, struktura i organizatsiya naseleniya [Birds of the Altai: The spatial-temporal differentiation and the population structure and organization]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2009. 234 p. In Russian
13. Toropov KV, Grazhdan KV. Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya: 40 let spustya [Birds of the North-Eastern Altai: 40 years later]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ.; 2010. 394 p. In Russian
14. Bochkareva EN, Irisova NL. Ptitsy Tigirekskogo zapovednika [Birds of the Tigirekskiy Reserve]. Barnaul: Proceedings of the Tigirekskiy State Nature Reserve Publ.; 2009. 209 p. In Russian
15. Bochkareva EN, Livanov SG. Ptitsy Tsentral'nogo Altaya: chislennost', raspredelenie i prostranstvenno-vremennaya differentsiatsiya naseleniya [Birds of the Central Altai: Abundance, distribution and spatial-temporal differentiation of the population]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ.; 2013. 544 p. In Russian
16. Kasybekov ESh. *Ptitsy Vostochnoy chasti Issyk-kul'skoy kotloviny (chislennost', raspredelenie i prostranstvennaya organizatsiya naseleniya)* [Birds of the Eastern part of the Issyk-Kul basin (number, distribution and spatial organization of the population)]. [CandSci. Dissertation Thesis, Zoology]. Novosibirsk: Biological Institute of the SB RAS; 1990. 23 p. In Russian

17. Ivanov AI. Katalog ptits SSSR [The Bird Catalog of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 275 p. In Russian
18. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredelnykh territoriy (v granitsakh SSSR kak istoricheskoy oblasti) [Summary of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the USSR as a historical region)]. Moscow: ICC of the Academic Book Publ.; 2003. 808 p. In Russian
19. Shtegman BK. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki [Basics of the ornithogeographic division of the Palearctic]. In: *Fauna SSSR. Ptitsy* [Fauna of the USSR. Birds]. Zernov SA, editor. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1938;1(2):1-157. In Russian
20. Davranov E. Spatial-typological structure and organization of the spring and spring-summer bird communities of the Northern macroslope of the Kyrgyz ridge (Tien-Shan). *Printsipy ekologii = Principles of the Ecology*. 2017;2(23):4-14. In Russian
21. Davranov E. Seasonal and altitude-belt dynamics of birds communities of the Kirghiz mountain range (Northern Tien-Shan). *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya = The Buryat State University Bulletin. Biology, Geography*. 2014;4(2):36-43. In Russian
22. Yanushevich AI, Tyurin PS, Yakovleva ID, Kydyraliev A, Semenova NI. Ptitsy Kyrgyzii [Birds of Kyrgyzstan]. Frunze: Publishing House of the Academy of Sciences of Kyrgyz SSR; 1960. 272 p. In Russian

*Received 24 May 2018; Revised 05 October 2018;
Accepted 27 November 2018; Published 27 December 2018*

Author info:

Davranov Egemberdi, Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: zm@eco.nsc.ru

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 57.04

doi: 10.17223/19988591/44/6

С.В. Луценко¹, Е.Г. Черемных², Н.Е. Седякина¹,
Н.Т. Молдогазиева¹, Т.И. Громоных¹, Н.Б. Фельдман¹

¹Первый Московский государственный медицинский университет
имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской
Федерации (Сеченовский университет), г. Москва, Россия

²Научный центр психического здоровья, г. Москва, Россия

Исследование биологической активности липосомного сангвинарина на культурах опухолевых клеток и простейших

Работа выполнена при поддержке проекта повышения конкурентоспособности ведущих
российских университетов среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

Получена липосомная форма сангвинарина на основе лецитина и холестерина, характеризующаяся средним размером частиц $108,5 \pm 2,2$ нм, дзета-потенциалом $-34,7 \pm 1,4$ мВ и способностью к пролонгированному высвобождению действующего вещества. Проведено исследование активности липосомного сангвинарина на культурах опухолевых клеток и клеток простейших. Липосомная форма сангвинарина обладала цитотоксической активностью, близкой к активности свободного вещества, в отношении опухолевых клеток карциномы молочной железы человека линии MCF-7 (IC_{50} 14,5 и 9,4 мкМ соответственно). Минимальная подавляющая концентрация липосомного сангвинарина в отношении инфузорий *P. caudatum* составляла 0,49 мкМ. Препарат оказывал выраженное стимулирующее действие на процесс тромбообразования, а также функциональную активность системы комплемента в отношении инфузорий *T. pyriformis*, в 2 раза сокращая время их полужизни в сыворотке крови. Полученные результаты позволяют рассматривать липосомный сангвинарин в качестве перспективного противоопухолевого и антипротозойного средства.

Ключевые слова: сангвинарин; липосомы; противоопухолевая активность; карцинома MCF-7; тромбообразование; антипротозойная активность; *Paramecium caudatum*; *Tetrahymena pyriformis*.

Введение

Сангвинарин представляет собой бензофенантридиновый алкалоид, содержащийся в растениях семейства Маковых (Papaveraceae). С точки зрения применения в медицине привлекательными особенностями сангвинарина являются его относительно низкая токсичность [1, 2] и плури-

потентность действия. Сангвинарин обладает противомикробной [3, 4], противовирусной [5], противопаразитарной [6–8], противовоспалительной [9], антитромбоцитарной [10], антиангиогенной [11] и противоопухолевой активностью [12]. Одним из важных свойств сангвинарина является выраженная способность к подавлению тромбообразования, опухолевого роста и метастазирования. Сангвинарин проявляет антитромбоцитарное действие путем подавления адгезии и агрегации тромбоцитов [13]. Ингибирование циклооксигеназы служит одним из путей подавления тромбообразования, например, с помощью ацетилсалициловой кислоты, которая необратимо ингибирует циклооксигеназу тромбоцитов и эндотелиальных клеток, подавляя образование тромбоксана A2 [14, 15]. В то же время аспирин подавляет образование в эндотелиальных клетках простаглицлина, который предотвращает агрегацию тромбоцитов и вызывает вазодилатацию. Тромбоксан A2 синтезируется активированными тромбоцитами и стимулирует активацию новых тромбоцитов, а также их агрегацию. Активная форма тромбоксана A2 крайне неустойчива и способна самопроизвольно превращаться в неактивный метаболит – тромбоксан B2. Период полураспада тромбоксана A2 в организме человека составляет 30 с [16]. Показано, что в концентрации 5–10 мкм сангвинарин ингибирует образование тромбоксана B2, но не подавляет агрегацию тромбоцитов, индуцируемую высокими концентрациями сериновой протеазы тромбина [17]. Сангвинарин также ингибирует циклооксигеназу-1 (IC_{50} 28 мкМ), но оказывает незначительный ингибирующий эффект на циклооксигеназу-2. Циклооксигеназы играют важную роль не только в тромбообразовании, но и в гомеостазе пищеварительного тракта, механизмах боли и воспалительных реакций организма [16]. Циклооксигеназа-1, являющаяся мишенью действия сангвинарина, также играет важную роль в патологическом ангиогенезе и злокачественной трансформации клеток молочной железы [18], поэтому изучение противоопухолевого действия сангвинарина в отношении клеток карциномы молочной железы имеет важное значение. Помимо циклооксигеназы-1, описаны и другие мишени противоопухолевого действия сангвинарина. Так, сангвинарин способен индуцировать апоптоз опухолевых клеток посредством активации каспазы 3 и подавления экспрессии Bcl-2 [19]. В клетках рака предстательной железы сангвинарин блокирует клеточный цикл путем индукции повышения уровня экспрессии ингибиторов циклинзависимых протеинкиназ и подавления экспрессии циклинзависимых протеинкиназ 2, 4 и 6 [20]. Также показано значительное ингибирование индуцированных тканевым полипептидным антигеном (ТРА) инвазии и миграции клеток рака молочной железы [21]. Такой ингибирующий эффект сангвинарина имеет особо важное значение, поскольку клетки рака молочной железы активно метастазируют в дистальные органы (печень, легкие, лимфатические узлы, кости), что является одной из главных причин высокой смертности пациентов с данным онкологическим заболеванием.

Таким образом, исследование модулирующего влияния сангвинарина на процессы тромбообразования и злокачественный рост, а также разработка эффективных транспортных терапевтических систем имеют большое практическое значение, поскольку возможности его применения в свободном виде ограничены вследствие низкой растворимости в биологических жидкостях. Представленные в литературе сведения о противоопухолевой активности липосомных форм сангвинарина весьма скромны, а сведения об антитромботической активности не представлены вовсе. В настоящее время продолжает быть актуальным поиск новых и совершенствование имеющихся систем транспорта терапевтических агентов широкого спектра действия, а также изучение новых мишеней для таких препаратов. В данной работе была получена, очищена и охарактеризована липосомная форма сангвинарина на основе лецитина и холестерина. С целью расширения потенциальных сфер терапевтического применения липосомного сангвинарина была исследована его противоопухолевая активность в отношении клеток карциномы молочной железы, а также влияние на тромбообразование. Биологическая активность липосомного сангвинарина была исследована в отношении клеток простейших – *Paramecium caudatum* и *Tetrahymena pyriformis*.

Материалы и методики исследований

В работе использовали сангвинарин, холестерин, фосфатно-солевой буфер, глюкозу, пептон, дрожжевой экстракт, триэтаноламин, Сефадекс G-50, NaCl, NaHCO₃, KCl, MgSO₄, CaCl₂ (Merck, Германия), лецитин (AppliChem, Германия). Остальные реактивы имели квалификацию «ч.д.а.».

Липосомы получали методом гидратации тонкослойной пленки буфером с последующей обработкой дисперсии ультразвуком. К смеси лецитина и холестерина в хлороформе (молярное соотношение 3:1) добавляли 0,4% раствор сангвинарина в метаноле. Смесь хлороформа с метанолом удаляли на роторном испарителе, продували высушенные липиды азотом и ресуспендировали в 40 мМ фосфатно-солевом буфере, pH 7,4. Суспензию подвергали обработке ультразвуком в течение 5 мин при 50°C с помощью ультразвукового дезинтегратора «Misonix sonicator S-4000» при амплитуде 60%. После фильтрации на фильтре с размером пор 0,45 мкм липосомный препарат подвергали 11-кратной экструзии через поликарбонатную мембрану с размером пор 100 нм с помощью ручного экструдера Avanti Mini-Extruder (Avanti Polar Lipids, Inc., США).

Очистку липосомной дисперсии от не включившегося в везикулы препарата проводили на колонке с Сефадекс G50, уравновешенным 40 мМ фосфатно-солевым буферным раствором, pH 7,4. Элюирование препарата липосом проводили тем же буферным раствором при скорости потока 2 мл/мин, под контролем УФ-детектора при длине волны λ 275 нм. Фракции, содержащие липосомный препарат, объединяли и использовали в дальнейших экспериментах.

Для определения эффективности инкапсулирования сангвинарина в липосомы к 100 мкл препарата липосом после диализа добавляли 200 мкл метанола, перемешивали и подвергали обработке ультразвуком в течение 5 мин. Затем образец центрифугировали и отбирали 100 мкл супернатанта для ВЭЖХ-анализа, который проводили с помощью хроматографа Agilent Technologies 1260 Infinity (США) на обращеннофазовой колонке C18. Подвижная фаза состояла из смеси водного (10%) ацетонитрила и трифторуксусной кислоты (0,1%); скорость потока составляла 1 мл/мин. Присутствующий в элюате с колонки сангвинарин определяли при длине волны λ 275 нм. С помощью стандартного образца сангвинарина строили калибровочный график, по которому определяли концентрацию сангвинарина. Эффективность включения сангвинарина в липосомы (Е) рассчитывали по формуле $E = (m_{\text{л}} / m_0) \cdot 100\%$, где $m_{\text{л}}$ – количество сангвинарина в липосомах, мг; m_0 – общее количество сангвинарина, мг.

Изучение формы и размеров полученных липосомных частиц осуществляли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6490LV (Япония). Исследуемые пробы покрывались 20 нм (40 с при 40 мА) слоем платины в автоматическом коутере JEOL JFC-1600. Определение размеров частиц и дзета-потенциала проводили методом динамического рассеяния света или фотонной корреляционной спектроскопии на анализаторе Zetasizer Nano ZS (Malvern Instruments Ltd, Великобритания).

Изучение динамики высвобождения сангвинарина проводили с помощью модифицированного метода диализа [22]. Препарат липосом (20 мл) в диализном мешке помещали в термостатируемый шейкер и диализировали при 37°C в течение 24 ч при постоянном перемешивании (50 об/мин) против фосфатно-солевого буфера (рН 7,4), содержащего 1% метанола. В качестве контроля использовали свободный сангвинарин, который диализировали в аналогичных условиях. Образцы отбирали для анализа через определенные промежутки времени, добавляя к исходному диализному раствору тот же объем свежего буфера. Содержание сангвинарина в диализате определяли с помощью обращеннофазовой ВЭЖХ.

В работе использовали опухолевые клетки карциномы молочной железы человека линии MCF-7. Клетки культивировали в пластиковых флаконах (Corning, США) в среде DMEM (Sigma, США), содержащей 10% эмбриональной бычьей сыворотки и 100 мкг/мл стрептомицина, в увлажненной атмосфере 5%-ного CO₂ в инкубаторе CB 53 (Binder GmbH, Германия) при 37°C. За 1 сут до эксперимента клетки рассеивали в 96-луночные планшеты для микротитрования (Corning, США) в среде для культивирования в плотности 5000–7000 клеток в лунку. Инкубировали клетки с растворами исследуемых препаратов в различных концентрациях в стандартных условиях 72 ч, после чего определяли выживаемость клеток с помощью МТТ-теста [23]. ЦТА препарата выражали в единицах IC₅₀ (молярная концентрация препарата, вызывающая гибель 50% клеток).

Оценку токсичности и биологического действия липосомного сангвинарина на клетки простейших проводили на приборе «БиоЛаТ» (Россия), имеющем в своем составе две видеокамеры, передающие изображения лунок планшета в компьютер, где полученные данные обрабатываются с помощью управляющей программы AutoCiliata, которая, в зависимости от варианта исследования, подсчитывает количество клеток или регистрирует изменения яркости в реакционной смеси [24].

В работе использовали лабораторные культуры клеток простейших *Paramecium caudatum* Ehrenberg и *Tetrahymena pyriformis* WH1 из коллекции Научного центра психического здоровья (ФГБНУ НЦПЗ, г. Москва). Клетки *P. caudatum* культивировали при температуре 25°C в чашках Петри на среде, содержащей 0,01% NaCl, 0,002% MgSO₄, 0,002% CaCl₂, 0,001% KCl, 0,001% NaHCO₃, с добавлением сухих дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*). Клетки *T. pyriformis* культивировали при 25°C на стерильной синтетической среде, содержащей 0,5% пептона, 0,5% глюкозы, 0,1% дрожжевого экстракта, 0,1% NaCl.

Минимальную подавляющую концентрацию липосомного сангвинарина определяли на инфузориях *P. caudatum* по тест-реакции гибели клеток в присутствии препарата в различных концентрациях [24]. В лунки планшета прибора «БиоЛаТ» вводили инфузории *P. caudatum* в среде культивирования. Включали команду подсчета клеток в заданных лунках и вводили препарат липосомного сангвинарина в исследуемых концентрациях. В течение 2 ч эксперимента через заданные промежутки времени оценивали выживаемость клеток в лунках с разной концентрацией препарата.

Оценку биологического действия сангвинарина на инфузорий *T. pyriformis* проводили по тест-реакции роста культуры при низкой заведомо нетоксичной для простейших концентрации препарата – 60 нг/мл. В лунки планшета прибора «БиоЛаТ» вносили 300–400 клеток *T. pyriformis* и препарат в указанной концентрации. Контролем служила дистиллированная вода. Эксперимент продолжали в течение 24 ч. Коэффициент пролиферации клеток (K_n) рассчитывали по формуле $K_n = N_1/N_0$, где N_1 – количество живых инфузорий после экспозиции в пробе, N_0 – количество живых инфузорий до начала этапа опыта.

Для оценки влияния липосомного сангвинарина на тромбообразование регистрировали размер и время начала образования сгустка в плазме крови с добавлением препарата и без него (контроль) [25]. В лунки планшета прибора «БиоЛаТ» вводили по 260 мкл буфера (0,1 М триэтаноламин, 1,5 mM MgCl₂, 2,5 mM CaCl₂) и 10 мкл липосомного сангвинарина (конечная концентрация сангвинарина в лунке составляла 600 нг/мл). В контрольные образцы вместо препарата вносили по 10 мкл дистиллированной воды. После оценки первоначальной яркости кадров всех заданных лунок планшета в них вводили по 30 мкл цитратной плазмы (пул из плазмы 10 здоровых доноров) и оценивали изменения яркости кадров. Влияние липосомного сангвинарина на тромбообразование оценивали по времени начала тромбообразования и плотности образующегося сгустка, соответствующей яркости кадра.

Действие липосомного сангвинарина на систему комплемента в сыворотке крови оценивали по времени гибели половины клеток-мишеней *T. pyriformis* [26]. В лунки планшета прибора вводили 260 мкл буфера, 10 мкл препарата (концентрация 60 нг/мл), 15 мкл разведенной в 4 раза сыворотки (пул из сывороток 10 здоровых доноров) и 15 мкл культуры инфузорий *T. pyriformis*. В контрольные лунки вводили те же компоненты, но вместо раствора препарата – 10 мкл дистиллированной воды. С помощью прибора «БиоЛаТ» оценивали изменение количества клеток в заданных лунках.

Обработку полученных данных проводили с помощью компьютерных программ AutoCiliata и Microsoft Excel 2010 (при анализе данных, полученных с прибора «БиоЛаТ»), а также программы Microcal Origin 6.0. Для выявления статистической значимости отличий использовали критерий Стьюдента; данные считали статистически значимыми при значениях $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Полученные методом гидратации тонкослойной пленки (лецитин-холестерин-сангвинарин), обработанные ультразвуком и очищенные с помощью гель-фильтрации липосомы представляли собой наноразмерные частицы сферической формы, по данным электронной микроскопии (рис. 1).

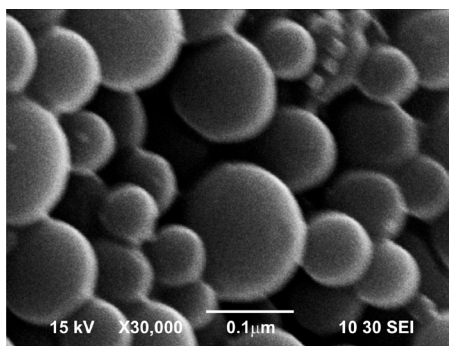


Рис. 1. Микрофотография липосомных частиц с сангвинарином, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Автор фотографии – Н.Е. Седякина
[Fig. 1. A micrograph of liposome particles with sanguinarine obtained using a scanning electron microscope. Photo by NE Sedyakina]

Средний размер полученных липосомных частиц с включенным в их состав сангвинарином, определенный с помощью метода динамического рассеяния света, составлял $108,5 \pm 2,2$ нм, дзета-потенциал $-34,7 \pm 1,4$ мВ. Эффективность включения сангвинарина в липосомы была достаточно высокой и составляла $72,8 \pm 4,8\%$. Ранее было продемонстрировано, что наночастицы образуют стабильные дисперсии, если значения их дзета-потенциала составляют ± 30 мВ и выше [27]. Дзета-потенциал полученных частиц

($-34,7 \pm 1,4$) отвечает данному критерию и позволяет предполагать достаточно высокую стабильность их дисперсии.

Исследование динамики высвобождения сангвинарина из липосом проводили при условиях, приближенных к физиологическим (pH 7,4; 37°C). Как видно из рис. 2, высвобождение сангвинарина из липосомного препарата происходило с наиболее высокой скоростью в первые 2 ч инкубации. В последующий период процесс высвобождения постепенно замедлялся, и после 24 ч инкубации высвобождение остаточного сангвинарина происходило довольно медленно, что может быть связано с его мембранной локализацией в липосомах. После 6 ч инкубации наблюдалось высвобождение из липосом более 50% сангвинарина, а после 70 ч инкубации высвобождалось около 93% сангвинарина. Таким образом, в целом высвобождение сангвинарина из липосом носит пролонгированный характер. При этом наблюдается достаточно полное высвобождение препарата (через 3 сут инкубации высвобождается более 94% сангвинарина).

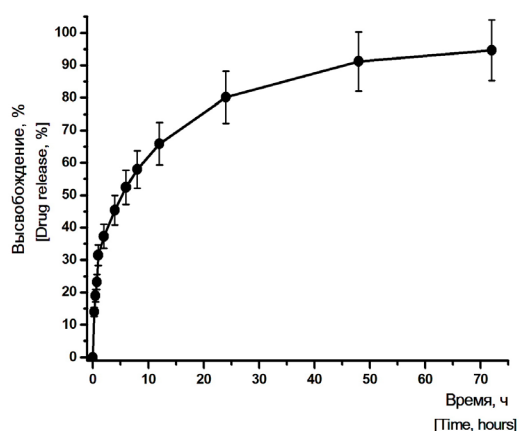


Рис. 2. Динамика высвобождения сангвинарина из липосомной дисперсии
[Fig. 2. Dynamics of sanguinarine release from liposomal dispersion]

Противоопухолевая активность липосомного сангвинарина была продемонстрирована ранее *in vitro* на культурах опухолевых клеток линий В16 и HeLa [28]. В связи с широким распространением среди населения опухолей молочной железы и актуальностью поиска новых эффективных противоопухолевых средств мы исследовали цитотоксическую активность липосомного сангвинарина в отношении культуры клеток карциномы молочной железы линии MCF-7.

Результаты исследования цитотоксической активности липосомного сангвинарина в отношении опухолевых клеток линий MCF-7 представлены на рис. 3. Липосомный сангвинарин проявлял дозозависимую цитотоксическую активность в отношении опухолевых клеток исследуемой линии в

микромольном диапазоне концентраций. ЦТА липосомного сангвинарина (IC_{50} 14,5 мкМ) была несколько ниже активности свободного сангвинарина (IC_{50} 9,4 мкМ), что может объясняться пролонгированным характером высвобождения сангвинарина из липосом в клеточную среду, а также спецификой компартментализации и внутриклеточного высвобождения препарата при его поглощении опухолевыми клетками путем эндоцитоза. Пролонгированное высвобождение и свойство преимущественного накопления липосом в опухолевой ткани могут оказать положительное влияние на терапевтическую эффективность при применении липосомного сангвинарина *in vivo*.

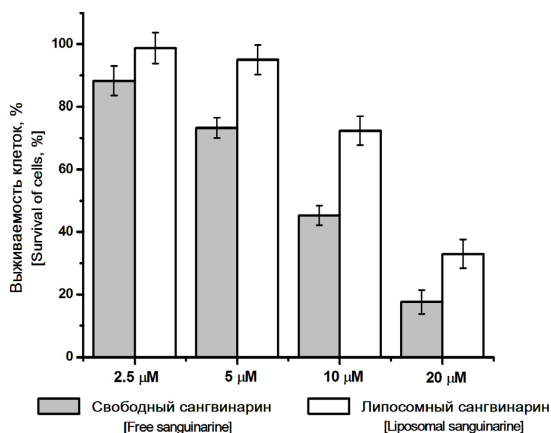


Рис. 3. Цитотоксическая активность липосомного и свободного сангвинарина в отношении опухолевых клеток карциномы молочной железы человека линии MCF-7 ($p < 0,05$ для концентраций 5–20 мкМ)
[Fig. 3. Cytotoxic activity of liposomal and free sanguinarine against tumor cells of human breast carcinoma MCF-7 ($p < 0.05$ for concentrations of 5–20 μM)]

Таким образом, липосомный сангвинарин может рассматриваться в качестве перспективной основы для создания противоопухолевых препаратов.

Ранее было показано, что липосомный сангвинарин оказывает антибактериальное действие в отношении грамположительных и грамотрицательных бактерий, а также некоторых микромицетов, что может свидетельствовать о возможности его практического применения в качестве антимикробного средства [29]. Исследований цитотоксической активности липосомного сангвинарина на клетках инфузорий не проводилось, хотя такого рода исследования представляются весьма актуальными, поскольку они позволяют оценить действие сангвинарина на простейшие эукариотические организмы, среди которых встречается также немало возбудителей болезней человека [30–32].

Результаты эксперимента по оценке влияния липосомного сангвинарина на выживаемость инфузорий *P. caudatum* представлены на рис. 4.

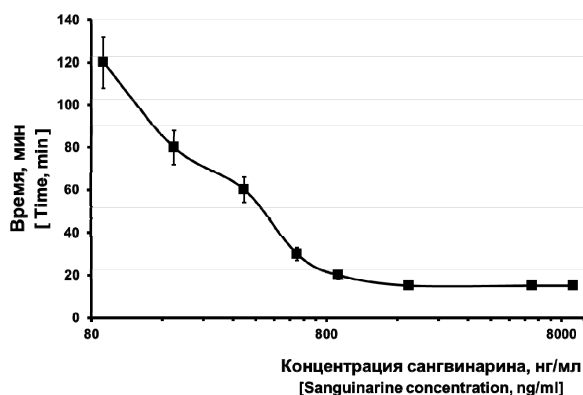


Рис. 4. Зависимость времени жизни клеток *Paramecium caudatum* от концентрации липосомного сангвинарина

[Fig. 4. The dependence of the lifetime of *Paramecium caudatum* cells on the concentration of liposomal sanguinarine]

Как видно из рис. 4, влияние липосомного сангвинарина на время жизни *P. caudatum* носило дозозависимый характер. В условиях эксперимента минимальная подавляющая концентрация липосомного сангвинарина составила 0,49 мкМ. При концентрациях от 0,245 мкМ и ниже препарат не вызывал гибели клеток в течение 2 ч; в течение последующих 24 ч также не наблюдалось гибели инфузорий. Таким образом, липосомный сангвинарин оказывает выраженное цитотоксическое действие в отношении представителя простейших (*Protozoa*) эукариотических одноклеточных организмов — *P. caudatum*, что может послужить основой для разработки антипротозойных препаратов. Для выявления видового спектра уязвимых к действию липосомного сангвинарина патогенных *Protozoa* требуются дополнительные исследования.

Также была проведена оценка влияния липосомного сангвинарина на защитные системы крови — коагуляцию и систему комплемента. Оценка влияния липосомного сангвинарина на тромбообразование *in vitro* проводили в цитратной плазме после ее рекальцификации. После оценки первоначальной яркости кадров всех заданных лунок планшета в них вводили по 30 мкл цитратной плазмы (пул из плазмы 10 здоровых доноров) и оценивали изменения яркости кадров. Влияние липосомного сангвинарина на тромбообразование оценивали по времени начала тромбообразования и плотности образующегося сгустка, соответствующей яркости кадра. Фотографии, иллюстрирующие динамику образования сгустков, приведены на рис. 5, а. Средние значения изменения яркостей кадров, соответствующие величинам образующихся сгустков, приведены на рис. 5, б.

Как видно из рис. 5, размер сгустка в растворах плазмы с добавлением липосомного сангвинарина существенно меньше по сравнению с контролем. При этом липосомный сангвинарин индуцирует образование сгустка

после 7 мин инкубации, тогда как в контроле образование сгустка начинается лишь после 14 мин инкубации. Таким образом, в условиях данного эксперимента липосомный сангвинарин оказывает выраженное стимулирующее действие в отношении тромбообразования. Ранее было показано, что свободный сангвинарин проявляет антитромбоцитарное действие путем ингибирования активности циклооксигеназы-1 (IC_{50} 28 мкМ), играющей важную роль в тромбообразовании, и подавления образования тромбоксана В2 [17]. Стимуляция тромбообразования липосомным сангвинарином может быть обусловлена как прямой активацией ферментов коагуляции, так и индукцией ферментативных реакций системы коагуляции, которые могут эффективно протекать на поверхности липосомных наночастиц. Обнаруженный эффект стимуляции тромбообразования липосомными частицами представляется важным с точки зрения необходимости его учета при расчете доз вводимого в кровотоки препарата.

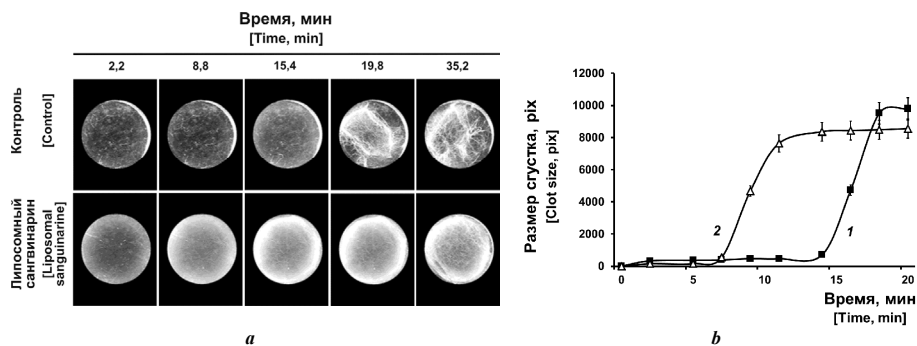


Рис. 5. Влияние липосомного сангвинарина в концентрации 600 нг/мл на процесс тромбообразования в плазме крови *in vitro*. *a* – фотографии лунок прибора «БиоЛат», содержащие контрольные и опытные пробы; *b* – динамика образования сгустков в плазме крови в контроле и в присутствии препарата липосомного сангвинарина (1 – контроль, 2 – липосомный сангвинарин).

Автор фотографии – Е.Г. Черемных

[Fig. 5. The effect of liposomal sanguinarine at a concentration of 600 ng/ml on the process of thrombus formation in blood plasma *in vitro*. *a* - Photographs of the wells of the "BioLat" device, containing control and test samples; *b* - Dynamics of thrombus formation in blood plasma in the control (1) and in the presence of liposomal sanguinarine (2). Photo by EG Cheremnykh]

Протозойные инфекции – вызываемые паразитическими простейшими заболевания – могут приводить к серьезным последствиям, вплоть до летального исхода. Как важный элемент иммунной системы организма система комплемента осуществляет неспецифическую защиту от протозойной инфекции. При проникновении в организм паразитических простейших происходит инициация цепи последовательных реакций, приводящих к образованию компонентами системы комплемента на клеточной поверхности

так называемого мембраноатакующего комплекса, действие которого приводит к лизису клетки. Мы исследовали влияние липосомного сангвинарина на возможность инициирования гибели клеток простейших путем активации системы комплемента в крови. Для этого в модельном эксперименте инфузории инкубировались в среде, содержащей сыворотку крови, в присутствии нетоксичной для них концентрации липосомного сангвинарина.

На рис. 6 приведены результаты исследования влияния липосомного сангвинарина в нетоксичной концентрации 60 нг/мл на функциональную активность системы комплемента в отношении инфузорий *T. pyriformis*. Как видно из рис. 6, время полужизни инфузорий-мишени системы комплемента (T_{50} 21,7 мин) в среде, содержащей сыворотку крови и липосомный сангвинарин, сокращалось по сравнению с контролем (T_{50} 41,6 мин) примерно в два раза. Это может свидетельствовать об активирующем действии липосомного сангвинарина в отношении сборки мембраноатакующего комплекса системы комплемента на поверхности клеток *T. pyriformis*, вызывающего их гибель. В отсутствие сыворотки крови в образцах липосомный сангвинарин в концентрации 60 нг/мл, напротив, оказывал стимулирующее действие в отношении роста *T. pyriformis* – значение коэффициента пролиферации для нативных клеток составляло $2,1 \pm 0,2$, для обработанных препаратом клеток – $6,4 \pm 0,8$ ($p < 0,05$).

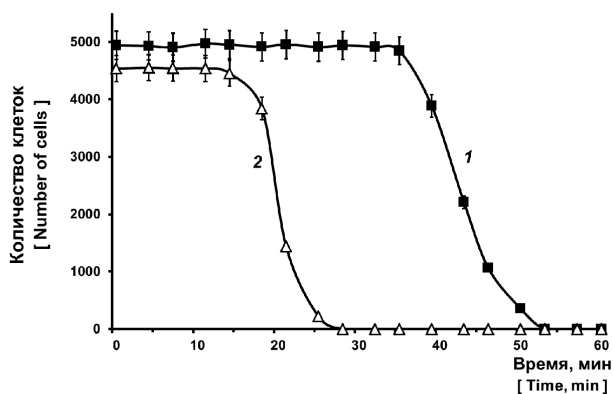


Рис. 6. Динамика гибели клеток *Tetrahymena pyriformis* – мишени системы комплемента – в среде, содержащей сыворотку крови, в присутствии липосомного сангвинарина: 1 – контроль, 2 – липосомный сангвинарин в концентрации 60 нг/мл

[Fig. 6. Dynamics of *Tetrahymena pyriformis* cell death - complement system targets - in a medium containing serum in the presence of liposomal sanguinarine.

1 - control, 2 - liposomal sanguinarine at a concentration of 60 ng/ml]

Представленные данные свидетельствуют о возможности стимулирующего влияния липосомного сангвинарина на систему комплемента. Данный эффект позволяет рассматривать перспективу использования липосомного сангвинарина в качестве иммуностимулирующего средства.

Заключение

Липосомы с сангвинарином, полученные методом гидратации тонко-слойной пленки на основе лецитина и холестерина, взятых в молярном соотношении 3:1, обладали небольшим размером и проявляли способность к пролонгированному высвобождению действующего вещества. Продemonстрированная в экспериментах *in vitro* выраженная цитотоксическая противоопухолевая и антипротозойная активность липосомного сангвинарина позволяет рассматривать его в качестве перспективного противоопухолевого и антипротозойного средства. Обнаруженный эффект стимуляции тромбообразования липосомным сангвинарином представляется важным с точки зрения необходимости его учета при выборе дозы вводимого в кровоток препарата.

Литература

1. Kosina P., Walterová D., Ulrichová J., Lichnovský V., Stiborová M., Rýdlová H., Vicar J., Krecman V., Brabec M.J., Simánek V. Sanguinarine and chelerythrine: assessment of safety on pigs in ninety days feeding experiment // Food and Chemical Toxicology. 2004. Vol. 42. PP. 85–91. doi: [10.1016/j.fct.2003.08.007](https://doi.org/10.1016/j.fct.2003.08.007)
2. Zdarilova A., Vrublova E., Vostalova J., Klejdus B., Stejskal D., Proskova J., Kosina P., Svobodova A., Vecera R., Hrbac J., Cernochova D., Vicar J., Ulrichova J., Simanek V. Natural feed additive of *Macleaya cordata*: safety assessment in rats a 90-day feeding experiment // Food and Chemical Toxicology. 2008. Vol. 46. PP. 3721–3726. doi: [10.1016/j.fct.2008.09.054](https://doi.org/10.1016/j.fct.2008.09.054)
3. Miao F., Yang X.J., Zhou L., Hu H.J., Zheng F., Ding X.D., Sun D.M., Zhou C.D., Sun W. Structural modification of sanguinarine and chelerythrine and their antibacterial activity // Natural Product Research. 2011. Vol. 25. PP. 863–875. doi: [10.1080/14786419.2010.482055](https://doi.org/10.1080/14786419.2010.482055)
4. Yang X.J., Miao F., Yao Y., Cao F.J., Yang R., Ma Y.N., Qin B.F., Zhou L. *In vitro* antifungal activity of sanguinarine and chelerythrine derivatives against phytopathogenic fungi // Molecules. 2012. Vol. 17. PP. 13026–13035. doi: [10.3390/molecules171113026](https://doi.org/10.3390/molecules171113026)
5. Tan G.T., Pezzuto J.M., Kinghorn A.D., Hughes S.H. Evaluation of natural products as inhibitors of human immunodeficiency virus type 1 (HIV-1) reverse transcriptase // Journal of Natural Products. 1991. Vol. 54. PP. 143–154. doi: [10.1021/np50073a012](https://doi.org/10.1021/np50073a012)
6. Miao F., Yang X.J., Ma Y.N., Zheng F., Song X.P., Zhou L. Structural modification of sanguinarine and chelerythrine and their *in vitro* acaricidal activity against *Psoroptes cuniculi* // Chemical and Pharmaceutical Bulletin (Tokyo) 2012. Vol. 60. PP. 1508–1513. doi: [10.1248/cpb.c12-00618](https://doi.org/10.1248/cpb.c12-00618)
7. Yao J.-Y., Li X.-L., Shen J.-Y., Pan X.-Y., Hao G.-J., Xu Y., Ying W.-L., Ru H.-S., Liu X.-L. Isolation of bioactive components from *Chelidonium majus* L. with activity against *Trichodina* sp. // Aquaculture. 2011. Vol. 318. PP. 235–238. doi: [10.1016/j.aquaculture.2011.04.035](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.04.035)
8. Wang G.X., Zhou Z., Jiang D.X., Han J., Wang J.F., Zhao L.W., Li J. In vivo anthelmintic activity of five alkaloids from *Macleaya microcarpa* (Maxim) Fedde against *Dactylogyrus intermedius* in *Carassius auratus* // Veterinary Parasitology. 2010. Vol. 171. PP. 305–313. doi: [10.1016/j.vetpar.2010.03.032](https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2010.03.032)
9. Lenfeld J., Kroutil M., Marsálek E., Slavík J., Preininger V., Simánek V. Antiinflammatory activity of quaternary benzophenanthridine alkaloids from *Chelidonium majus* // Planta Medica. 1981. Vol. 43. PP. 161–165. doi: [10.1055/s-2007-971493](https://doi.org/10.1055/s-2007-971493)

10. Tsai I.L., Wun M.F., Teng C.M., Ishikawa T., Chen I.S. Anti-platelet aggregation constituents from Formosan *Toddalia asiatica* // *Phytochemistry*. 1998. Vol. 48. PP. 1377–1382. doi: [10.1016/S0031-9422\(97\)00678-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(97)00678-X)
11. Xu J.Y., Meng Q.H., Chong Y., Jiao Y., Zhao L., Rosen E.M., Fan S. Sanguinarine is a novel VEGF inhibitor involved in the suppression of angiogenesis and cell migration // *Molecular and Clinical Oncology*. 2013. Vol. 1, № 2. PP. 331–336. doi: [10.3892/mco.2012.41](https://doi.org/10.3892/mco.2012.41)
12. Gaziano R., Moroni G., Buè C., Miele M.T., Sinibaldi-Vallebona P., Pica F. Antitumor effects of the benzophenanthridine alkaloid sanguinarine: Evidence and perspectives // *World Journal of Gastrointestinal Oncology*. 2016. Vol. 8. PP. 30–39. doi: [10.4251/wjgo.v8.i1.30](https://doi.org/10.4251/wjgo.v8.i1.30)
13. Maseri A., Cianflone D. Inflammation in acute coronary syndromes // *European Heart Journal Supplements*. 2002. Vol. 4 (Suppl. B). PP. B8–B13. doi: [10.1016/S1520-765X\(02\)90009-X](https://doi.org/10.1016/S1520-765X(02)90009-X)
14. Baigent C., Blackwell L., Collins R., Emberson J., Godwin J., Peto R., Buring J., Hennekens C., Kearney P., Meade T., Patrono C., Roncaglioni M.C., Zanchetti A. Aspirin in the primary and secondary prevention of vascular disease: collaborative meta-analysis of individual participant data from randomised trials // *Lancet*. 2009. Vol. 373. PP. 1849–1860. doi: [10.1016/S0140-6736\(09\)60503-1](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(09)60503-1)
15. Patrono C., García Rodríguez L.A., Landolfi R., Baigent C. Low-dose aspirin for the prevention of atherothrombosis // *The New England Journal of Medicine*. 2005. Vol. 353. PP. 2373–2383. doi: [10.1056/NEJMr052717](https://doi.org/10.1056/NEJMr052717)
16. Simmons D.L., Botting R.M., Hla T. Cyclooxygenase isozymes: the biology of prostaglandin synthesis and inhibition // *Pharmacological Reviews*. 2004. Vol. 56. PP. 387–437. doi: [10.1124/pr.56.3.3](https://doi.org/10.1124/pr.56.3.3)
17. Jeng J.H., Wu H.L., Lin B.R., Lan W.H., Chang H.H., Ho Y.S., Lee P.H., Wang Y.J., Wang J.S., Chen Y.J., Chang M.C. Antiplatelet effect of sanguinarine is correlated to calcium mobilization, thromboxane and cAMP production // *Atherosclerosis*. 2007. Vol. 191. PP. 250–258. doi: [10.1016/j.atherosclerosis.2006.05.023](https://doi.org/10.1016/j.atherosclerosis.2006.05.023)
18. Lavalley G.E., Bertagnolli A.C., Tavares W.L., Cassali G.D. Cox-2 expression in canine mammary carcinomas: correlation with angiogenesis and overall survival // *Veterinary Pathology*. 2009. Vol. 46. PP. 1275–1280. doi: [10.1354/vp.08-VP-0226-C-FL](https://doi.org/10.1354/vp.08-VP-0226-C-FL)
19. Han M.H., Yoo Y.H., Choi Y.H. Sanguinarine-induced apoptosis in human leukemia U937 cells via Bcl-2 downregulation and caspase-3 activation // *Chemotherapy*. 2008. Vol. 54. PP. 157–165. doi: [10.1159/000140359](https://doi.org/10.1159/000140359)
20. Adhami V.M., Aziz M.H., Reagan-Shaw S.R., Nihal M., Mukhtar H., Ahmad N. Sanguinarine causes cell cycle blockade and apoptosis of human prostate carcinoma cells via modulation of cyclin kinase inhibitor-cyclin-cyclin-dependent kinase machinery // *Molecular Cancer Therapeutics*. 2004. Vol. 3. PP. 933–940.
21. Park S.Y., Jin M.L., Kim Y.H., Lee S.J., Park G. Sanguinarine inhibits invasiveness and the MMP-9 and COX-2 expression in TPA-induced breast cancer cells by inducing HO-1 expression // *Oncology Reports*. 2014. Vol. 31. PP. 497–504. doi: [10.3892/or.2013.2843](https://doi.org/10.3892/or.2013.2843)
22. Zhang X., Lu S., Han J., Sun S., Wang L., Li Y. Preparation, characterization and *in vivo* distribution of solid lipid nanoparticles loaded with syringopicroside // *Pharmazie*. 2011. Vol. 66. PP. 404–407. doi: [10.1691/ph.2011.0350](https://doi.org/10.1691/ph.2011.0350)
23. Riss T.L., Moravec R.A., Niles A.L., Duellman S., Benink H.A., Worzella T.J., Minor L. Cell Viability Assays. In: Sittampalam G.S., Coussens N.P., Brimacombe K., et al., eds. *Assay Guidance Manual* [Internet]. Bethesda (MD): Eli Lilly & Company and the National Center for Advancing Translational Sciences; 2004-. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK144065/>
24. Черемных Е.Г., Кулешин А.В., Кулешина О.Н. Биотестирование пищевых добавок на инфузориях // *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности*. 2011. № 3. С. 5–12. Available at: <https://elibrary.ru/item.asp?id=16757361>

25. Kuleshina O.N., Kozlov L.V., Cheremnykh E.G. A universal method for measuring functional activity of complement in humans, laboratory, domestic, and agricultural animals, amphibians, and birds // *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 2014. Vol. 157, № 2. PP. 285–287. doi: [10.1007/s10517-014-2546-5](https://doi.org/10.1007/s10517-014-2546-5)
26. Ivanov P.A., Faktor M.I., Karpova N.S., Cheremnykh E.G., Brusov O.S. Complement-mediated death of ciliate *Tetrahymena pyriformis* caused by human blood serum // *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 2016. Vol. 160, №6. PP. 775–778. doi: [10.1007/s10517-016-3307-4](https://doi.org/10.1007/s10517-016-3307-4)
27. Riddick T.M., Zeta-Meter, Inc. Control of colloid stability through zeta potential: with a closing chapter on its relationship to cardiovascular disease. Livingston Pub. Co., 1968. 372 p.
28. Feldman N.B., Kuryakov V.N., Sedyakina N.E., Gromovykh T.I., Lutsenko S.V. Preparation of liposomes containing benzophenanthridine alkaloid sanguinarine and evaluation of its cytotoxic activity // *International Journal of Nanotechnology*. 2018. Vol. 15, № 4/5. PP. 280–287. doi: [10.1504/IJNT.2018.094785](https://doi.org/10.1504/IJNT.2018.094785)
29. Луценко С.В., Громовых Т.И., Каширин В.В., Курьяков В.Н., Баранова А.А., Садыкова В.С., Фельдман Н.Б. Исследование *in vitro* противоопухолевой и антимикробной активности препарата пэгилированных липосом с сангвинарином // *Антибиотики и химиотерапия*. 2018. Т. 63, № 3–4. С. 3–7.
30. Stanley S.L. Jr. Amoebiasis // *Lancet*. 2003. Vol. 361, №9362. PP. 1025–1034. doi: [10.1016/S0140-6736\(03\)12830-9](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(03)12830-9)
31. Desjeux P. Leishmaniasis: current situation and new perspectives // *Comparative immunology, microbiology and infectious diseases*. 2004. Vol. 27, №5. PP. 305–318. doi: [10.1016/j.cimid.2004.03.004](https://doi.org/10.1016/j.cimid.2004.03.004)
32. Nimir A.R., Saliem A., Ibrahim I.A. Ophthalmic parasitosis: a review article // *Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases*. 2012. Article 587402. doi: [10.1155/2012/587402](https://doi.org/10.1155/2012/587402)

*Поступила в редакцию 24.09.2018 г.; повторно 21.11.2018 г.;
принята 05.12.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.*

Авторский коллектив:

Луценко Сергей Викторович – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой биотехнологии, Первый МГМУ им. И.М. Сеченова (119991, г. Москва, ул. Трубецкая, д. 8, стр. 2).

E-mail: svlutsenko57@mail.ru

Черемных Елена Григорьевна – канд. техн. наук, доцент, с.н.с. лаборатории клинической биохимии, Научный центра психического здоровья (115522, г. Москва, Каширское шоссе, д. 34).

E-mail: elcher10@yandex.ru

Седякина Наталья Евгеньевна – канд. хим. наук, доцент кафедры, Первый МГМУ им. И.М. Сеченова (119991, г. Москва, ул. Трубецкая, д. 8, стр. 2).

E-mail: nsedyakina@mail.ru

Молдогазиева Нурбубу Тентиевна – д-р биол. наук, профессор кафедры биотехнологии, Первый МГМУ им. И.М. Сеченова (119991, г. Москва, ул. Трубецкая, д. 8, стр. 2).

E-mail: nmoldogazieva@mail.ru

Громовых Татьяна Ильинична – д-р биол. наук, профессор кафедры биотехнологии, Первый МГМУ им. И.М. Сеченова (119991, г. Москва, ул. Трубецкая, д. 8, стр. 2).

E-mail: gromovykh.tatyana@mail.ru

Фельдман Наталия Борисовна – д-р биол. наук, профессор кафедры биотехнологии, Первый МГМУ им. И.М. Сеченова (119991, г. Москва, ул. Трубецкая, д. 8, стр. 2).

E-mail: n_feldman@mail.ru

For citation: Lutsenko SV, Cheremnykh EG, Sedyakina NE, Moldogazieva NT, Gromovykh TI, Feldman NB. Study of the biological activity of liposomal sanguinarine on cultures of tumor cells and protozoa. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:99–117. doi: [10.17223/19988591/44/6](https://doi.org/10.17223/19988591/44/6) In Russian, English Summary

Sergey V. Lutsenko¹, Elena G. Cheremnykh², Natalia E. Sedyakina¹,
Nurbubu T. Moldogazieva¹, Tatyana I. Gromovych¹, Nataliya B. Feldman¹

¹I.M. Sechenov First Moscow State Medical University, Moscow, Russian Federation

²Mental Health Research Center, Moscow, Russian Federation

Study of the biological activity of liposomal sanguinarine on cultures of tumor cells and protozoa

Sanguinarine is a benzophenanthridine alkaloid with antimicrobial, antiviral, antiparasitic, anti-inflammatory, antiplatelet, antiangiogenic, and antitumor activity. One of the important properties of sanguinarine is a pronounced ability to suppress thrombogenesis, tumor growth and metastasis. However, the low solubility of sanguinarine in biological fluids limits its medical use. The present research was devoted to the development of the liposomal form of sanguinarine and the study of its biological activity.

We obtained liposomes with sanguinarine on the basis of lecithin and cholesterol by the method of hydration of a thin film with buffer, followed by sonication and extrusion through a polycarbonate membrane with a pore size of 100 nm. Purification of liposomal dispersion from a drug that was not included in the vesicles was performed by gel filtration chromatography. We studied the morphology of the obtained liposomal particles by scanning electron microscopy; particle size and zeta potential were determined by dynamic light scattering. The study of the dynamics of sanguinarine release was conducted using the method of dialysis; quantitative analysis of the released sanguinarine from liposomes was performed using reverse-phase HPLC. The cytotoxic activity (CTA) of liposomal preparation against tumor cells of human breast carcinoma MCF-7 line was determined by the MTT assay. The toxicity and biological effects of liposomal sanguinarine on the cultures of *Paramecium caudatum* Ehrenberg and *Tetrahymena pyriformis* WH1, as well as the study of the effect of the drug on the complement system, were evaluated using the automated video registration system "BioLaT" (Russia).

According to electron microscopy data, the obtained liposomes were spherical nanosized particles (See Fig. 1). The mean size of the obtained liposomal particles with sanguinarine included in their composition, determined using the method of the dynamic light scattering, was 108.5 ± 2.2 nm, and the zeta potential was -34.7 ± 1.4 mV. The effectiveness of sanguinarine inclusion in liposomes was quite high and amounted to $72.8 \pm 4.8\%$. The study of the dynamics of sanguinarine release from liposomes in conditions close to physiological (pH 7.4; 37°C) showed that this process occurs at the highest rate in the first 2 h of incubation. Then, the process is prolonged (release of about 50% sanguinarine after 6 h of incubation, and about 93% after 70 h) (See Fig. 2). Liposomal sanguinarine showed dose-dependent cytotoxic activity against tumor cells of human carcinoma MCF-7 in the micromolar concentration range (See Fig. 3). The CTA of liposomal sanguinarine (IC_{50} 14.5 μ M) was slightly lower than the activity of free sanguinarine (IC_{50} 9.4 μ M), which can be explained by the prolonged release of sanguinarine from liposomes into the cell medium, as well as by the specificity of compartmentalization and intracellular release of the drug when it is absorbed by tumor cells by endocytosis. The prolonged release and the property of preferential accumulation of liposomes in tumor tissue can have a positive effect on therapeutic efficacy in the application of liposomal sanguinarine *in vivo*. The effect of liposomal sanguinarine on the survival of *P. caudatum* ciliates was dose-dependent (See Fig. 4). The minimum inhibitory concentration of liposomal sanguinarine was 0.49 μ M. At

concentrations from 0.245 μM and below, the drug did not cause cell death for 2 h; over the next 24 h, the death of the ciliates was neither observed. Thus, liposomal sanguinarine has a pronounced cytotoxic effect on *P. caudatum*, a representative of the protozoa, which can serve as the basis for the development of antiprotozoal drugs. To identify pathogenic *Protozoa* species spectrum vulnerable to the action of liposomal sanguinarine, additional research is required. We also assessed the influence of liposomal sanguinarine on the protective blood systems - coagulation and the complement system. The effect of liposomal sanguinarine on thrombus formation *in vitro* was evaluated in citrate plasma after its recalcification according to the time of the onset of thrombus formation and the resulting clot density (See Fig. 5). The clot size in plasma solutions with the addition of the drug was significantly smaller compared with the control. At the same time, liposomal sanguinarine induces the formation of a clot after 7 min of incubation, whereas in the control the formation of a clot begins only after 14 min of incubation. Thus, under the conditions of this experiment, liposomal sanguinarine had a pronounced stimulating effect on thrombus formation. Stimulation of thrombosis by liposomal sanguinarine can be caused both by direct activation of coagulation enzymes and by the induction of enzymatic reactions of the coagulation system, which can efficiently proceed on the surface of liposomal nanoparticles. The study of the effect of liposomal sanguinarine in a non-toxic concentration of 60 ng/ml on the functional activity of the complement system against *T. pyriformis* ciliates showed that the half-life of the ciliates as a target of the complement system in the medium containing serum and liposomal sanguinarine (T_{50} 21.7 min) reduced approximately twice compared with the control (T_{50} 41.6 min) (See Fig. 6). In the absence of serum in the samples, liposomal sanguinarine at a concentration of 60 ng/ml, on the contrary, had a stimulating effect on *T. pyriformis* growth - the value of the proliferation coefficient for native cells was 2.1 ± 0.2 , and for the treated cells it was 6.4 ± 0.8 . The obtained data may indicate the activating effect of liposomal sanguinarine with respect to the assembly of the membrane attack complex of the complement system on the surface of *T. pyriformis* cells, causing their death. This effect allows to envisage the prospect of using liposomal sanguinarine as an immunostimulating agent. Thus, the pronounced cytotoxic antitumor and antiprotozoal activity, demonstrated in experiments *in vitro*, makes it possible to consider liposomal sanguinarine as a promising antitumor and antiprotozoal agent. The detected effect of thrombosis stimulation by liposomal sanguinarine seems to be important when selecting the dose of the drug introduced into the bloodstream.

The paper contains 6 Figures and 32 References.

Key words: sanguinarine, liposomes, MCF-7 carcinoma, thrombus formation, antitumor activity, antiprotozoal activity, *Paramecium caudatum*, *Tetrahymena pyriformis*.

Funding: This work was partially supported by the "Russian Academic Excellence Project 5-100".

References

1. Kosina P, Walterová D, Ulrichová J, Lichnovský V, Stiborová M, Rýdlová H, Vicar J, Krecman V, Brabec MJ, Simánek V. Sanguinarine and chelerythrine: Assessment of safety on pigs in ninety days feeding experiment. *Food Chem. Toxicol.* 2004;42:85-91. doi: [10.1016/j.fct.2003.08.007](https://doi.org/10.1016/j.fct.2003.08.007)
2. Zdarilova A, Vrublova E, Vostalova J, Klejdus B, Stejskal D, Proskova J, Kosina P, Svobodova A, Vecera R, Hrbac J, Cernochova D, Vicar J, Ulrichova J, Simanek V. Natural

- feed additive of *Macleaya cordata*: Safety assessment in rats a 90-day feeding experiment. *Food Chem. Toxicol.* 2008;46:3721-3726. doi: [10.1016/j.fct.2008.09.054](https://doi.org/10.1016/j.fct.2008.09.054)
3. Miao F, Yang XJ, Zhou L, Hu HJ, Zheng F, Ding XD, Sun DM, Zhou CD, Sun W. Structural modification of sanguinarine and chelerythrine and their antibacterial activity. *Nat. Prod. Res.* 2011;25:863-875. doi: [10.1080/14786419.2010.482055](https://doi.org/10.1080/14786419.2010.482055)
 4. Yang XJ, Miao F, Yao Y, Cao FJ, Yang R, Ma YN, Qin BF, Zhou L. *In vitro* antifungal activity of sanguinarine and chelerythrine derivatives against phytopathogenic fungi. *Molecules* 2012;17:13026-13035. doi: [10.3390/molecules171113026](https://doi.org/10.3390/molecules171113026)
 5. Tan GT, Pezzuto JM, Kinghorn AD, Hughes SH. Evaluation of natural products as inhibitors of human immunodeficiency virus type 1 (HIV-1) reverse transcriptase. *J. Nat. Prod.* 1991;54:143-154. doi: [10.1021/np50073a012](https://doi.org/10.1021/np50073a012)
 6. Miao F, Yang XJ, Ma YN, Zheng F, Song XP, Zhou L. Structural modification of sanguinarine and chelerythrine and their *in vitro* acaricidal activity against *Psoroptes cuniculi*. *Chem. Pharm. Bull. (Tokyo)* 2012;60:1508-1513. doi: [10.1248/cpb.c12-00618](https://doi.org/10.1248/cpb.c12-00618)
 7. Yao J-Y, Li X-L, Shen J-Y, Pan X-Y, Hao G-J, Xu Y, Ying W-L, Ru H-S, Liu X-L. Isolation of bioactive components from *Chelidonium majus* L. with activity against *Trichodina* sp. *Aquaculture*. 2011;318:235-238. doi: [10.1016/j.aquaculture.2011.04.035](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.04.035)
 8. Wang GX, Zhou Z, Jiang DX, Han J, Wang JF, Zhao LW, Li J. *In vivo* anthelmintic activity of five alkaloids from *Macleaya microcarpa* (Maxim) Fedde against *Dactylogyrus intermedius* in *Carassius auratus*. *Vet. Parasitol.* 2010;171:305-313. doi: [10.1016/j.vetpar.2010.03.032](https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2010.03.032)
 9. Lenfeld J, Kroutil M, Marsálek E, Slavík J, Preininger V, Simánek V. Antiinflammatory activity of quaternary benzophenanthridine alkaloids from *Chelidonium majus*. *Planta Med.* 1981;43:161-165. doi: [10.1055/s-2007-971493](https://doi.org/10.1055/s-2007-971493)
 10. Tsai IL, Wun MF, Teng CM, Ishikawa T, Chen IS. Anti-platelet aggregation constituents from Formosan *Toddalia asiatica*. *Phytochemistry*. 1998;48:1377-1382. doi: [10.1016/S0031-9422\(97\)00678-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(97)00678-X)
 11. Xu JY, Meng QH, Chong Y, Jiao Y, Zhao L, Rosen EM, Fan S. Sanguinarine is a novel VEGF inhibitor involved in the suppression of angiogenesis and cell migration. *Mol. Clin. Oncol.* 2013;1(2):331-336. doi: [10.3892/mco.2012.41](https://doi.org/10.3892/mco.2012.41)
 12. Gaziano R, Moroni G, Buè C, Miele MT, Sinibaldi-Vallebona P, Pica F. Antitumor effects of the benzophenanthridine alkaloid sanguinarine: Evidence and perspectives. *World J. Gastrointest Oncol.* 2016;8:30-39. doi: [10.4251/wjgo.v8.i1.30](https://doi.org/10.4251/wjgo.v8.i1.30)
 13. Maseri A, Cianflone D. Inflammation in acute coronary syndromes. *Eur. Heart J. Supplements*. 2002;4(Suppl. B):B8-B13. doi: [10.1016/S1520-765X\(02\)90009-X](https://doi.org/10.1016/S1520-765X(02)90009-X)
 14. Baigent C, Blackwell L, Collins R, Emberson J, Godwin J, Peto R, Buring J, Hennekens C, Kearney P, Meade T, Patrono C, Roncaglioni MC, Zanchetti A. Aspirin in the primary and secondary prevention of vascular disease: collaborative meta-analysis of individual participant data from randomised trials. *Lancet*. 2009;373:1849-1860. doi: [10.1016/S0140-6736\(09\)60503-1](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(09)60503-1)
 15. Patrono C, García Rodríguez LA, Landolfi R, Baigent C. Low-dose aspirin for the prevention of atherothrombosis. *N. Engl. J. Med.* 2005;353:2373-2383. doi: [10.1056/NEJMr052717](https://doi.org/10.1056/NEJMr052717)
 16. Simmons DL, Botting RM, Hla T. Cyclooxygenase isozymes: The biology of prostaglandin synthesis and inhibition. *Pharmacol. Rev.* 2004;56:387-437. doi: [10.1124/pr.56.3.3](https://doi.org/10.1124/pr.56.3.3)
 17. Jeng JH, Wu HL, Lin BR, Lan WH, Chang HH, Ho YS, Lee PH, Wang YJ, Wang JS, Chen YJ, Chang MC. Antiplatelet effect of sanguinarine is correlated to calcium mobilization, thromboxane and cAMP production. *Atherosclerosis*. 2007;191:250-258. doi: [10.1016/j.atherosclerosis.2006.05.023](https://doi.org/10.1016/j.atherosclerosis.2006.05.023)
 18. Lavalle GE, Bertagnolli AC, Tavares WL, Cassali GD. Cox-2 expression in canine mammary carcinomas: Correlation with angiogenesis and overall survival. *Vet. Pathol.* 2009;46:1275-1280. doi: [10.1354/vp.08-VP-0226-C-FL](https://doi.org/10.1354/vp.08-VP-0226-C-FL)

19. Han MH, Yoo YH, Choi YH. Sanguinarine-induced apoptosis in human leukemia U937 cells via Bcl-2 downregulation and caspase-3 activation. *Chemotherapy*. 2008;54:157-165. doi: [10.1159/000140359](https://doi.org/10.1159/000140359)
20. Adhami VM, Aziz MH, Reagan-Shaw SR, Nihal M, Mukhtar H, Ahmad N. Sanguinarine causes cell cycle blockade and apoptosis of human prostate carcinoma cells via modulation of cyclin kinase inhibitor-cyclin-cyclin-dependent kinase machinery. *Mol Cancer Ther*. 2004;3:933-940.
21. Park SY, Jin ML, Kim YH, Lee SJ, Park G. Sanguinarine inhibits invasiveness and the MMP-9 and COX-2 expression in TPA-induced breast cancer cells by inducing HO-1 expression. *Oncol. Rep*. 2014;31:497-504. doi: [10.3892/or.2013.2843](https://doi.org/10.3892/or.2013.2843)
22. Zhang X, Lu S, Han J, Sun S, Wang L, Li Y. Preparation, characterization and *in vivo* distribution of solid lipid nanoparticles loaded with syringopicroside. *Pharmazie*. 2011;66:404-407. doi: [10.1691/ph.2011.0350](https://doi.org/10.1691/ph.2011.0350)
23. Riss TL, Moravec RA, Niles AL, Duellman S, Benink HA, Worzella TJ, Minor L. Cell Viability Assays. In: *Assay Guidance Manual [Internet]*. Sittampalam GS, Coussens NP, Brimacombe K, et al., editors. Bethesda (MD): Eli Lilly & Company and the National Center for Advancing Translational Sciences; 2004. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK144065/> (access 12.09.2018)
24. Cheremnykh EG, Kuleshin AV, Kuleshina ON. Screening of foods additives on infusoria. *Vestnik Rossiyskogo universitetata druzhby narodov. Seriya: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti* = *RUDN Journal of Ecology and Life Safety*. 2011;3:5-12. In Russian
25. Kuleshina ON, Kozlov LV, Cheremnykh EG. A universal method for measuring functional activity of complement in humans, laboratory, domestic, and agricultural animals, amphibians, and birds. *Bul. Exp. Biol. Med*. 2014;157(2):285-287. doi: [10.1007/s10517-014-2546-5](https://doi.org/10.1007/s10517-014-2546-5)
26. Ivanov PA, Faktor MI, Karpova NS, Cheremnykh EG, Brusov OS. Complement-mediated death of ciliate *Tetrahymena pyriformis* caused by human blood serum. *Bul. Exp. Biol. Med*. 2016;160(6):775-778. doi: [10.1007/s10517-016-3307-4](https://doi.org/10.1007/s10517-016-3307-4)
27. Riddick TM, Zeta-Meter, Inc. Control of colloid stability through zeta potential: With a closing chapter on its relationship to cardiovascular disease. Livingston Pub. Co.; 1968. 372 p.
28. Feldman NB, Kuryakov VN, Sedyakina NE, Gromovych TI, Lutsenko SV. Preparation of liposomes containing benzophenanthridine alkaloid sanguinarine and evaluation of its cytotoxic activity. *Int. J. Nanotechnol*. 2018;15(4/5):280-287. doi: [10.1504/IJNT.2018.094785](https://doi.org/10.1504/IJNT.2018.094785)
29. Lutsenko SV, Gromovych TI, Kashirin VV, Kuryakov VN, Baranova AA, Sadykova VS, Feldman NB. *In vitro* study of antitumor and antimicrobial activity of a preparation of pegylated liposomes with sanguinarine. *Antibiotiki i Khimioterapiya* = *Antibiotics and Chemotherapy*. 2018;3-4:3-7. In Russian
30. Stanley SL Jr. Amoebiasis. *Lancet*. 2003;361(9362):1025-1034. doi: [10.1016/S0140-6736\(03\)12830-9](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(03)12830-9)
31. Desjeux P. Leishmaniasis: current situation and new perspectives. *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis*. 2004;27(5):305-318. doi: [10.1016/j.cimid.2004.03.004](https://doi.org/10.1016/j.cimid.2004.03.004)
32. Nimir AR, Saliem A, Ibrahim IA. Ophthalmic parasitosis: a review article. *Interdiscip. Perspect. Infect. Dis*. 2012;2012:587402. doi: [10.1155/2012/587402](https://doi.org/10.1155/2012/587402)

Received 24 September 2018; Revised 21 November 2018;
Accepted 05 December 2018; Published 27 December 2018

Author info:

Lutsenko Sergey V, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Biotechnology, I.M. Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation (Sechenov University), 8-2 Trubetskaya Str., Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: svlutsenko57@mail.ru

Cheremnykh Elena G, Cand. Sci. (Tech.), Senior Researcher, Laboratory of Clinical Biochemistry, Mental Health Research Center, 34 Kashirskoye shosse, Moscow 115522, Russian Federation.

E-mail: elcher10@yandex.ru

Sedyakina Natalia E, Cand. Sci. (Chem.), Assoc. Professor, Department of Biotechnology, I.M. Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation (Sechenov University), 8-2 Trubetskaya Str., Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: nsedyakina@mail.ru

Moldogazieva Nurbubu T, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biotechnology, I.M. Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation (Sechenov University), 8-2 Trubetskaya Str., Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: nmoldogazieva@mail.ru

Gromovkh Tatyana I, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biotechnology, I.M. Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation (Sechenov University), 8-2 Trubetskaya Str., Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: gromovykhtatyana@mail.ru

Feldman Nataliya B, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biotechnology, I.M. Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation (Sechenov University), 8-2 Trubetskaya Str., Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: n_feldman@mail.ru

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 630*453:582.475:595.768.24(571.16)

doi: 10.17223/19988591/44/7

Э.М. Бисирова^{1,2}, С.А. Кривец¹

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия

²Томский филиал Всероссийского центра карантина растений, г. Томск, Россия

Динамика состояния древостоев пихты сибирской, поврежденных уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandf. в Томской области

Работа выполнена в рамках государственного задания
Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
при частичной поддержке РФФИ и Томской области (проект № 16-44-700782).

Приведены результаты шестилетних мониторинговых исследований (2012–2017 гг.) пихтовых древостоев Томской области, поврежденных уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus*, инвазионным короедом дальневосточного происхождения. Выявлена отрицательная динамика в их состоянии, обусловленная деятельностью инвайдера и заключающаяся в повсеместном уменьшении доли здоровых особей пихты, увеличении доли ослабленных, сильно ослабленных и погибших деревьев, а также в массовом образовании валежа. Показано, что различия в степени и темпах деградации древостоев обусловлены как особенностями насаждений, в первую очередь качественным и количественным состоянием кормовой базы полиграфа, так и локальных очагов его размножения. Обнаружена значимая корреляционная взаимосвязь гибели деревьев в 2012–2014 гг. со среднемесячной температурой воздуха в 2011–2013 гг. в период развития *P. proximus*. Полученные данные являются базой для экологического мониторинга пихтарников Томской области и прогнозирования регионального лесообразовательного процесса.

Ключевые слова: биологические инвазии; насекомые-дендрофаги; мониторинг состояния лесных экосистем; *Abies sibirica* Ledeb., Томская область, Западная Сибирь.

Введение

Проблема биологических инвазий в связи с наблюдаемым во многих странах мира интенсивным вселением чужеродных видов в аборигенные экосистемы приобрела статус одной из приоритетных и фундаментальных проблем в исследованиях экосистем [1].

Среди животных-вселенцев насекомые занимают лидирующую позицию по количеству видов [2], а насекомые-дендрофаги во вторичном ареале способны вызвать дестабилизацию лесных экосистем и наносить значительный ущерб экономике [3]. Инвазии дендрофильных видов приводят к разнообразным экологическим эффектам, в том числе к таким долгосрочным последствиям, как снижение биологического разнообразия, изменение состава, структуры, функций биотических сообществ, нарушение местообитаний, распространение патогенов, не свойственных местным древесным популяциям, трансформация циклов биогенов, гидрологического и энергетического балансов, которые создают угрозу продуктивности фитоценозов и вызывают их необратимые изменения [4–7]. Наиболее впечатляющие примеры колоссального ущерба экономике и природе связаны со стволовыми дендрофагами [8].

В Сибири в последние десятилетия зафиксированы активные процессы деградации пихтовых лесов, вызванные агрессивным поведением инвазионного короеда дальневосточного происхождения – уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). Широкомасштабное усыхание пихтарников в результате формирования очагов массового размножения инвайдера отмечено в Кемеровской, Новосибирской, Томской областях, Алтайском и Красноярском краях, в Республике Алтай [9].

В связи со скрыто проходившей инвазией в сибирские темнохвойные экосистемы после случайного заноса с лесоматериалами уссурийский полиграф идентифицирован на территории Западной и Средней Сибири лишь в конце первого десятилетия нынешнего века [10, 11]. Однако с помощью методов дендрохронологии удалось установить, что *P. proximus* проник в пихтовые леса Красноярского края уже в 70-х годах прошлого столетия. Первые 30–40 лет после появления полиграфа его популяция проходила адаптацию в новых условиях, и лишь в начале 2000-х гг. образовались очаги массового размножения [12].

В Томской области наиболее ранние случаи гибели деревьев *Abies sibirica* Ledeb. от уссурийского полиграфа датируются, по дендрохронологическим данным, значительно позднее – в 2000 г., предполагается, что проникновение инвайдера на территорию области произошло в середине 1990-х годов [13]. Необычно сильное усыхание пихты в южных районах области отмечалось лесопатологами Томского центра защиты леса начиная с 2010 г. [14], что потребовало организации детальных научных исследований, в том числе длительных стационарных наблюдений за этим явлением для разработки технологии комплексного экологического мониторинга и прогнозирования состояния пихтарников в зоне инвазии уссурийского полиграфа. Центральное место в этих исследованиях занимают наблюдения за состоянием основного компонента лесных экосистем – древостоя. Цель настоящего сообщения – выявление пространственно-временных особенностей динамики

состояния поврежденных полиграфом пихтовых древостоев на юге Томской области на основе анализа результатов наземного мониторинга за шестилетний период исследований (2012–2017 гг.).

Материалы и методика исследований

Оценку состояния древостоев пихты сибирской и наблюдения за происходящими в них динамическими процессами осуществляли на 7 постоянных пробных площадях (ППП), заложенных на 3 модельных полигонах, где в условиях особого режима пользования (ограничения рубок) возможно проведение длительного мониторинга.

Первый модельный полигон (56°12'34"N 85°02'21"E) – особо охраняемая природная территория (ООПТ) государственный ландшафтный заказник областного значения «Ларинский» (в составе Коларовского участкового лесничества Томского лесничества, урочище Коларовское). Заказник находится на расстоянии 30 км к югу от г. Томска, расположен в нижнем течении р. Тугояковки (правого притока р. Томи), включает в себя эталонный участок переходной зоны от равнинной южной тайги к горной тайге Кузнецкого Алатау с фрагментами коренных темнохвойных лесов, в которых преобладает *Abies sibirica*. В этой части территории заказника заложены 4 пробные площади в квартале 16: ППП 1-12 (в выделе 13), ППП 2-12 (в выделе 15), ППП 3-12 (в выделе 14) и ППП 4-12 (в выделе 12).

Второй полигон (56°17'32"N 85°28'25"E) – окрестности пос. Басандайка (Межениновское участковое лесничество Томского лесничества, квартал 31, выдел 14). Модельный полигон представляет собой особо защитный участок леса вокруг населенного пункта с высокой долей пихты в составе древостоев, на котором заложена пробная площадь ППП 5-12.

Третий полигон (56°27'59"N 85°06'09"E) – ООПТ местного значения муниципального образования «Город Томск» Заварзинская лесная дача, расположенная у с. Заварзино, юго-восточнее г. Томска, на правом берегу р. Ушайки; крупный массив пригородных зеленых насаждений, в основном природного происхождения, имеет важное значение для рекреации, защиты территории от неблагоприятных природно-климатических и антропогенных факторов, в том числе от эрозионных процессов. На этой территории заложены две пробные площади: ППП 6-12 и ППП 7-12.

Пробные площади заложены в 2012 г. в соответствии с ОСТ 56-69–83, имеют прямоугольную форму, размеры 0,15–0,35 га в зависимости от густоты, полноты древостоя и его породного состава, с числом деревьев от 102 до 190. Выбор участков для закладки пробных площадей осуществлялся исходя из разнообразия породного состава, возрастной структуры и с учетом поврежденности инвайдером, выявленной в результате предварительных рекогносцировочных обследований модельных полигонов. Таксационные показатели древостоев, определенные по стандартным методикам лесоводственных исследований [15], представлены в табл. 1.

Таблица 1 [Table 1]

Таксационные показатели древостоев пихты сибирской на пробных площадях
[Inventory data of Siberian fir stands on sample plots] (M±m)

№ ППП [No. of sample plot]	Состав древостоя [Stand composition]	Древостой пихтовых элементов леса [Tree stands of fir forest elements]	Средний диаметр пихты, см [Average fir tree diameter, cm]	Средняя высота пихты, м [Average fir tree height, m]	Средний возраст пихты, лет [Average fir tree age, year]	Плотность [Stand density]	Класс бонитета [Quality class]	Тип леса [Forest type]
1-12	8A1Pns1P+Pn		28,6±0,9	24,1±0,9	90	1,1	II	мтр [phb]
2-12	6A3Pns1P		18,6±0,8	17,6±0,7	55	0,9	II	мтр [phb]
3-12	5P3A _I 1A _{II} 1Pns+Pn	I поколение [I generation]	30,5±1,3	22,7±0,7	95	1,2	II	ртр [vhb]
		II поколение [II generation]	13,3±0,5	13,6±0,4	55			
4-12	6A _I 1A _{II} 2Pns1P+Pt	I поколение [I generation]	30,2±1,1	26,5±0,6	95	1,0	I	мтр [phb]
		II поколение [II generation]	12,7±0,5	13,3±0,6	50			
5-12	10A+P, single Pns, Pt, B		27,9±0,8	24,7±0,7	60	1,0	I	ртр [vhb]
6-12	5A3P2Pns		27,9±1,5	20,1±1,2	70	1,2	II	мш [ms]
7-12	5Pns3A2P+Pn		22,1±0,8	20,5±2,6	115	0,6	III	ртр [vhb]

Примечание. А – пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb., Pns – сосна кедровая сибирская (кедр сибирский) *Pinus sibirica* Du Tour, P – ель сибирская *Picea obovata* Ledeb., Pn – сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., Pt – осина *Populus tremula* L.; B – береза повислая *Betula pendula* Roth. A_I и A_{II} – первое и второе поколение пихты. Типы леса: мтр – мелкотравный, ртр – разнотравный, мш – мшистый (указаны до возникновения очагов массового размножения *P. proximus*).

[Note. A – *Abies sibirica* Ledeb., Pns – *Pinus sibirica* Du Tour, P – *Picea obovata* Ledeb., Pn – *Pinus sylvestris* L., Pt – *Populus tremula* L., B – *Betula pendula* Roth. Arabic numerals denote the percentage of species in the stand composition. A_I, A_{II} – first and second generation of fir. Forest type: phb – parviherbetum, vhb – variherbetum, ms – mosses (forest types are indicated before the emergence of *P. proximus* foci)].

Все деревья (особи с диаметром 8 см и выше) на пробной площади нумеровали белой масляной краской, что позволило проследить их индивидуальную судьбу в ходе ежегодных мониторинговых наблюдений. Каждое дерево

в древостое оценивали по комплексу визуальных признаков с использованием шкалы категорий жизненного состояния, разработанной с учетом взаимоотношений инвайдера и кормовой породы [16]. К I категории состояния относили здоровые деревья (без признаков ослабления, не атакованы полиграфом). II категория – ослабленные деревья (атакованы полиграфом, но не заселены, с единичными или умеренными потёками смолы из мест попыток поселения, с засмоленными входными отверстиями жуков). III категория – сильно ослабленные деревья (с обильными потёками смолы, атакованы полиграфом, на стволе имеются незасмоленные входные отверстия, без успешного поселения жуков на дереве). Деревья I, II и III категорий являются жизнеспособными. IV категория – усыхающие деревья (заселены полиграфом). V категория – деревья, погибшие в текущем году (свежий сухостой, отработанный полиграфом). VI категория – деревья, погибшие в прошлые годы (старый сухостой). При отсутствии жуков, по которым производится видовая идентификация, на деревьях V и VI категорий доказательством участия уссурийского полиграфа в их гибели являлось наличие старых потёков смолы на коре и специфических признаков развития *P. proximus* под корой (размеры и конфигурация маточных галерей, отпечатанных на заболони, и углубленные в заболонь куколочные колыбельки).

Долю деревьев каждой категории состояния в древостое рассчитывали по сумме квадратов площадей поперечного сечения стволов на высоте 1,3 м – показателю, коррелирующему с объемом стволов [17].

В качестве интегральных показателей состояния древостоя использованы индекс жизненного состояния и средневзвешенная категория состояния [18, 19]:

$$L = \frac{100 \sum g_I^2 + 70 \sum g_{II}^2 + 40 \sum g_{III}^2 + 5 \sum g_{IV}^2}{\sum G_i^2}, \quad (1)$$

$$AWC = \frac{\sum g_I^2 + 2 \sum g_{II}^2 + 3 \sum g_{III}^2 + 4 \sum g_{IV}^2 + 5 \sum g_V^2 + 6 \sum g_{VI}^2}{\sum G_i^2}, \quad (2)$$

где L – индекс жизненного состояния; $\sum g_1^2, \sum g_2^2, \sum g_3^2, \sum g_4^2, \sum g_5^2, \sum g_6^2$ – сумма квадратов площадей поперечного сечения деревьев здоровых, ослабленных, сильно ослабленных, усыхающих и сухостоя (свежего и старого) в исследуемом древостое; $\sum G_i^2$ – сумма квадратов площадей поперечного сечения деревьев всех категорий состояния; 100, 70, 40, 5 – коэффициенты, выражающие жизненное состояние здоровых, ослабленных, сильно поврежденных и отмирающих деревьев, %; AWC – средневзвешенная категория состояния деревьев в древостое.

Эти показатели характеризуют состояние древостоев в разных аспектах и дополняют друг друга: L отражает его «здоровье», AWC – так называемое «санитарное состояние», с акцентом на степень проявления патологическо-

го процесса [20].

По В.А. Алексееву [20], при показателе L 100–80% состояние древостоя оценивается как «здоровое», при 79–50% древостой считается ослабленным, при 49–20% – сильно ослабленным, при 19% и ниже – полностью разрушенным. С учетом средневзвешенной категории состояния выделено 5 степеней деградации древостоев: 1-я степень характеризуется отсутствием деградации (соответствует 1,0–1,5 балла AWC); 2-я степень – слабая деградация (AWC – 1,6–2,5); 3-я степень – средняя деградация (AWC – 2,6–3,5); 4-я степень – сильная деградация (AWC – 3,6–4,5) и 5-я степень – полная деградация (AWC – более 4,6).

Для отражения скорости образования ветровальных и буреломных деревьев в поврежденных полиграфом насаждениях за период наблюдений введена VII категория – «валеж».

Данные о погодных условиях в районе исследований получены с сайта https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Томске

Корреляцию между долей усыхания пихты и ее средним возрастом и участием в составе древостоя, а также между величиной текущего усыхания древостоев и температурой воздуха в период исследований оценивали с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена [21].

Результаты исследования и обсуждение

Динамика состояния пихтовых древостоев в Ларинском заказнике

Первые признаки заметной гибели деревьев пихты в заказнике появились в начале 2000-х годов, что объясняли естественными процессами в наиболее сукцессионно зрелых древостоях, приводящими к их распаду, а в роли финального стресс-фактора ошибочно приняли усиление активности черного пихтового усача *Monochamus urussovi* (Fisch.) [22].

По данным дендрохронологического анализа, проведенного Д.А. Демидко [13], наиболее ранняя датировка отмирания деревьев пихты со следами развития уссурийского полиграфа в Ларинском заказнике приурочена к 2005 г. К настоящему времени в результате вспышки массового размножения *P. proximus* пихта усохла на 60% занимаемой ею площади на территории заказника.

В разных частях заказника деградация пихтового элемента леса в начале исследований проявлялась в различной степени (от слабой до полной). В дальнейшем она также имела разный характер погодичной динамики, что можно подробно рассмотреть на заложенных пробных площадях.

ППП 1-12. Исследованный темнохвойный древостой с преобладанием пихты сибирской (см. табл. 1) характеризуется широким распространением корневых и стволовых грибных патогенов (корневой губки *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., опенка рода *Armillaria* spp., трутовика Гартига *Phellinus hartigii* (Allesch. & Schnabl) Pat., ржавчинного рака пихты *Melampsorella*

caryophyllacearum (DC.) J. Schröt.) как одного из важных природных факторов ослабления деревьев [23]. Следы развития полиграфа за весь период исследований обнаружены на 93,4% погибших деревьев пихты, которые составили 88,7% от их общего количества, при достаточно высокой плотности поселения *P. proximus* (в среднем 4,5 семьи/дм² поверхности ствола), что обусловило полную деградацию древостоя в период массового размножения инвайдера, выявленную уже в начале исследований (табл. 2). По-видимому, первичный очаг уссурийского полиграфа на территории заказника появился именно в данном насаждении.

Таблица 2 [Table 2]

**Распределение деревьев пихты (%) по категориям состояния
и динамика интегральных показателей состояния древостоя на ППП 1-12**
[Distribution of fir trees (%) by categories of vitality on the sample plot 1-12]

Год обследования [Year of the survey]	Категории состояния [Category of vitality]							Средневзвешенная категория состояния, балл [Average weighted category of vitality, score]	Индекс жизненного состояния [Vitality index], %
	I	II	III	IV	V	VI	VII		
2012	0,0	0,2	0,0	2,4	0,3	97,1	0,0	5,9	0,2
2013	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	99,8	0,0	6,0	0,0
2014	0,0	0,03	0,02	0,0	0,0	92,95	7,0	6,0	0,0
2015	0,0	0,03	0,02	0,0	0,0	89,88	10,07	6,0	0,0
2016	0,0	0,03	0,02	0,0	0,0	79,52	20,43	6,0	0,0
2017	0,0	0,03	0,02	0,0	0,0	65,32	34,63	6,0	0,0

На момент обследования в 2012 г. общий отпад (суммарное количество деревьев IV–VI категорий состояния) составил 99,8% с абсолютным преобладанием старого сухостоя, что позволяет определить данный локальный очаг полиграфа как затухший. Текущий отпад (суммарное количество деревьев IV и V категорий состояния) составлял 2,7%, в том числе 2,4% – заселенные уссурийским полиграфом деревья IV категории. Немногочисленные живые деревья со следами попыток поселения инвайдера оценены как ослабленные.

В 2013 г. живые деревья не подвергались новым атакам жуков и не изменили своей категории состояния, а текущий отпад предыдущего года перешел в VI категорию.

В 2014 г. также новых попыток поселения полиграфа на жизнеспособные деревья не отмечено. Одно дерево из II категории перешло в III категорию в связи с обширными механическими повреждениями ствола из-за падения находящегося рядом старого сухостойного дерева. В целом 7% деревьев в этот год перешло из древостоя в вывал. Изменения в последующие годы заключались в увеличении буреломных и ветровальных деревьев, которые к концу периода наблюдений составили третью часть от исходного количества

деревьев в древостое (см. табл. 2).

Интегральные показатели древостоя за весь период наблюдений практически не изменились (см. табл. 2). Их значения свидетельствуют о полном распаде древостоя. Дальнейшие его изменения при естественном ходе развития будут заключаться в ежегодном образовании валежа, предположительно в размере 8,8% в год (исходя из 35% за предыдущие 4 года), а при возникновении экстремальных погодных явлений в виде шквальных ветров – в непредсказуемо более высоких объемах.

ППП 2-12. По таксационным показателям древостой пихты является самым молодым из всех обследованных (см. табл. 1). В данном древостое в 2012 г. следы развития уссурийского полиграфа встречались на 34,2% деревьев пихты от их общего числа и на 77% погибших деревьев, в 2017 г. на 45,9 и 82,6% соответственно. Плотность поселения *P. proximus* составляла в среднем 3,5 семьи/дм² поверхности ствола. Изначально древостой имел среднюю степень деградации, в нем преобладали жизнеспособные особи пихты I–III категорий состояния, суммарно составившие 82% деревьев. Общий отпад представлен преимущественно сухостоем прошлых лет, а текущий отпад включал всего 2 тонкомерных дерева V категории состояния, отработанных полиграфом (табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

**Распределение деревьев пихты (%) по категориям состояния
и динамика интегральных показателей состояния древостоя на ППП 2-12**
[Distribution of fir trees (%) by categories of vitality and dynamics
of integrated indicators on sample plot 2-12]

Год обследования [Year of the survey]	Категории состояния [Category of vitality]							Средневзвешенная категория состояния, балл [Average weighted category of vitality, score]	Индекс жизненного состояния [Vitality index], %
	I	II	III	IV	V	VI	VII		
2012	25,1	38,4	18,5	0,0	0,04	17,96	0,0	2,7	59,4
2013	13,8	27,8	15,8	5,3	15,5	21,8	0,0	3,5	39,8
2014	12,2	24,2	15,7	0,0	10,6	32,7	4,6	3,7	37,1
2015	12,2	24,2	15,7	0,0	0,0	43,1	4,8	3,8	37,1
2016	12,2	24,2	15,7	0,0	0,0	43,1	4,8	3,8	37,1
2017	12,2	23,6	10,6	0,0	0,0	40,4	13,2	3,8	37,1

В 2013 г. на этом участке резко уменьшилось количество жизнеспособных деревьев, суммарно на 24,6% по сравнению с 2012 г., что обусловлено продолжением освоения полиграфом доступной кормовой базы, соответственно увеличился общий отпад. Текущий отпад составил 20,8% и характеризовал насаждение как действующий очаг полиграфа. Значительное снижение количества здоровых деревьев связано со свежими атаками полиграфа. Состояние древостоя в этом году оценено как пограничное между средней и сильной степенью деградации. С 2014 г. процесс массового от-

мирования пихты замедлился, в дальнейшем состояние древостоя оставалось стабильным, появился валеж, размер которого увеличился к 2017 г. в 3 раза.

ППП 3-12. Пихтовый элемент древостоя представлен двумя возрастными поколениями, которые суммарно составляют 40% (см. табл. 1). В 2012 г. развитие полиграфа отмечено на 67,1% деревьев пихты от их общего числа и на 95,9% погибших деревьев, в 2017 г. – на 77,1 и 96,4% соответственно. Плотность поселения уссурийского полиграфа – в среднем 4 семьи/дм² поверхности ствола.

Динамика состояния возрастных поколений пихты существенно различалась, что выразилось в величине общего и текущего отпада и изменении категорий жизнеспособных деревьев по годам (табл. 4). На момент первичного обследования второе поколение пихты повреждено уссурийским полиграфом сильнее, чем первое. Общий отпад в нем почти вдвое больше, а текущий отпад значительно меньше, чем в первом поколении, что объясняется сравнительно небольшим объемом кормовой базы полиграфа – живые деревья немногочисленны. Полная деградация второго поколения пихты обусловлена высокой долей деревьев, погибших в предыдущие годы существования очага полиграфа.

Таблица 4 [Table 4]

**Распределение деревьев пихты (%) по категориям состояния
и динамика интегральных показателей состояния древостоя на ППП 3-12**
[Distribution of fir trees (%) by categories of vitality
and dynamics of integrated indicators on the sample plot 3-12]

Год обсле- дования [Year of the survey]	Воз- раст- ное поко- ление [Genera- tion]	Категории состояния [Category of vitality]							Средневзвешен- ная категория состояния, балл [Average weighted category of vitality, score]	Индекс жизненного состояния [Vitality index], %
		I	II	III	IV	V	VI	VII		
2012	I	0,0	40,7	12,3	16,2	2,7	28,1	0,0	3,7	34,2
	II	9,2	9,2	1,8	8,2	0,0	71,6	0,0	5,0	16,7
2013	I	0,0	34,7	9,0	25,0	0,0	30,2	1,1	3,8	29,5
	II	9,2	9,2	0,0	0,0	10,1	67,0	4,5	5,0	16,4
2014	I	0,0	29,4	14,3	0,0	15,6	39,6	1,1	4,6	26,6
	II	9,2	9,2	0,0	0,0	0,0	76,1	5,5	5,1	16,7
2015	I	0,0	18,6	14,3	0,0	0,0	55,2	11,9	4,7	21,3
	II	9,2	9,2	0,0	0,0	0,0	67,9	13,7	5,0	18,1
2016	I	0,0	15,0	17,3	0,0	0,5	54,3	12,9	4,7	20,0
	II	9,2	9,2	0,0	0,0	0,0	67,9	13,7	5,0	18,1
2017	I	0,0	15,0	17,3	0,0	0,0	32,7	35,0	4,2	34,6
	II	9,2	3,7	0,0	0,0	0,0	65,7	21,4	5,0	25,8

Среди первого поколения в 2012 г. текущий отпад составил 18,9%, что свидетельствует о наличии действующего очага размножения полиграфа. Максимум текущего отпада (25%) зафиксирован в 2013 г. Вероятно, сначала *P. proximus*

наращивал плотность популяции на более мелких угнетенных и ослабленных деревьях второго поколения, а при увеличении численности стал осваивать деревья и старшего возраста. Начиная с 2015 г. темпы отмирания пихты снизились, но сохранилась тенденция ухудшения состояния живых деревьев первого поколения, что привело в конечном итоге к его полной деградации (см. табл. 4).

Разрушение древостоя за период исследований сопровождалось массовым образованием валежа, который в первом поколении составил 35%, а во втором – 21,4% деревьев, что формально привело к изменению интегральных показателей состояния древостоев в сторону улучшения, однако не повлияло на их качественную характеристику.

ППП 4-12. Пихтовый элемент также характеризуется наличием двух возрастных поколений, но отличается от предыдущего большим его участием в составе древостоя (см. табл. 1). Следы развития *P. proximus* отмечены в 2012 г. на 65,1% от общего числа деревьев пихты и на 93,1% погибших деревьев, в 2017 г. – на 81,6 и 95,5 % деревьев соответственно. Средняя плотность поселения уссурийского полиграфа – 4,9 семьи/дм² поверхности ствола.

Динамика состояния возрастных поколений пихты сходна с таковой на ППП 3-12. Общими чертами являются более сильная исходная поврежденность деревьев второго поколения и более низкие темпы изменения его состояния за период исследования (табл. 5).

Таблица 5 [Table 5]

**Распределение деревьев пихты (%) по категориям состояния
и динамика интегральных показателей состояния древостоя на ППП 4-12**
[Distribution of fir trees (%) by categories of vitality and dynamics of integrated indicators on the sample plot 4-12]

Год обследо- вания [Year of the survey]	Возраст- ное по- коление [Genera- tion]	Категории состояния [Category of vitality]							Средне- взвешенная категория со- стояния, балл [Average weighted category of vitality, score]	Индекс жизненного состояния [Vitality index], %
		I	II	III	IV	V	VI	VII		
2012	I	0,0	27,5	25,1	0,0	5,7	41,7	0,0	4,1	29,2
	II	0,7	18,1	5,3	0,0	0,0	75,9	0,0	5,1	14,9
2013	I	0,0	11,1	4,5	14,6	7,1	62,7	0,0	5,1	10,4
	II	0,0	18,7	2,2	0,0	3,0	76,1	0,0	5,2	12,8
2014	I	0,0	10,8	3,3	0,0	7,2	77,9	0,8	5,4	9,0
	II	0,0	12,7	8,2	0,0	0,0	67,9	11,2	5,2	13,7
2015	I	0,0	10,8	3,3	0,0	0,0	79,4	6,5	5,4	9,5
	II	0,0	12,7	8,2	0,0	0,0	56,0	23,1	5,0	15,8
2016	I	0,0	10,8	3,3	0,0	0,0	72,0	13,9	5,4	10,3
	II	0,0	12,7	8,2	0,0	0,0	53,7	25,4	5,0	16,3
2017	I	0,0	10,8	3,3	0,0	0,0	63,2	22,7	5,3	11,5
	II	0,0	12,7	8,2	0,0	0,0	45,5	33,6	4,9	18,3

В 2012–2014 гг. на этом участке Ларинского заказника наблюдались самые высокие темпы отмирания пихты среди деревьев первого поколения. Максимальный текущий отпад зафиксирован в 2013 г. и составил 21,7%, что подтверждает наличие действующего очага массового размножения полиграфа в этот период. Столь стремительные темпы деградации обусловлены продолжением процесса заселения полиграфом ослабленных в предыдущие годы деревьев. В 2014 г. тенденция ухудшения состояния древостоя сохранилась, но темпы деградации по сравнению с прошлым годом невысоки, что связано, видимо, с истощением запасов кормовой породы и процессом затухания вспышки размножения *P. proximus*. В дальнейшем динамические процессы касались только сухостойных деревьев, активно накапливался валеж.

Изменения во втором поколении пихты также более выражены в первые три года исследований, когда ранее ослабленные деревья вновь подвергались атакам *P. proximus*, единичные здоровые деревья перешли в категорию «ослабленные», часть сильно ослабленных особей заселилась инвайдером и усохла. С 2015 г. наблюдались лишь процессы образования валежа.

Динамика состояния пихтового древостоя в окр. пос. Басандайка

В породном составе древостоя на ППП 5-12 пихта сибирская является абсолютным доминантом и представлена одним поколением (см. табл. 1). По дендрохронологическим данным, гибель первых деревьев от уссурийского полиграфа в этом насаждении датируется 2001 г. [13]. Следы развития *P. proximus* в 2012 г. отмечены на 31,9% от общего числа деревьев пихты, в 2017 г. – на 43,8% деревьев и за весь период исследования встречались на 100% погибших деревьев. Плотность поселения в среднем составила 3,7 семьи/дм² поверхности ствола.

Оценка состояния древостоя проведена в 2012, 2016 и 2017 гг. Динамика состояния в этом древостое выражена слабо, по интегральным показателям он изначально относился к «сильно ослабленным» со средней степенью деградации и оставался таковым в течение всего периода исследования (табл. 6).

Таблица 6 [Table 6]

Распределение деревьев пихты (%) по категориям состояния и динамика интегральных показателей состояния древостоя на ППП 5-12 [Distribution of fir trees (%) by categories of vitality and dynamics of tree stand integrated indicators on the sample plot 5-12]

Год обследования [Year of the survey]	Категории состояния [Category of vitality]							Средневзвешенная категория состояния, балл [Average weighted category of vitality, score]	Индекс жизненного состояния [Vitality index], %
	I	II	III	IV	V	VI	VII		
2012	15,8	57,3	5,3	0,2	0,1	21,3	0,0	2,8	58,1
2016	15,8	44,5	4,0	0,0	1,7	28,5	5,5	3,2	51,4
2017	15,3	40,2	6,9	0,0	1,5	30,2	5,9	3,3	48,9

Распределение деревьев разных категорий состояния по годам достаточно равномерное, жизнеспособные деревья преобладали во все годы наблюдений. За 6 лет от полиграфа погибло 16% деревьев, что не выходит за рамки естественного отпада (2,7% в год). Вместе с тем гибель деревьев с 2012 до 2016 г. составила 14,1% (4,7% в год), а за 2017 г. всего 1,9%. Это позволяет предположить, что, как и в Ларинском заказнике, наибольшие темпы отмирания деревьев в данном насаждении приурочены к 2013–2014 гг.

Динамика состояния пихтовых древостоев в Заварзинской лесной даче

По дендрохронологическим данным наиболее раннее датирование гибели деревьев пихты от уссурийского полиграфа в районе Заварзино относится к 2004 г. [13].

ППП 6-12. Исследованный древостой высокополнотный, одновозрастный, с преобладанием пихты (см. табл. 1). Насаждение находится в непосредственной близости от линии электропередач, проложенной в 2006 г. и явившейся основной причиной его ослабления. Число отработанных стволовыми насекомыми с участием *P. proximus* деревьев к началу исследований в 2012 г. составляло 34,6 % от общего числа деревьев пихты и 73% от числа погибших деревьев, в 2017 г. – 47,4 и 77,1% соответственно. Плотность поселения полиграфа на большинстве отработанных деревьев – от 3,1 до 4,9 семьи/дм² поверхности ствола.

К началу исследований пихтовый древостой сильно ослаблен, общий отпад составлял 43,4%, количество текущего отпада (11,9%) характеризовало его как патологический (табл. 7). Наибольшая гибель деревьев произошла в 2013 г. (14,4%). Показатели текущего отпада в 2012–2013 гг. свидетельствуют о наличии в насаждении действующего очага массового размножения полиграфа с затуханием в последующие годы.

Таблица 7 [Table 7]

**Распределение деревьев пихты (%) по категориям состояния
и динамика интегральных показателей состояния древостоя на ППП 6-12**
[Distribution of fir trees (%) by categories of vitality and dynamics
of integrated indicators on the sample plot 6-12]

Год обследования [Year of the survey]	Категории состояния [Category of vitality]							Средневзвешенная категория состояния, балл [Average weighted category of vitality, score]	Индекс жизненного состояния [Vitality index], %
	I	II	III	IV	V	VI	VII		
2012	13,4	36,5	6,7	7,8	4,1	31,5	0,0	3,5	42,0
2013	11,3	32,7	2,3	3,8	10,6	38,6	0,7	3,9	35,6
2014	10,1	30,7	1,8	0,0	1,4	55,3	0,7	4,2	32,5
2015	10,0	27,2	1,8	0,0	0,0	46,8	14,2	4,1	34,7
2016	10,0	23,9	5,1	0,0	0,0	43,5	17,5	4,1	34,9
2017	10,0	23,9	1,8	0,0	3,3	42,3	18,6	4,1	33,9

За годы наблюдений древостой трансформировался из сильно ослабленного в отмирающий, степень его деградации изменилась со средней на сильную. С 2015 г. резко (в 20 раз по сравнению предшествующими годами) выросли темпы образования валежа, который к 2017 г. составил почти пятую часть исходного количества деревьев (см. табл. 7).

ППП 7-12. Древостой характеризуется самой низкой полнотой и долей пихты в составе по сравнению с другими обследованными участками (см. табл. 1). В 2012 г. число погибших от полиграфа деревьев пихты составило 22,6% от общего их числа, в 2017 г. – 33,3%. Плотность поселения на большинстве деревьев низкая (2,1–3,2 семьи/дм²).

За весь период исследований максимальный общий отпад составил 5,1% и приходился на 2013 и 2015 гг. (табл. 8). Текущий отпад не превышал 1,7%. Основные процессы в этом насаждении, в которых участвовал *P. proximus*, происходили среди жизнеспособных деревьев. За 6 лет доля здоровых деревьев уменьшилась на 21,5%, увеличилось количество деревьев, ослабленных в разной степени. С 2014 г. наблюдался переход сухостоя в валеж (0,2%), который в последующие годы увеличился до 4,6%. Состояние древостоя в 2012–2013 гг. оценено как здоровое, в дальнейшем проявились признаки начального ослабления и слабой деградации (табл. 8).

Таблица 8 [Table 8]

**Распределение деревьев пихты (%) по категориям состояния
и динамика интегральных показателей состояния древостоя на ППП 7-12**
[Distribution of fir trees (%) by categories of vitality
and dynamics of integrated indicators on the sample plot 7-12]

Год обследования [Year of the survey]	Категории состояния [Category of vitality]							Средневзвешенная категория состояния, балл [Average weighted category of vitality, score]	Индекс жизненного состояния [Vitality index], %
	I	II	III	IV	V	VI	VII		
2012	73,7	20,8	1,8	0,2	0,2	3,3	0,0	1,4	89,0
2013	65,6	28,3	1,0	0,0	1,5	3,6	0,0	1,5	85,8
2014	53,5	34,3	7,0	0,1	0,0	4,9	0,2	1,7	80,4
2015	53,4	34,3	5,6	0,0	1,7	3,4	1,6	1,7	81,0
2016	53,2	34,3	5,7	0,1	0,0	5,0	1,7	1,7	80,9
2017	52,2	32,1	7,7	0,1	0,0	3,3	4,6	1,7	81,5

Анализ полученных данных показал, что динамические процессы в исследованных древостоях на юге Томской области протекали сходным образом. Состояние древостоев было неудовлетворительным уже к началу исследований в 2012 г. (за исключением древостоя на ППП 7-12) вследствие усыхания деревьев в предшествовавшие годы, с активным участием в этом процессе уссурийского полиграфа и в дальнейшем характеризовалось отрицательной динамикой, связанной с деятельностью инвайдера. Общие тенденции проявились в повсеместном уменьшении доли здоровых особей

пихты, увеличении доли ослабленных, сильно ослабленных и погибших деревьев, а также в массовом образовании валежа в последние 3 года, главным образом, за счет слома и вывала сухостоя. Отсутствует значимая связь степени и скорости процессов усыхания (т.е. количества усохших деревьев за 6-летний период и среднего текущего отпада) с долей пихты в составе древостоя ($p=0,40$) и средним возрастом пихтового элемента ($p=0,50$). Формирование отпада первоначально происходило за счет угнетенных и ослабленных тонкомерных деревьев второго поколения, более подверженных атакам *P. proximus*. Тенденция заселения уссурийским полиграфом сначала деревьев с меньшим диаметром также отмечена в работе Ю.Н. Баранчикова с соавт. [12].

На рис. 1 приведены виталитетные спектры исследованных древостоев [24], являющиеся удобным интегральным индикатором состояния насаждений, в наглядной графической форме демонстрирующие закономерности выявленных динамических процессов и позволяющие прогнозировать качественные перестройки в древесном ярусе, заключающиеся в изменении породной, возрастной и виталитетной структуры. Обращают на себя внимание стремительные темпы накопления больших объемов мертвых деревьев в поврежденных насаждениях, что в будущем может привести к значительному изменению углерододепонирующей функции и увеличению пожарной опасности в таких лесах.

Ранее исследованиями на этих же пробных площадях показано, что резкое повышение уровня освещенности в поврежденных лесах из-за разрушения материнского полога пихтовых лесов сопровождается изменением микроклимата, состава и структуры подлеска, травяного и мохового ярусов и как следствие доминирующих экологических групп в растительных сообществах [16]. Последствием вызванной уссурийским полиграфом деградации древостоев также является трансформация микрозональной организации сообществ в направлении увеличения площади подкроновых участков сухостоя, а в дальнейшем бурелома, с перспективой восстановления куртинно-разновозрастных древостоев за счет среднего и мелкого подроста предварительного возобновления [25].

Наряду с особенностями динамики состояния в каждом из изученных древостоев для большинства из них общим явилось увеличение текущего отпада деревьев в 2012–2014 гг. и максимальное его образование в 2013 г., что, по-видимому, обусловлено погодными условиями в районе исследований, имеющими большое значение как в жизни короедов, так и физиологии их кормовых растений [26, 27].

Обнаружена значимая корреляционная взаимосвязь ($r_s=0,5$, $p=0,040$) гибели деревьев от полиграфа в 2012–2014 гг. со среднемесячной температурой воздуха в 2011–2013 гг. в период развития *P. proximus*. Повышенная температура теплого сезона в 2011–2012 гг., особенно жаркая и сухая погода 2012 г., с одной стороны, способствовала успешному развитию двух поколений уссурийского полиграфа и росту его активности, с другой стороны, вызвала ослабление деревьев из-за водного стресса, что в 2013 г. реализовалось в резком увеличении их гибели (рис. 2).

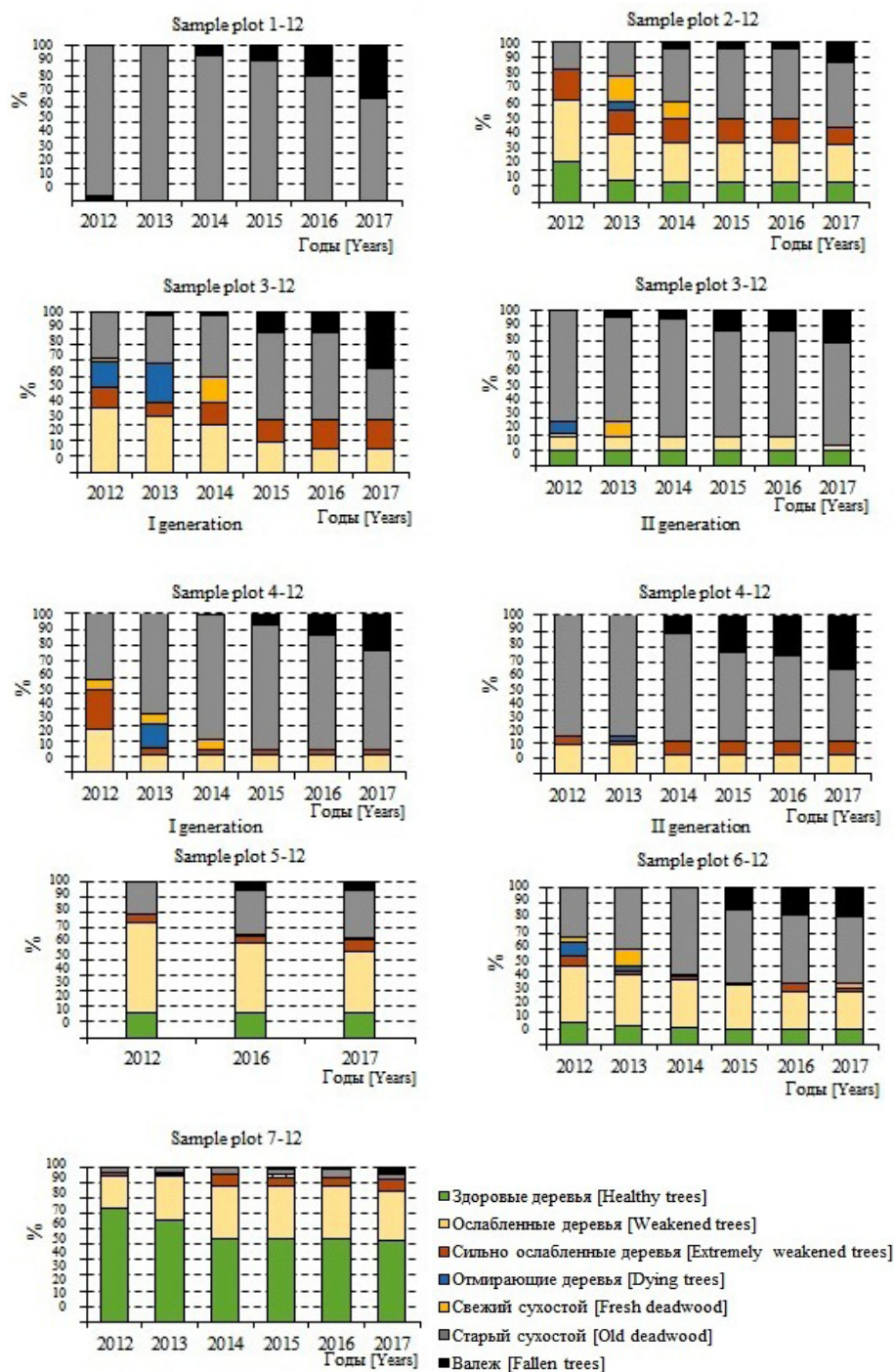


Рис. 1. Виталитетные спектры исследованных древостоев пихты
[Fig. 1. Vitality spectra of the studied fir stands]

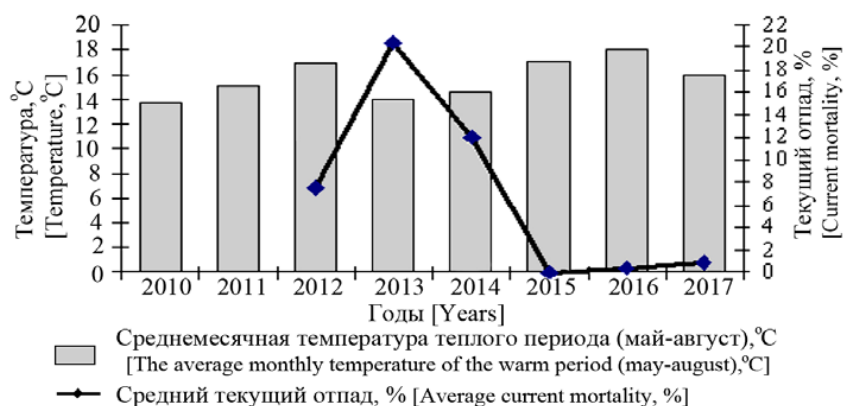


Рис. 2. Динамика текущего отпада деревьев пихты сибирской и температура воздуха в Томском районе в период развития *Polygraphus proximus*

[Fig. 2. Dynamics of the current mortality of Siberian fir trees and air temperature in Tomsk district during *Polygraphus proximus* development]

Снижение текущего отпада в последующие годы, по-видимому, обусловлено истощением доступной кормовой базы и затуханием очагов полиграфа.

Сходная динамика состояния древостоев выявлена на пробных площадях в еловых лесах Подмосковья после засухи 2010 г., которая усугубила начавшееся ранее массовое размножение короеда типографа, благоприятствовала росту его численности и привела в 2012 г. к резкому увеличению заселенности деревьев, текущего и общего отпада деревьев и масштабному усыханию ельников [28].

Заключение

К началу исследований в 2012 г. все изученные пихтовые древостои оказались в большей или меньшей степени поврежденными уссурийским полиграфом, что подтверждает его негативное воздействие в течение более или менее длительного предшествующего периода. Различия в нарушенности древостоев обусловлены локальным проявлением факторов ослабления пихты: внутривидовых (конкурентное подавление второго поколения в разновозрастных древостоях на ППП 3-12 и 4-12), межвидовых (корневых и стволовых грибных патогенов на ППП 1-12, 2-12, 3-12) и антропогенных (резко осветление при прокладке ЛЭП, ППП 6-12), что определило качественное и количественное состояние кормовой базы *P. proximus* и его численность.

Последующие стационарные наблюдения выявили повсеместное усиление деградации древостоев, выразившееся в снижении доли жизнеспособных деревьев и активном накоплении валежа. В простых однопородных и смешанных древостоях характер динамических процессов в целом сходен

независимо от типа леса и среднего возраста пихтового элемента. В сложных разновозрастных древостоях раньше усыхали угнетенные особи с наименьшим диаметром.

Темпы деградации различались по годам, наиболее высокие их значения отмечены после лет с жаркой и сухой погодой, вызвавшей ослабление пихты и повышение численности уссурийского полиграфа.

Достигнутый к настоящему времени уровень деградации пихтовых древостоев является одним из важных предикторов краткосрочного прогноза ухудшения их состояния. Наибольшее опасение вызывают древостои на ООПТ: в Ларинском ландшафтном заказнике количество жизнеспособных деревьев, по данным пробных площадей, составляет от 14,1 до 46,4%, а валеж – более 35%, в Заварзинской лесной даче в древостоях с преобладанием пихты количество жизнеспособных деревьев 35,7%, валежа 18,6%.

Полученные данные являются базой для экологического мониторинга пихтарников Томской области и прогнозирования регионального лесообразовательного процесса.

Литература

1. Sutherland W.J., Freckleton R.P., Godfray H.C.J., Beissinger S.R., Benton T., Cameron D.D., Carmel Y., Coomes D.A., Coulson T., Emmerson M.C., Hails R.S., Hays G.C., Hodgson D.J., Hutchings M.J., Johnson D., Jones J.P.G., Keeling M.J., Kokko H., Kunin W.E., Lambin X., Lewis O.T., Malhi Y., Mieszkowska N., Milner-Gulland E. J., Norris K., Phillimore A.B., Purves D.W., Reid J.M., Reuman D.C., Thompson K., Travis J.M.J., Turnbull L.A., Wardle D.A., Wiegand T. Identification of 100 fundamental ecological questions // *Journal of Ecology*. 2013. Vol. 101. PP. 58–67. doi: [10.1111/1365-2745.12025](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12025)
2. Roques A., Lees D. Introductory notes to factsheets. Chapter 14 // *BioRisk*. 2010. Vol. 4, Iss. 2. PP. 855–1021. doi: [10.3897/biorisk.4.69](https://doi.org/10.3897/biorisk.4.69)
3. Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States // *Ecological Economics*. 2005. Vol. 52. PP. 273–288. doi: [10.1016/j.ecolecon.2004.10.002](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002)
4. Lovett G.M., Canham C.D., Arthur M.A., Weathers K.C., Fitzhugh R.D. Forest ecosystems responses to exotic pests and pathogens in eastern North America // *BioScience*. 2006. Vol. 56, № 5. PP. 395–405.
5. Kenis M., Auger-Rosenberg M.-A., Roques A., Timms L., Péré C., Cock M.J.W., Setelle J., Augustin S., Lopez-Vaamonde C. Ecological effects of invasive alien insects // *Biological Invasions*. 2008. Vol. 11, Iss. 1. PP. 21–45. doi: [10.1007/978-1-4020-9680-8_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9680-8_3)
6. Økland B., Erbilgin N., Scarpaas O., Christiansen E., Långström B. Inter-species interactions and ecosystems effects of non-indigenous invasive and native tree-killing bark beetles // *Biological Invasions*. 2011. Vol. 13, iss. 5. PP. 1151–1164. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9957-2>
7. Баранчиков Ю.Н. Инвазии дендрофильных насекомых – источник хозяйственных проблем и полигон для эколого-эволюционных исследований // *Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: мат. Всеросс. конф., Красноярск, 25–27 сентября 2012 г. / отв. ред. Ю.Н. Баранчиков. Красноярск : ИЛ СО РАН, 2012. С. 6–11.*

8. Aukema J.E., Leung B., Kovacs K., Chivers C., Britton K.O., Englin J., Frankel S.J., Haight R.G., Holmes T.P., Liebhold A.M., McCullough D.G., Von Holle B. Economic impacts of non-native forest insects in the continental United States. PLoS ONE. 2011. Vol. 6, iss. 9. PP. 1–7. doi:[10.1371/journal.pone.0024587](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024587)
9. Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Распространение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. Вып. 211. С. 33–45.
10. Баранчиков Ю.Н. Козволюционные аспекты инвазийности лесных дендрофильных насекомых // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 2010. Вып. 192. С. 30–39.
11. Баранчиков Ю.Н., Петько В.М., Астапенко С.А., Акулов Е.Н., Кривец С.А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихтовых лесов Сибири // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2011. Вып. 4. С. 78–81.
12. Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Лаптев А.В., Петько В.М. Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2014. Т. 18, вып. 6. С. 132–138.
13. Демидко Д.А. Датировка инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) на территорию Томской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 225–234.
14. Кривец С.А., Керчев И.А., Кизеев Ю.М., Кожурин М.А., Козак Р.Г., Филимонов М.Н., Чемоданов А.В., Чугин В.С. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в пихтовых лесах Томской области // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Болезни и вредители в лесах России: XXI век» и V ежегодных чтений памяти О.А. Катаева. Екатеринбург, 20–24 сентября 2011 г. Красноярск : ИЛ СО РАН, 2011. С. 53–55.
15. Чмыр А.Ф., Маркова И.А., Сеннов С.Н. Методология лесоводственных исследований : учеб. пособие. СПб. : ЛТА, 2001. 96 с.
16. Krivets S.A., Bisirova E.M., Kerchev I.A., Pats E.N., Chernova N.A. Transformation of Taiga ecosystems in the Western Siberian invasion focus of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6, № 2. PP. 94–108. doi: [10.1134/S2075111715020058](https://doi.org/10.1134/S2075111715020058)
17. Демидко Д.А. Состояние кедровых древостоев Северо-Восточного Алтая и методы его оценки // Лесоведение. 2011. № 1. С. 19–27.
18. Alexeyev V. Forest health diagnosis and its application in air pollution impact studies // Air pollution effects on vegetation including forest ecosystems. Proceedings of the Second US-USSR Symposium. 1989. PP. 135–140.
19. Методы мониторинга вредителей и болезней леса: справочник «Болезни и вредители в лесах России» / под общ. ред. В.К. Тузова. М. : ВНИИЛМ, 2004. Т. III. 200 с.
20. Алексеев В.А. Определение жизненного состояния древостоев // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. Вып. 2 (12). СПб., 2004. С. 24–33.
21. Кендалл М., Стьюарт А. Статистические выводы и связи. М. : Наука, 1973. 899 с.
22. Лойко С.В., Герасько Л.И., Куликова О.Р. Сукцессии растительности на дерново-подзолистых почвах подтайги Томь-Яйского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 4. С. 32–40.
23. Фалалеев Э.Н. Пихта. М. : Лесная промышленность, 1982. 86 с.
24. Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 4. С. 1–18.

25. Дебков Н.М. Особенности возобновительных процессов пихтовых лесов в связи с трансформацией их микро мозаичной организации под воздействием уссурийского полиграфа // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2017. № 1 (33). С. 5–16. doi: [10.15350/2306-2827.2017.1.5](https://doi.org/10.15350/2306-2827.2017.1.5)
26. Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis / ed. by F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire and H.F. Evans. Springer, 2004. 569 p. doi: [10.1007/978-1-4020-2241-8](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2241-8)
27. Bark beetles. Biology and ecology of native and invasive species / ed. by F.E. Vega and R.W. Hofstetter. Academic Press of Elsevier, 2015. 620 p. doi: [10.1016/C2013-0-04752-4](https://doi.org/10.1016/C2013-0-04752-4)
28. Лямцев Н.И., Малахова Е.Г. Динамика санитарного состояния еловых лесов Подмосквья после засухи 2010 г. // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2013. Т. 18, вып. 6. С. 82–89.

Поступила в редакцию 26.08.2018 г.; повторно 17.10.2018 г.;
принята 05.12.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.

Авторский коллектив:

Бисирова Эльвина Михайловна – н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр-т Академический, 10/3); н.с. Томского филиала Всероссийского центра карантина растений (Россия, 634069, г. Томск, пр-т Фрунзе, 109А).

E-mail: bissirovaem@mail.ru

Кривец Светлана Арнольдовна – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, г. Томск, пр-т Академический, 10/3).

E-mail: krivec_sa@mail.ru

For citation: Bisirova EM, Krivets SA. Dynamics of the state of Siberian fir tree stands damaged by the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. in Tomsk Oblast. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:118-140. doi: [10.17223/19988591/44/7](https://doi.org/10.17223/19988591/44/7) In Russian, English Summary

Elvina M. Bisirova^{1,2}, Svetlana A. Krivets¹

¹ *Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation*

² *Tomsk Branch of the All-Russian Plant Quarantine Center, Russian Federation*

Dynamics of the state of Siberian fir tree stands damaged by the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. in Tomsk Oblast

In connection with the hidden invasion into Siberian dark-coniferous ecosystems after an accidental drift with timber, the four-eyed fir bark beetle was identified in the territory of Southern Siberia only at the end of the first decade of this century (Baranchikov YuN, 2010; Baranchikov YuN et al, 2011). The first 30-40 years after emergence of the four-eyed fir bark beetle, its population underwent adaptation in new conditions, and only at the beginning of the 2000s the outbreak foci were formed (Baranchikov YuN et al, 2014). In Tomsk Oblast, the earliest cases of death of *Abies sibirica* Ledeb trees. from *Polygraphus proximus* were registered in 2000, according to dendrochronological data. It is supposed that the invader penetrated the territory of Tomsk Oblast in the mid 1990s (Demidko DA, 2014). Forest pathologists of Tomsk Forest Health Centre (Krivets SA et al, 2011) have noted unusually strong drying of fir

trees in the south of Tomsk Oblast since 2010. The aim of the research was to analyze spatial and temporal characteristics of *Polygraphus proximus* Blandf., an aggressive invasive bark beetle of the Far Eastern origin, impact on Siberian fir forest stands.

In 2012-2017, we carried out studies in the southern taiga forests of Tomsk Oblast (southeast of the West Siberian Plain) suffering from invasion of the four-eyed fir bark beetle. We analyzed state dynamics of damaged stands on seven sample plots at three model sites for the purpose of long-term monitoring. The first model site (56°12'34"N 85°02'21"E) is the state landscape reserve "Larinskiy", which includes the reference site of a transitional zone from the plain southern taiga to the mountain taiga of the Kuznetsk Alatau with fragments of aboriginal dark-coniferous forests where *Abies sibirica* prevails. The second site (56°17'32"N 85°28'25"E) is located in the neighborhood of the settlement of Basandayka, which is an especially protective forest area with a high proportion of fir trees as a part of forest stands. The third site (56°27'59"N 85°06'09"E) is especially protected natural territory of local significance "Zavarzinskiy forest district", presenting a large massif of suburban green stands, generally, of natural origin, and having an important nature protection value. We selected sites for creating sample plots on the basis of the variety of species composition, age structure and taking into account the damage by the invader revealed as a result of preliminary reconnaissance surveys of model sites. To assess the state of trees, we used a scale of state categories. This scale was developed taking into consideration the interaction of the Siberian fir and the four-eyed fir bark beetle. Healthy trees (without signs of weakening, not attacked by the four-eyed fir bark beetle) are referred to the 1st category of state. The 2nd category is weakened trees (attacked by the four-eyed fir bark beetle, but not colonized, with single or moderate drips of resin from places of attack, with resin-soaked entrances of beetles). The 3rd category is extremely weakened trees (with abundant drips of resin, attacked by the four-eyed fir bark beetle, there are non resin-soaked entrances on the trunk, without successful colonization of beetles on the tree). Trees of the 1st, the 2nd and the 3rd categories are viable. The 4th category is drying trees (colonized by the four-eyed fir bark beetle). The 5th category is trees which have died in the current year (fresh deadwood killed by the four-eyed fir bark beetle). The 6th category is trees which died in previous years (old deadwood). Average weighted categories of tree state, stand vitality index, degradation level, and vitality structure of a stand were used as integral indicators (Methods of monitoring..., 2004; Alexeev V, 2004; Yarmishko VT et al, 2003). The 7th category, "fallen trees", is introduced to refer to the formation speed of wind-thrown and wind-broken trees in the stands damaged by the four-eyed fir bark beetle over the period of observation. The initial state of fir stands in 2012 varied on different sample plots as a result of extension of the four-eyed fir bark beetle invasion in previous years under specific stand conditions. Differences in disturbance of forest stands are due to various factors of the Siberian fir weakening: intraspecific (competitive suppression of the second generation in multiple-aged stands), interspecific (root and stem fungal pathogens) and anthropogenic (change in illumination when laying power lines), which determined the qualitative and quantitative state of the host plants of *P. proximus* and its numbers.

We revealed changes in distribution of trees by state categories and in integral indicators of the stand state on sample plots during the six-year studies (See Tables 2-8). All stands were characterized by negative dynamics of vitality index due to activities of the four-eyed fir bark beetles. General trends for the studied stands are as follows: a consistent decrease in healthy fir trees, an increase in weakened, extremely weakened and dead trees, and a massive number of fallen trees in 2015-2017 (See Fig. 1). Differences in degree and speed of degradation of tree stands are caused by peculiarities of stands (mainly, vitality of the Siberian fir) and by the development stage of local

outbreak foci of *P. proximus*. The maximum mortality of trees was observed in 2013 after an air temperature increase in summer 2011 and, especially, in 2012, which led to physiological weakening of trees and an increase in the quantity and harmfulness of the invader. The current level of degradation of fir forest stands is one of important predictors of the short-term forecast of deterioration in their state. The greatest concern is caused by forest stands in especially protected natural areas: in the “Larinskiy landscape reserve”, the quantity of viable trees according to the data on sample plots is from 14.1 to 46.4%, and there are more than 35% of fallen trees. In the “Zavarzinskiy forest district”, in the stands with the prevalence of fir, the quantity of viable trees is 35.7% and that of fallen trees is 18.6%. As massive quantities of dead wood and fallen trees appear at fast rate in the stands damaged by the four-eyed fir bark beetles, there will be an increase in forest fires and changes in the carbon deposition function. The obtained data are the basis for the environmental monitoring of fir forests in Tomsk Oblast and the forecasting of regional forest formation process.

The paper contains 8 Table, 2 Figures and 28 References.

Key words: biological invasions; dendrophagous insects; monitoring the state of forest ecosystems; *Abies sibirica* Ledeb., Tomsk oblast, Western Siberia.

Funding: The research was financially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-44-700782).

References

1. Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, Beissinger SR, Benton T, Cameron DD, Carmel Y, Coomes DA, Coulson T, Emmerson MC, Hails RS, Hays GC, Hodgson DJ, Hutchings MJ, Johnson D, Jones JPG, Keeling MJ, Kokko H, Kunin WE, Lambin X, Lewis OT, Malhi Y, Mieszkowska N, Milner-Gulland EJ, Norris K, Phillimore AB, Purves DW, Reid JM, Reuman DC, Thompson K, Travis MJJ, Turnbull LA, Wardle DA, Wiegand T. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*. 2013;101:58-67. doi: [10.1111/1365-2745.12025](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12025)
2. Roques A, Lees D. Introductory notes to factsheets. Chapter 14. *BioRisk*. 2010;4(2):855-1021. doi: [10.3897/biorisk.4.69](https://doi.org/10.3897/biorisk.4.69)
3. Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*. 2005;52:273-288. doi: [10.1016/j.ecolecon.2004.10.002](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002)
4. Lovett GM, Canham CD, Arthur MA, Weathers KC, Fitzhugh RD. Forest ecosystems responses to exotic pests and pathogens in eastern North America. *Bioscience*. 2006;56(5):395-405. doi: [10.1641/0006-3568\(2006\)056\[0395:FERTEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0395:FERTEP]2.0.CO;2)
5. Kenis M, Auger-Rosenberg M-A, Roques A, Timms L, Péré C, Cock MJW, Setelle J, Augustin S, Lopez-Vaamonde C. Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*. 2008;11(1):21-45. doi: [10.1007/978-1-4020-9680-8_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9680-8_3)
6. Økland B, Erbilgin N, Scarpaas O, Christiansen E, Långström B. Inter-species interactions and ecosystems effects of non-indigenous invasive and native tree-killing bark beetles. *Biological Invasions*. 2011;13(5):1151-1164. doi: [10.1007/s10530-011-9957-2](https://doi.org/10.1007/s10530-011-9957-2)
7. Baranchikov YuN. Invazii dendrofil'nykh nasekomykh - istochnik khozyaystvennykh problem i poligon dlya ekologo-evolyutsionnykh issledovaniy [Invasions of dendrophilic insects, a source of economic problems and a testing ground for ecological and evolutionary research]. In: *Ekologicheskie i ekonomicheskie posledstviya invaziy dendrofil'nykh nasekomykh*: materialy Vseross. konf. [Ecological and economic consequences of invasions of dendrophilous insects. Proc. of the All-Russian Conf. (Krasnoyarsk, Russia, 25-27 September, 2012)]. Baranchikov YuN, editor. Krasnoyarsk: Sukachev Institute of Forest SB RAS Publ.: 2012. pp. 6-11. In Russian

8. Aukema JE, Leung B, Kovacs K, Chivers C, Britton KO, Englin J, Frankel SJ, Haight RG, Holmes TP, Liebhold AM, McCullough DG, Von Holle B. Economic impacts of non-native forest insects in the continental United States. *PLoS ONE*. 2011;6(9):1-7. doi: [10.1371/journal.pone.0024587](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024587)
9. Krivets SA, Kerchev IA, Bisirova EM, Demidko DA, Pet'ko VM, Baranchikov YuN. Distribution of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in Siberia. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*. 2015;211:33-45. In Russian
10. Baranchikov YuN. Coevolutional aspects of invasion ability of forest dendrophilous insects. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*. 2010;192:30-39. In Russian
11. Baranchikov YuN, Pet'ko VM, Astapenko SA, Akulov EN, Krivets SA. Ussuriyskiy poligraf - novyy agressivnyy vreditel' pikhtovykh lesov Sibiri [Four-eyed fir bark beetle - a new aggressive pest of Siberian fir forests]. *Forestry Bulletin*. 2011;4:78-81. In Russian
12. Baranchikov YuN, Demidko DA, Laptev AV, Pet'ko VM. Dynamics of Siberian fir dieback in the outbreak area of the four-eyed fir bark beetle. *Forestry Bulletin*. 2014;18(6):132-138. In Russian, English Summary
13. Demidko DA. Dating of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) invasion into Tomsk region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*. 2014;207:225-234. In Russian
14. Krivets SA, Kerchev IA, Kizeev YuM, Kozhurin MA, Kozak RG, Filimonov MN, Chemodanov AV, Chugin VS. Ussuriyskiy poligraf *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) v pikhtovykh lesakh Tomskoy oblasti [Four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) in fir forests of Tomsk Oblast]. In: *Bolezni i vrediteli v lesakh Rossii: XXI vek. Materialy Vseros. konf.* [Diseases and Pests in the forests of Russia: XXI century. Proc. of the All-Russian conf. (Yekaterinburg, Russia, 20-24 September, 2011)]. Krasnoyarsk: IL SO RAN Publ.; 2011. pp. 53-55. In Russian
15. Chmyr AF, Markova IA, Sennov SN. Metodologiya lesovodstvennykh issledovaniy [Silvicultural research methodology: Tutorial]. St. Petersburg: FTU Publ.; 2001. 96 p. In Russian
16. Krivets SA, Bisirova EM, Kerchev IA, Pats EN, Chernova NA. Transformation of Taiga ecosystems in the Western Siberian invasion focus of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). *Russian Journal of Biological Invasions*. 2015;6(2):94-108. doi: [10.1134/S2075111715020058](https://doi.org/10.1134/S2075111715020058)
17. Demidko DA. The state of Siberian Stone Pine forests in Northeastern Altai and methods for its assessment. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2011;1:19-27. In Russian, English Summary
18. Alexeyev V. Forest health diagnosis and its application in air pollution impact studies. In: *Air pollution effects on vegetation including forest ecosystems*. Proc. of the Second US-USSR Symposium. 1989:135-140.
19. *Metody monitoringa vreditel'ey i bolezney lesa* [Methods for monitoring forest pests and diseases]. Vol. 3. Tuzov VK, editor. Moscow: All-Russian Research Institute for Silviculture and Forest Mechanization Publ.; 2004. 200 p. In Russian
20. Alekseev VA. Estimation of tree stands health condition. *Proc. of the Saint-Petersburg Forestry Research Institute*. 2004;2(12):24-33. In Russian, English Summary
21. Kendall MG, Stuart A. The advanced theory of statistics. Gal'chuk LI and Terekhin AT, translated from English; Kolmogorova AN, editor. London: Charles Griffin & Company Limited Publ.; 1973. 899 p. In Russian
22. Loyko SV, Gerasko LI, Kylikova OR. Succession vegetation on sod-podzol soils of a subtaiga of the Tom-Yaysky interfluvium. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;4(12):32-40. In Russian

23. Falaleev EN. Pikhta [Fir]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1982. 86 p. In Russian
24. Yarmishko VT, Gorshkov VV, Stavrova NI. *Pinus sylvestris* L. vital state structure in the tree layer of pine forest with different degree and type of anthropogenic disturbance (Kola Peninsula). *Rastitelnye Resursy*. 2003;4(39):1-18. In Russian
25. Debkov NM. Peculiarities of forest regeneration processes in fir forest caused by transformation of their micro mosaic organization by *Polygraphus proximus* Bland. *Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management*. 2017;1(33):5-16. doi: [10.15350/2306-2827.2017.1.5](https://doi.org/10.15350/2306-2827.2017.1.5)
26. *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Lieutier F, Day KR, Battisti A, Grégoire J-C and Evans HF, editors. Netherlands: Springer Publ.; 2004. 569 p. doi: [10.1007/978-1-4020-2241-8](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2241-8)
27. *Bark beetles. Biology and ecology of native and invasive species*. Vega FE and Hofstetter RW, editors. Academic Press of Elsevier; 2015. 620 p. doi: [10.1016/C2013-0-04752-4](https://doi.org/10.1016/C2013-0-04752-4)
28. Lyamtsev NI, Malakhova EG. Dinamika sanitarnogo sostoyaniya elovykh lesov Podmoskov'ya posle zasukhi 2010 g. [Dynamics of the sanitary state of spruce forests in the Moscow region after a drought in 2010]. *Lesnoy vestnik. Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa = Forestry Bulletin*. 2013;18(6):82-89. In Russian

*Received 26 August 2018; Revised 17 October 2018;
Accepted 05 December 2018; Published 27 December 2018*

Author info:

Bisirova Elvina M, 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 Akademicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation; Researcher, Tomsk Branch of the All-Russian Plant Quarantine Center, 109 A Frunze Ave., Tomsk 634069, Russian Federation.

E-mail: bissirovaem@mail.ru

Krivets Svetlana A, Cand. 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 Akademicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: krivec_sa@mail.ru

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 615.322

doi: 10.17223/19988591/44/8

Т.А. Замощина^{1,2}, Т.И. Бердникова¹,
В.И. Отмахов¹, Е.С. Шелег¹, Е.М. Теплякова²

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет,
г. Томск, Россия

²Сибирский государственный медицинский университет, г. Томск, Россия

Влияние экстракта лабазника на ритмическую организацию суточной динамики температуры тела и поведенческой активности крыс

Взаимодействие человека с окружающими факторами внешней среды рассматривается в неразрывной связи с его повторяющимися эндогенными процессами, основу которых составляют биологические ритмы. Многие факторы современной жизни человека нарушают структуру временной организации процессов жизнедеятельности, поэтому актуализируется проблема хронофизиологической адаптации человека. Важную роль в механизмах синхронизации околосуточных ритмов играют соединения лития. Целью исследования – выявить специфическую для лития хронобиологическую активность литийсодержащих экстрактов лабазника вязолистного (*Filipendula ulmaria* L. (Maxim.)) и лабазника обыкновенного (*Filipendula vulgaris* Moench) в эксперименте на крысах. Установлено, что оба растительных экстракта обладали ритмомодулирующим действием, однако у экстракта *F. ulmaria* оно оказалось более выраженным и направленным как на поведенческий, так и на температурный ритм, отражающий деятельность двух разных, но взаимосвязанных осцилляторов в организме животных. Ритмомодулирующий эффект экстракта *Filipendula ulmaria* проявлялся в более ускоренной перестройке поведенческих и температурных ритмов в свободно текущее состояние, которое наблюдается у животных в периоды солнцестояний. Таким образом, в периоды зимнего и летнего солнцестояний экстракт *Filipendula ulmaria*, повышая содержание лития в организме крыс и ускоряя перестройку ритмов поведенческой активности и температуры тела на режим эндогенных осцилляторов, сглаживал состояние сезонного десинхроноза в ритмостазе животных.

Ключевые слова: литий; растительные экстракты; биологические ритмы; *Filipendula*; зимнее и летнее солнцестояние.

Введение

С развитием авиации увеличивается количество трансмеридианных авиаперелетов, во многих сферах деятельности широкое распространение

получили сменные графики работы [1, 2], в широком доступе находятся седативные средства, человека окружает постоянно меняющаяся гелиогеофизическая среда с магнитными бурями [3]. Во всех этих случаях изменяется временная организация процессов жизнедеятельности и возникает десинхроноз, который способен провоцировать у человека не только ухудшение самочувствия, понижение работоспособности, нарушение сна, возникновение астении [1], но и формирование патологических процессов в различных физиологических системах [4, 5]. Показано, что своевременная диагностика и коррекция десинхроноза улучшают показатели здоровья человека, его работоспособность и даже когнитивные функции [6]. Таким образом, десинхроноз является «болезнью современности», а проблема коррекции десинхроноза заслуживает особого внимания.

Полагают, что важную роль в механизмах синхронизации биологических ритмов играют соединения лития. Еще в начале 70-х годов прошлого века обнаружили ритмомодулирующую активность лития, направленную на изменение параметров некоторых биологических ритмов и, прежде всего, околосуточных (циркадианных) [7].

Катион лития в микроколичествах содержится во всех тканях человека, животных и некоторых растений. При введении животным солей лития микроэлемент избирательно аккумулируется мозгом, в наибольшей степени гипоталамо-гипофизарной областью и стриатумом. Предполагается, что это происходит вследствие наименьшей жесткости гематоэнцефалического барьера в этих областях головного мозга [8].

Следует подчеркнуть, что соли лития явились первым фармакологическим средством с ярко выраженным ритмомодулирующим действием. Установлено, что катион на физиологическом уровне удлиняет периоды циркадных ритмов, увеличивает их амплитуду, а также задерживает фазы суточных ритмов импульсной активности нейронов-пейсмейкеров супрахиазматических ядер (СХЯ), являющихся главными ритмоводителями в организме человека и млекопитающих [7, 9, 10]. Все это приводит к замедлению хода «биологических часов». Литий может модифицировать ритмы сна, подвижности, приема пищи, суточной динамики температуры тела [9, 11, 12].

В настоящее время активно изучаются механизмы ритмомодулирующих эффектов лития. Существует несколько гипотез о реализации хронобиологических эффектов катиона. В одной из гипотез высказывается предположение о том, что первичной мишенью для лития в организме является гликоген-синтаза-киназа-3. Это фермент, при активации которого уменьшается амплитуда циркадных поведенческих ритмов и повышается возбудимость нейронов СХЯ (особенно в ночное время) [13, 14]. Литий, ингибируя гликоген-синтазу-киназу-3, удлиняет период и увеличивает амплитуду циркадных ритмов [14, 15]. В другой работе исследуют тесные связи «суточных генов» и системы «стресс-реакция», которые по механизмам обратной связи регулируют деятельность друг друга [16].

Известно, что растения являются лучшими природными источниками макро- и микроэлементов вследствие того, что комплексные соединения, образующиеся в них, лучше усваиваются организмом человека и обладают полимодальным действием. Ранее доказаны ритмомодулирующие свойства лития оксибутирата [9] и продемонстрированы таковые для литийсодержащего экстракта репешка волосистого (*Agrimonia pilosa* Ledeb.) [17]. Исходя из этого, весьма актуально изыскание растений, в которых накапливается литий, связанный с комплексом органических соединений растений, и создание на их основе лекарственных препаратов в виде водных и спиртовых извлечений, обладающих хронобиологической активностью, направленной на коррекцию десинхроноза.

С помощью метода пламенной фотометрии нами установлено высокое содержание лития в одном из представителей семейства розоцветных (*Rosaceae*) – *Filipendula ulmaria*. Содержание биоэлемента составило порядка 19,9 мг/кг сырья, что по сравнению с другими растениями [18] указывало на очень высокую концентрацию элемента в растении. После получения сухого экстракта *F. ulmaria* установлено, что содержание лития в нем составляло 90 мг/кг. Содержание лития в экстракте другого вида лабазника – *F. vulgaris* – составило 22,9 мг/кг.

Цель работы – выявление в эксперименте на крысах специфической для лития хронобиологической активности литийсодержащих экстрактов *Filipendula ulmaria* и *F. vulgaris*.

Материалы и методики исследования

Для выявления специфической для лития хронобиологической активности литийсодержащих экстрактов *Filipendula ulmaria* и *F. vulgaris*, произрастающих в одних и тех же местах на территории Томской области, изучалось их влияние на ритмическую организацию суточной динамики температуры тела крыс и поведенческой активности животных в открытом поле.

Экспериментальное исследование включало в себя две серии хронобиологического эксперимента, которые проведены в периоды зимнего и летнего солнцестояний. Последние характеризуются коротким (зимнее солнцестояние) или длинным (летнее солнцестояние) днем со слабой интенсивностью естественного освещения зимой на территории Западной Сибири. В этих условиях биологические ритмы лабораторных животных (и в природных популяциях) [19] нередко высвобождаются из-под контроля внешнего времязадателя – свето-темнового цикла – и становятся аритмичными либо свободно текущими, т.е. не захваченными циклом свет–темнота. Процесс перестройки биологических ритмов в свободно текущее состояние протекает в виде сезонного десинхроноза, поскольку одни ритмы еще находятся под контролем свето-темнового цикла, а другие уже перестраиваются на режим эндогенного осциллятора [19].

Первая серия проведена в период зимнего солнцестояния (декабрь 2015 г., свет:темнота 6:18) на 28 половозрелых крысах-самцах линии «Wistar» массой 200–300 г, выращенных в НИИ фармакологии им. Е.Д. Гольдберга ТНЦ СО РАМН (г. Томск). Животных этой серии разделили на 4 группы по 7 особей и содержали в условиях комфортной температуры (22°C), при естественном освещении и свободном доступе к пище и воде (стандартная диета). Первая группа являлась интактной – крысы не подвергались никаким воздействиям. Вторая группа – контрольная № 1, животные получали очищенную воду внутрижелудочно в эквивалентных опытным группам количествах (при помощи зонда). Третья группа – контрольная № 2 – получала официальный препарат – синтетическую соль lithium oxybate (INN) в дозе 10 мг/кг. Четвертая группа – опытная – получала экстракт *F. ulmaria* внутрижелудочно в дозе, эквивалентной по содержанию лития 10 мг/кг официальной соли lithium oxybate и составлявшей 0,63 мг/кг.

Вторая серия экспериментов проведена в период летнего солнцестояния (июнь 2016 г.) на 18 половозрелых крысах-самцах линии «Wistar» массой 210–310 г, выращенных также в НИИ фармакологии им. Е.Д. Гольдберга ТНЦ СО РАМН (г. Томск). Животных разделили на 3 группы по 6 особей и содержали в аналогичных первой серии условиях. Первая группа была интактной. Вторая – контрольная – получала растительный экстракт *F. vulgaris* (с низким содержанием лития), который вводили животным внутрижелудочно в объеме и массе, соответствующим массе и объему вводимого крысам экстракта *F. ulmaria* (2 мл). Третья группа – опытная – получала экстракт *F. ulmaria* в дозе, эквивалентной по содержанию лития 10 мг/кг официальной соли lithium oxybate так же, как и в зимней серии.

Все процедуры с животными проведены в соответствии с международными правилами и нормами обращения с лабораторными животными, не противоречащими Женевской конвенции 1985 г. о «Международных принципах биомедицинских исследований с использованием животных».

Поскольку ранее показана важная роль фактора времени в направленности действия лития [12, 20] и продемонстрирована синхронизирующая активность lithium oxybate в отношении поведенческих и температурных ритмов крыс при введении препарата в утренние часы суток [12], в нашем эксперименте было выбрано именно это время введения (8:30) как официального препарата, так и растительных экстрактов и воды очищенной.

Для получения экстрактов растения *F. ulmaria* и *F. vulgaris* собраны в фазу цветения из естественного местообитания в экологически чистом Кожевниковском районе Томской области. Растения высушивали при комнатной температуре и хранили до момента приготовления экстрактов. Получение экстрактов осуществляли методом многократной перколяции (реперколяции). Для этого использовали измельченную траву указанных растений с размером частиц 3–5 мм и влажностью 13–15%. В качестве растворителя (экстрагента) применяли 20%-ный этиловый спирт. Выбор экстрагента обусловлен

высокой водорастворимостью органических и неорганических солей лития [21], а также необходимостью предохранить экстракт от контаминации микроорганизмами с помощью этилового спирта в условиях длительной (6 сут) реперколяции. Экстракцию проводили методом ступенчатого трехкратного экстрагирования сырья при комнатной температуре. Соотношение сырья и экстрагента составляло 1:2, на каждом этапе передвижка извлечения осуществлялась через 24 ч. Полученные извлечения объединяли и освобождали от механических включений. Далее жидкий экстракт высушивали при температуре не более 30–40°C. После определения концентрации лития экстракты использовали в эксперименте. Для этого навески экстрактов и lithium oxybate для каждого животного, рассчитанные указанным выше способом, вновь растворяли в 2 мл воды очищенной и вводили животным внутрижелудочно на протяжении 9 дней в утренние часы суток, причем на 7, 8, 9-е сут проводили хронобиологический эксперимент. Эти сроки ранее были апробированы в эксперименте [12].

Определение содержания лития в сухом растительном сырье, экстрактах, полученных на его основе, а также в биологических образцах животных (высушенных до постоянной массы в сушильном шкафу при температуре 100–105°C) проводили методом пламенной фотометрии на спектрометре «SOLAAR серии S» производства «Thermoelectron» (США) [22]. Метод основан на сравнении поглощения или пропускания света стандартными и исследуемыми растворами [22]. Выбор метода обусловлен наибольшей точностью определения концентрации щелочных металлов в пробах.

Хронобиологическая активность полученных экстрактов оценивалась путем изучения трехсуточной динамики поведенческой активности крыс в «открытом поле» и температуры тела животных [23, 24]. Замеры температуры тела и поведенческой активности проводили каждые 4 ч на протяжении трех последовательных суток, т.е. для каждого животного ($n=6-7$) получено по 18 измерений. При этом регистрировались: горизонтальный (животное пересекло линию на площадке всеми лапами), вертикальный (стойка крысы на двух задних лапах) и норковый (крыса полностью погружает голову в отверстие площадки) компоненты на протяжении 5 мин. Температуру тела крысы измеряли после теста «открытое поле» при помощи ректального электротермометра ТПЭМ-1, погружая его датчик в прямую кишку животного на глубину не более 25 мм.

Статистическую значимость различий между выборками определяли с помощью непараметрического U-критерия Манна–Уитни, а статистическую обработку хронобиологических данных проводили методами дисперсионного анализа и косинор-анализа [25, 26].

Результаты исследования и обсуждение

В периоды солнцестояний происходят сезонные изменения гелиогеофизических параметров (изменение соотношения светлого и темного проме-

жутков суток, интенсивности светового излучения, температуры). Известно, что при изменении ритмов освещенности эндогенная ритмика животных (в том числе и человека) начинает адаптироваться к новым внешним условиям. Однако переключение на новые временные указатели происходит не сразу. У человека, например, подобная адаптация может длиться от 1 до 3 нед. В процессе перестройки временной структуры организма начинают изменяться нормы суточных кривых, фазы, периоды и амплитуды колебаний показателей работоспособности человека и его физиологических процессов [19]. При этом некоторые ритмы перестраиваются на эндогенный осциллятор и становятся околосуточными, а другие продолжают колебаться в суточном режиме. Таким образом, внешняя десинхронизация может провоцировать возникновение внутренней [19].

В нашем исследовании в период зимнего солнцестояния в интактной группе крыс в спектре ритмов поведенческой активности полностью отсутствовала какая-либо ритмика. Однако в спектре ритмов температуры тела определялись две гармоники – 12 и 25 ч, акрофазы (время максимальной выраженности параметра) которых приходились на утренние часы (табл. 1), что указывало на дневной тип активности животных и перестройку температурного ритма на свободно текущий режим, т.е. на режим эндогенного осциллятора.

Таким образом, в интактной группе крыс в период зимнего солнцестояния проявлялся внутренний (между температурными и поведенческими ритмами) и внешний (между физиологическими ритмами и внешним светотемновым циклом) десинхроноз.

В контрольной группе животных, получавших очищенную воду, также наблюдался десинхроноз. Однако в спектре ритмов температуры тела появлялся 24-часовой ритм (см. табл. 1). Его возникновение можно связать с 24-часовым циклом введения животным очищенной воды, поскольку известно захватывающее ритмы действие пищевого (или питьевого) цикла [19], а также стрессирующих факторов [16].

В группе животных, получавших *lithium oxybate*, в спектре ритмов двигательной активности наблюдалось повышение чувствительности ритмов к 24-часовому внешнему циклу инъекций, о чем свидетельствовало появление выраженной 24-часовой гармоники (см. табл. 1). Ритмы температурного показателя сохраняли свободно текущее состояние, о чем говорило наличие 12 и 25-часовых гармоник.

Таким образом, в период зимнего солнцестояния *lithium oxybate* способствовал восстановлению 24-часового ритма поведенческой активности, утраченного в период солнцестояния (см. интактную и контрольную группы крыс, табл. 1), и свободно текущего ритма температуры тела. Аналогичные исследования, проведенные нами 10 годами раньше [12], продемонстрировали аналогичные результаты. К сожалению, исследований подобного плана других авторов нам обнаружить не удалось.

Таблица 1 [Table 1]

**Ритмическая организация температуры тела и двигательной активности крыс
в период зимнего солнцестояния (свет:темнота 6:18)**

**[Rhythmic organization of body temperature and motor activity of rats
in the period of the winter solstice (light:dark 6:18)]**

Условия эксперимента [Conditions of the experiment]	Физиологические показатели [Physiological parameters]	Параметры ритмов [Rhythm parameters]			
		Период, ч [Period, h]	Мезор [Mesor] (M±m)	Амплитуда (отн. ед.) [Amplitude, rel. units]	Акрофаза (ч:мин) [Acrophase, h:min]
Интактная группа [Intact group], n=7	МА, у.е. [c.u.]	Статистически значимых ритмов нет [No statistically significant rhythms]			
	Т, °C	12	36,3±0,2	0,5 (0,3–0,6)	00:02 (10:43–02:00)
		25	36,3±0,2	3,0 (2,8–3,2)	07:57 (07:31–08:21)
Вода очищенная [Purified water] 8:30, n=7	МА, у.е. [c.u.]	Статистически значимых ритмов нет [No statistically significant rhythms]			
	Т, °C	14	36,2±0,1	2,4 (1,9–2,8)	08:00 (07:36–08:26)
		24	36,2±0,1	0,5 (0,2–0,9)	10:36 (08:58–12:33)
Экстракт <i>Filipendula ulmaria</i> [Extract of <i>Filipendula ulmaria</i>] 8:30, n=7	МА, у.е. [c.u.]	10	12,3±3,0	5,2 (0,7–9,7)	05:07 (04:31–07:14)
		20	12,7±3,0	2,8 (0,2–5,4)	18:27 (15:45–04:57)
	Т, °C	14	35,9±0,1	2,6 (2,3–2,9)	08:00 (07:46–08:12)
		24	35,9±0,1	3,1 (2,9–3,4)	07:58 (07:24–08:33)
		25	35,9±0,1	0,3 (0,1–0,5)	11:08 (06:34–14:26)
Lithium oxybate 08:30, n=7	МА, у.е. [c.u.]	12	13,3±1,3	2,1 (1,3–2,9)	08:58 (07:52–09:55)
		24	12,7±1,1	1,5 (0,1–2,9)	12:00 (06:54–16:44)
	Т, °C	12	37,5±0,1	0,005 (0,001–0,008)	09:51 (08:08–00:11)
		25	37,3±0,1	0,084 (0,08–0,088)	08:11 (08:02–08:20)

Примечание. n – количество особей в группе; МА – двигательная активность (сумма горизонтального, норкового и вертикального компонентов, у.е.); Т – температура тела; мезор – среднее значение функции; амплитуда – наибольшее отклонение (max) функции от его среднего значения; акрофаза – время максимальной выраженности параметра; 08:30 – время введения препаратов.

[Note. n - Number of individuals in the group; MA - Motor activity (sum of horizontal, mink and vertical components, c.u.); T - Body temperature; Mesor - Average value of the function; Amplitude - The maximum deviation of the max function from its average value; Acrophase - Time of the maximum intensity of the parameter; 08:30 - Drug administration time].

В опытной группе крыс, получавших экстракт *F. ulmaria*, двигательная активность приобретала ритмический характер, о чем свидетельствовало появление 10 и 20-часовых составляющих в спектрах ритмов этого показателя, при доминировании 10-часового ритма. Однако в температурном

спектре ритмов наблюдалось появление трех статистически значимых гармоник – 14, 24 и 25 ч (см. табл. 1). Появление 25-часового ритма свидетельствовало о начавшейся перестройке температурного ритма в свободно текущее состояние.

Таким образом, экстракт *F. ulmaria* в период зимнего солнцестояния ускорял перестройку ритмов поведенческой активности и температуры тела в свободно текущее состояние.

Следующим этапом нашего исследования стало исключение влияния сопутствующих групп БАВ исследуемого растительного экстракта на проявление его ритмомодулирующего эффекта. Поскольку литературные данные свидетельствуют о сходном БАВ-составе *F. ulmaria* и *F. vulgaris* [27], а нами установлено, что содержание лития в экстракте *F. vulgaris* (22,9 мг/кг) значительно ниже такового в экстракте *F. ulmaria* (90 мг/кг), в летнюю серию эксперимента нами введена контрольная группа крыс, получавших растительный экстракт *F. vulgaris* с низким содержанием лития в количествах по массе и объему, соответствующих таковым *F. ulmaria*. Одновременно вышеуказанная группа выполняла функцию «контроля» для исключения влияния стрессового фактора в виде принудительного перорального введения.

В отличие от зимнего в период летнего солнцестояния в интактной группе крыс полностью отсутствовала ритмика в спектрах ритмов двигательной активности и температуры тела (табл. 2). У животных наблюдался внутренний и внешний десинхроноз.

В контрольной группе крыс, получавших экстракт *F. vulgaris*, в спектре ритмов поведенческой активности наблюдалось появление множества статистически значимых гармоник (см. табл. 2). Наличие такого обилия гармоник указывает на полное отсутствие синхронизации индивидуальных гармоник. Тем не менее двигательная активность в этой группе приобретала ритмический характер по сравнению с интактной группой. В спектре ритмов температуры тела статистически значимых ритмов не наблюдалось. Таким образом, экстракт *F. vulgaris* скорее всего являлся внешним синхронизатором, чем внутренним. Возможно, определенный вклад в этот процесс внесла сама процедура введения, а экстракт *F. vulgaris* повысил чувствительность к этому внешнему циклу. Кроме того, можно еще предположить, что отсутствие процессов синхронизации индивидуальных гармоник связано с более низкой дозой лития в контрольном экстракте *F. vulgaris* (в 4 раза меньше), которой оказалось недостаточно для осуществления механизма затягивания фазы ритма импульсной активности нейронов супрахиазматических ядер [9] или моноаминергических структур, модулирующих их деятельность [12].

В опытной группе крыс, получавших экстракт *F. ulmaria*, двигательная активность приобретала ритмичный характер, по сравнению с интактной группой животных, о чем свидетельствовало появление множества околосуточных и суточной гармоник (см. табл. 2).

В сравнении с контрольной группой крыс, получавших экстракт *F. vulgaris*, спектр ритмов этого же показателя в опытной группе сужался почти вдвое. В температурном спектре ритмов также наблюдалось появление ритмики, о чем говорило наличие 20 и 21-часовых гармоник. Если сравнить 21 ч периоды ритмов двигательной активности и температуры тела в группе крыс, получавших экстракт *F. ulmaria*, то видно, что акрофаза 21-часового ритма температуры тела наступала раньше, чем акрофаза 21-часового ритма двигательной активности, что и должно наблюдаться согласно литературным данным [19].

Таблица 2 [Table 2]

Ритмическая организация температуры тела и двигательной активности крыс в период летнего солнцестояния (свет:темнота 18:6)
[Rhythmic organization of body temperature and motor activity of rats in the period of the summer solstice (light: dark 18:6)]

Условия эксперимента [Conditions of the experiment]	Физиологические показатели [Physiological parameters]	Параметры ритмов [Rhythm parameters]			
		период, ч [Period, h]	Мезор [Mesor] (M $\pm$ m)	Амплитуда (отн. ед.) [Amplitude, rel. units]	Акрофаза (ч:мин) [Acrophase, h:min]
Интактная группа [Intact group], n=6	МА, у.е. [c.u.]	Статистически значимых ритмов нет [No statistically significant rhythms]			
	T, °C	Статистически значимых ритмов нет [No statistically significant rhythms]			
Экстракт <i>Filipendula vulgaris</i> [Extract of <i>Filipendula vulgaris</i>], 8:30, n=6	МА, у.е. [c.u.]	20	19,1 $\pm$ 2,3	10,8 (3,7–22,2)	06:24 (03:54–11:24)
		21	19,8 $\pm$ 2,4	11,4 (3,5–23,6)	05:54 (03:24–11:24)
		22	20,6 $\pm$ 2,5	12,0 (3,3–25,2)	05:24 (02:54–11:30)
		23	21,3 $\pm$ 2,5	12,7 (3,2–26,8)	04:54 (02:18–11:30)
		24	22,1 $\pm$ 2,7	13,4 (3,1–28,5)	04:18 (01:48–11:36)
		25	22,9 $\pm$ 2,9	14,2 (3,2–30,3)	03:48 (01:18–11:42)
	T, °C	26	23,8 $\pm$ 2,9	15,0 (3,3–27,3)	03:18 (00:48–11:48)
		Статистически значимых ритмов нет [No statistically significant rhythms]			
Экстракт <i>Filipendula ulmaria</i> [Extract of <i>Filipendula ulmaria</i>], 8:30, n=6	МА, у.е. [c.u.]	21	27,0 $\pm$ 3,2	15,1 (2,1–48,1)	06:12 (01:48–12:64)
		22	27,9 $\pm$ 3,3	15,9 (2,1–49,8)	05:36 (01:12–13:00)
		23	28,9 $\pm$ 3,5	16,7 (2,2–51,8)	05:06 (00:36–13:12)
		24	29,9 $\pm$ 3,6	17,6 (2,2–53,9)	04:36 (00:30–13:24)
	T, °C	20	36,5 $\pm$ 0,06	0,8 (0,2–1,6)	05:06 (01:48–06:54)
		21	36,6 $\pm$ 0,07	0,8 (0,2–1,6)	04:36 (01:06–06:30)

Примечание. n – количество особей в группе; МА – двигательная активность (сумма горизонтального, норкового и вертикального компонентов, у.е.); T – температура тела; мезор – среднее значение функции; амплитуда – наибольшее отклонение (max) функции от его среднего значения; акрофаза – время максимальной выраженности параметра; 08:30 – время введения препаратов.

[Note. n - Number of individuals in the group; MA - Motor activity (sum of horizontal, mink and vertical components, c.u.); T - Body temperature; Mesor - Average value of the function; Amplitude - The maximum deviation of the max function from its average value; Acrophase - Time of the maximum intensity of the parameter; 08:30 - Drug administration time].

Таким образом, в период летнего солнцестояния экстракт лабазника вязолистного с высоким содержанием лития ускорял перестройку обоих ритмов на свободно текущий режим и облегчал внутреннюю синхронизацию между ритмами.

После того, как были продемонстрированы ритмомодулирующие свойства *F. ulmaria*, с помощью метода пламенной фотометрии определено совокупное содержание лития в организме крыс, получавших экстракт *F. vulgaris*, экстракт *F. ulmaria* и синтетическую органическую соль – lithium oxybate (табл. 3). Совокупное содержание лития в организме крыс рассчитывалось следующим образом. Суммировалось содержание лития во всех анализируемых образцах (печень, почки, сердце, мозг, кровь) для каждой крысы отдельно, а затем рассчитывалось среднее значение по группам.

Таблица 3 [Table 3]

**Изменение содержания Li в целом организме крыс
под влиянием литийсодержащих средств
[Change in the content of Li in the organism of rats under
the influence of lithium-containing products]**

	Интактная группа [Intact group], n=7	<i>Filipendula vulgaris</i> , n=6	<i>Filipendula ulmaria</i> , n=7	Lithium oxybate, n=7
Содержание Li (мкг/г) [Lithium content (ug/g)]	0,38 (0,28–0,36)	0,36 (0,22–0,47)	0,60 (0,45–0,56)*	2,70 (0,70–3,82)*

Примечание. Результаты представлены в виде медианы (Me) и квартилей (Q1–25%; Q3–75%); * – $p < 0,05$ по отношению к интактной группе (непараметрический критерий Манна–Уитни); n – количество особей в группе.

[Note. Results are presented as median (Me) and quartiles (Q1-25%; Q3-75%); * $p < 0.05$ compared to the intact group (nonparametric Mann-Whitney test)]; n - the number of individuals in the group].

В группах животных, получавших экстракт *F. ulmaria* и lithium oxybate, по сравнению с интактными крысами прослеживалось достоверное ($p < 0,05$) увеличение содержания катиона в организме (см. табл. 3). Очевидно, именно этим обусловлены ритмомодулирующие эффекты в данных группах, поскольку для других неорганических и органических компонентов экстракта *F. ulmaria* (флавоноиды, катехины, кумарины, танины, катионы других металлов и анионы [27]) ритмомодулирующие свойства не известны. Хотя можно было предполагать наличие таковых у вышеуказанных БАВ, поскольку экстракт *F. vulgaris*, не изменяя содержание лития в органах животных, продемонстрировал наличие некоторой ритмомодулирующей активности в отношении поведенческого ритма. Однако, учитывая характер этого воздействия, скорее всего, оно является следствием затягивания ритмов внешним циклом принудительного введения экстракта как стрессорным циклом.

Таким образом, показано, что экстракт *F. ulmaria* с высоким содержанием лития обладал ритмомодулирующим действием, что отражалось как на поведенческом, так и на температурном ритмах, которые, в свою очередь, отражают деятельность двух разных осцилляторов. В период зимнего и летнего солнцестояний экстракт *F. ulmaria* ускорял перестройку ритмов поведенческой активности и температуры тела в свободно текущее состояние и сглаживал состояние сезонного десинхрониза в ритмостазе животных. О способности препаратов лития вмешиваться в работу обоих осцилляторов, контролирующих суточную ритмику большинства физиологических систем, свидетельствуют работы других авторов [7, 11, 15].

Заключение

Впервые исследован экстракт *Filipendula ulmaria* на предмет его хронобиологической активности и проведен сравнительный анализ с аналогичными свойствами *Filipendula vulgaris* и официального лекарственного препарата – lithium oxybate. Установлено, что экстракт *F. ulmaria* с высоким содержанием лития обладал выраженным и направленным ритмомодулирующим действием на поведенческий и температурный ритмы. В период зимнего и летнего солнцестояний экстракт *F. ulmaria* ускорял перестройку исследованных ритмов животных в свободно текущее состояние, соответствующее режиму освещения, и сглаживал состояние сезонного десинхрониза в ритмостазе животных.

Литература

1. Рапопорт С.И. Хрономедицина, циркадианные ритмы. Кому это нужно? // Клиническая медицина. 2012. № 8. С. 73–75.
2. Чибисов С.М., Дементьев М.В. Особенности десинхрониза при сменном режиме работы и у пациентов с тяжелой соматической патологией // Клиническая медицина. 2014. Т. 92, № 8. С. 36–40.
3. Комаров Ф.И., Рапопорт С.И., Бреус Т.К., Чибисов С.М. Десинхронизация биологических ритмов как ответ на воздействие факторов внешней среды // Клиническая медицина. 2017. Т. 95, № 6. С. 502–512. doi: [10.18821/0023-2149-2017-95-6-502-512](https://doi.org/10.18821/0023-2149-2017-95-6-502-512).
4. Roenneberg T., Merrow M. The circadian clock and human health // Current biology. 2016. Vol. 26, № 10. PP. 432–443. doi: [10.1016/j.cub.2016.04.011](https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.011).
5. Golombek D.A., Casiraghi L.P., Agostino P.V., Paladino N., Duhart J.M., Plano S.A., Chiesa J.J. The times they're a-changing: Effects of circadian desynchronization on physiology and disease // Journal of Physiology-Paris. 2013. Vol. 107, № 4. PP. 310–322. doi: [10.1016/j.jphysparis.2013.03.007](https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2013.03.007).
6. Волобуев А.Н., Пятин В.Ф., Романчук Н.П. Циркадианная биофизика и хрономедицина // Здоровье и образование в XXI веке. 2016. Т. 18, № 5. С. 97–100.
7. Engelmann W. Effects of lithium salts on circadian rhythms // Chronobiology and psychiatric disorders. 1987. PP. 263–289.
8. Самойлов Н.Н. Содержание лития в тканях лабораторных животных // Известия Сибирского отделения АН СССР: Серия биологических наук. 1973. Т. 10, № 2. С. 179–183.

9. Замощина Т.А. Лития оксидутират и ритмическая структура активно-поискового поведения и температуры тела крыс в условиях постоянного освещения // Экспериментальная и клиническая фармакология. 2000. Т. 63, № 2. С. 12–15.
10. Moreira J., Geoffroy P.A. Lithium and bipolar disorder: impacts from molecular to behavioural circadian rhythms // Chronobiology international. 2016. Vol. 33, № 4. PP. 351–373. doi: [10.3109/07420528.2016.1151026](https://doi.org/10.3109/07420528.2016.1151026)
11. Geoffroy P.A., Etain B. Lithium and circadian rhythms // The science and practice of lithium therapy. – Springer international publishing. 2017. PP. 111–124. doi: [10.1007/978-3-319-45923-3_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-45923-3_6)
12. Замощина Т.А. 35 лет изучения фармакологии солей лития // Бюллетень сибирской медицины. 2006. Т. 5. Приложение 2. С. 26–30.
13. Davis J.A., Gamble K.L. Synchronized time-keeping is key to healthy mood regulation (Commentary on Landgraf et al) // European journal of neuroscience. 2016. Vol. 43, № 10. PP. 1307–1308. doi: [10.1111/ejn.13147](https://doi.org/10.1111/ejn.13147)
14. Timothy O'Brien W., Harper A.D., Jove F., Woodgett J.R., Maretto S., Piccolo S., Klein P.S. Glycogen synthase kinase-3 β haploinsufficiency mimics the behavioral and molecular effects of lithium // The journal of neuroscience. 2004. Vol. 24, № 30. PP. 6791–6798. doi: [10.1523/jneurosci.4753-03.2004](https://doi.org/10.1523/jneurosci.4753-03.2004)
15. Noguchi T., Lo K., Diemer T., Welsh D.K. Lithium effects on circadian rhythms in fibroblast and suprachiasmatic nucleus slices from CRY knockout mice // Neuroscience letters. 2016. Vol. 619. PP. 49–53. doi: [10.1016/j.neulet.2016.02.030](https://doi.org/10.1016/j.neulet.2016.02.030)
16. Landgraf D., McCarthy M.J., Welsh D.K. Circadian clock and stress interactions in the molecular biology of psychiatric disorders // Current psychiatry reports. 2014. Vol. 16, № 10. PP. 1–11. doi: [10.1007/s11920-014-0483-7](https://doi.org/10.1007/s11920-014-0483-7)
17. Замощина Т.А., Краснов Е.А., Отмахов В.И., Петрова Е.В., Решетов Я.Е., Просекина Е.Ю., Томова Т.А., Кускова И.С. Оценка хронобиологической активности водного экстракта надземной части репейника волосистого // Экспериментальная и клиническая фармакология. 2016. Т. 79, № 5. С. 3–6. doi: [10.14258/jcprm.2017041934](https://doi.org/10.14258/jcprm.2017041934)
18. Краснов Е.А., Савельева Е.Е., Рыжакова Н.К., Решетов Я.Е., Гатауллина А.Р. Исследование содержания доминирующих групп БАВ и биозлементов в некоторых растениях семейства Rosaceae // Химия растительного сырья. 2017. № 4. С. 145–151. doi: [10.14258/jcprm.2017041934](https://doi.org/10.14258/jcprm.2017041934)
19. Ашофф Ю. Биологические ритмы / под ред. Ю. Ашоффа. М.: Мир, 1984. Т. 1. 262 с.
20. Арушанян Э.Б. Хронофармакология препаратов лития // Медицинский вестник Северного Кавказа. 2017. Т. 12, № 2. С. 240–244. doi: [10.14300/mnnc.2017.12068](https://doi.org/10.14300/mnnc.2017.12068)
21. Кадырова Р.Г., Кабиров Г.Ф., Муллахметов Р.Р. Биогенные свойства солей лития // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. 2012. Т. 209. С. 151–156.
22. Отмахов В.И. Кускова И.С., Петрова Е.В., Краснов Е.А., Замощина Т.А., Решетов Я.Е., Рабцевич Е.С., Бабенков Д.Е. Аналитическое сопровождение получения литийсодержащих растительных экстрактов ритмомоделирующего действия // Вестник Томского государственного университета. Химия. 2016. № 2. С. 35–44. doi: [10.17223/24135542/4/4](https://doi.org/10.17223/24135542/4/4)
23. Буреш Я., Бурешова О., Хьюстон Д. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения / под ред. А.С. Батуева. М.: Высшая школа, 1991. 399 с.
24. Комаров Ф.И. Хронобиология и хрономедицина / под ред. Ф.И. Комарова. М.: Медицина, 1989. 400 с.
25. Корягина Ю.В., Нопин С.В. Cosinor Ellipse 2006 № 2006611345 // Программы для ЭВМ. Базы данных. Топологии интегральных микросхем. 2006. № 3. 42 с.
26. Лакин Г.Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов, 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

27. Краснов Е.А., Авдеева Е.Ю. Химический состав растений рода *Filipendula* (обзор) // Химия растительного сырья. 2012. №4. С. 5–12.

Поступила в редакцию 03.05.2018 г.; повторно 13.11.2018 г.;
принята 27.11.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.

Авторский коллектив:

Замощина Татьяна Алексеевна – проф., д-р биол. наук, проф. кафедры фармацевтической технологии и биотехнологии, Сибирский государственный медицинский университет Министерства здравоохранения Российской Федерации (Россия, 634050, г. Томск, Московский тракт, 2); проф. кафедры физиологии человека и животных Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: beladona2015@yandex.ru

Бердникова Татьяна Игоревна – аспирант кафедры физиологии человека и животных Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: berdnikovatanya@mail.ru

Отмахов Владимир Ильич – проф., д-р техн. наук, проф. кафедры аналитической химии химического факультета, Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: otmahov2004@mail.ru

Шелег Екатерина Сергеевна – студентка второго года обучения магистратуры кафедры аналитической химии химического факультета, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: otmahov2004@mail.ru

Теплякова Елена Мусажановна – канд. фарм. наук, доцент кафедры фармацевтической технологии и биотехнологии, Сибирский государственный медицинский университет Министерства здравоохранения Российской Федерации (Россия, 634050, г. Томск, Московский тракт, 2).

E-mail: elena-teplyakova73@mail.ru

For citation: Zamoshchina TA, Berdnikova TI, Otmakhov VI, Sheleg ES, Teplyakova EM. Effect of *Filipendula* extract on the rhythmic organization of the daily dynamics of body temperature and behavioral activity in rats. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:141-157. doi: 10.17223/19988591/44/8 In Russian, English Summary

**Tatyana A. Zamoshchina^{1,2}, Tatyana I. Berdnikova¹, Vladimir I. Otmakhov¹,
Ekaterina S. Sheleg¹, Elena M. Teplyakova²**

¹Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

²Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation

**Effect of *Filipendula* extract on the rhythmic organization of the daily
dynamics of body temperature and behavioral activity in rats**

Human interaction with environmental factors is considered in close connection with its repetitive endogenous processes which are based on biological rhythms. However, many factors of modern life contribute to the change in the temporary organization of life processes, leading to the development of desynchronization. As a result of all this, the chronophysiological problem of human adaptation is actualized. It is known that timely diagnosis and correction of desynchronization improves not only the performance of a person, but also his health. Desynchronization is a “modern disease”, and the problem of its correction deserves special attention. Lithium compounds play an important role in the synchronization mechanisms of circadian rhythms. It was found that the cation extends the periods of circadian rhythms, increases their amplitude, and also delays daily rhythm phases of the pulse activity of pacemaker neurons of suprachiasmatic

nuclei (SCN), which are the main pacemakers in humans and mammals. All this leads to a slowdown in the "biological clock". The most promising is the search and expansion of drugs with a natural complex of macro- and microelements in the form of water and alcohol extracts from plant raw material accumulating lithium which has chronobiological activity. We established a high content of lithium in the representative of the family *Rosaceae* - *Filipendula ulmaria* L. (Max.). The content of the bioelement was about 19.9 mg/kg of the raw material, which in comparison with other plants indicated a very high concentration of the element in the raw material. After obtaining the dry extract of *F. ulmaria*, we found that the content of lithium was 90 mg/kg. The content of lithium in the extract of another type - *F. vulgaris* - was 22.9 mg/kg. Therefore, the aim of this research was to identify a specific chronobiological activity of lithium in lithium-containing extracts of two species - *F. ulmaria* and *F. vulgaris*.

During the winter and summer solstices, we studied the influence of plant extracts on the rhythmic organization of the daily dynamics of body temperature and behavioral activity of rats. To obtain extracts of the plant, we collected *F. ulmaria* and *F. vulgaris* during the flowering phase in their natural habitat in the ecologically clean Kozhevnikovskiy district of Tomsk region. The plants were dried at room temperature and stored until extract preparation. We applied the method of multiple percolations to get plant extracts. At the same time, we used crushed grass of these plants with a particle size of 3-5 mm and a moisture content of 13-15%. 20% ethyl alcohol was used as a solvent. The ratio of the raw material and extragent was 1:2, at each stage; the extraction was carried out after 24 hours. The resulting extracts were combined and released from mechanical inclusions. Then, the liquid extract was dried at a temperature of no more than 30-40 °C and dispersed. Animals were kept in natural light (natural seasonal desynchronization develops in the conditions of solstices), at comfortable temperature of 22°C and with free access to food and water (standard diet). The open field method was used to determine the behavioral activity of rats. The body temperature was estimated by measuring rectal temperature. Primary chronograms were obtained for each animal for three consecutive days, measuring the abovementioned parameters every 4 hours. Statistical processing of chronobiological data was conducted by methods of one-way ANOVA and cosinor-analysis. After completion of the experiment, we determined lithium concentration in rat organs using the method of flame photometry. The statistical significance of the differences between the samples was established using the nonparametric Mann-Whitney U-test, and the statistical processing of chronobiological data was performed using the methods of variance analysis and cosinor-analysis. All procedures with animals were carried out in compliance with international rules and standards for treating laboratory animals that do not contradict the International Guiding Principles for Biomedical Research Involving Animals (Geneva, Switzerland; 1985).

Our studies showed that both lithium-containing plant extracts had a rhythm-modulating action. However, these properties were more pronounced in *F. ulmaria* extract with high lithium content. During the winter and summer solstices, it accelerated the restructuring of behavioral activity and body temperature rhythms of rats in the free running state (See Table 1), and in summer the extract facilitated internal synchronization between rhythms (See Table 2). The rhythmic and modulating effect of the extract was directed to both behavioral and the temperature rhythms of two different, but interrelated oscillators in the animal body. It manifested itself in the accelerated restructuring of behavioral and temperature rhythms to the free running mode (See Table 1 and 2), characteristic of the winter and summer solstices. In addition, under the influence of *F. ulmaria* extract, the content of lithium in the organs of rats significantly increased in comparison with the intact group of animals, and under the influence of *F. vulgaris* it did not change (See Table 3). It is probable that the increase

in the content of the cation in the organism of rats under the influence of *F. ulmaria* extract explains its expressed rhythm-modulating effects, as the rhythm-modulating properties of other inorganic and organic components of *F. ulmaria* extract (flavonoids, catechins, coumarins, tannins, cations of other metals and anions) are currently not known. We can assume the presence of similar properties in the above-mentioned biologically active substances, as *F. vulgaris* extract, without changing lithium content in the bodies of animals (See Table 2), demonstrated some rhythm-modulating activity in relation to the rhythm of behavioral activity (See Table 2). However, given the nature of this effect, it must have been a consequence of delaying the rhythms by the external cycle of the extract forced administration as a stress cycle. Thus, during the winter and summer solstices, *F. ulmaria* extract, increasing lithium content in the body of rats and accelerating the restructuring of behavioral activity and body temperature rhythms to the mode of endogenous oscillators, smoothed seasonal desynchronization in the rhythm of animals.

The paper contains 3 Tables and 27 References.

Key words: lithium; herbal extracts; biological rhythms; *Filipendula*; winter and summer solstice.

References

1. Rapoport SI. Khronomeditsina, tsirkadiannye ritmy. Komu eto nuzhno? [Chronomedicine and circadian rhythms. Who needs it?]. *Klinicheskaya meditsina = Clinical Medicine (Russian Journal)*. 2012;90(8):73-75. In Russian
2. Chibisov SM, Dement'ev MV. Peculiarities of desynchronization associated with shift-based jobs and in the patients with severe somatic pathology. *Klinicheskaya meditsina = Clinical Medicine (Russian Journal)*. 2014;92(8):36-40. In Russian
3. Komarov FI, Rapoport SI, Breus TK, Chibisov SM. Desynchronization of biological rhythms in response to environmental factors. *Klinicheskaya meditsina = Clinical Medicine (Russian Journal)*. 2017;95(6):502-512. doi: [10.18821/0023-2149-2017-95-6-502-512](https://doi.org/10.18821/0023-2149-2017-95-6-502-512) In Russian
4. Roenneberg T, Merrow M. The circadian clock and human health. *Current Biology*. 2016;26(10):432-443. doi: [10.1016/j.cub.2016.04.011](https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.011)
5. Golombek DA, Casiraghi LP, Agostino PV, Paladino N, Duhart JM, Plano SA, Chiesa JJ. The times they're a-changing: Effects of circadian desynchronization on physiology and disease. *Journal of Physiology-Paris*. 2013;107(4):310-322. doi: [10.1016/j.jphysparis.2013.03.007](https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2013.03.007)
6. Volobuev AN, Pyatin VF, Romanchuk NP. Circadian biophysics and chronomedicine. *Health and Education Millennium*. 2016;18(5):97-100. In Russian
7. Engelmann W. Effects of lithium salts on circadian rhythms. In: *Chronobiology and Psychiatric Disorders*. Halaris A, editor. Amsterdam: Elsevier Science; 1987. pp. 263-289.
8. Samoylov NN. Soderzhanie litiya v tkanyakh laboratornykh zhivotnykh [Lithium content in the tissues of laboratory animals]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR: Seriya biologicheskikh nauk = Proceedings of the SB RAS of the USSR: Series of Biological Sciences*. 1973;10(2):179-183. In Russian
9. Zamoshchina TA. Effect of lithium hydroxybutyrate on the circadian structure of the active-search behavior and body temperature in rats under constant illumination condition. *Éksperimental'naya i Klinicheskaya Farmakologiya = Experimental and Clinical Pharmacology*. 2000;63(2):12-15
10. Moreira J, Geoffroy PA. Lithium and bipolar disorder: impacts from molecular to behavioural circadian rhythms. *Chronobiology international*. 2016;33(4):351-373. doi: [10.3109/07420528.2016.1151026](https://doi.org/10.3109/07420528.2016.1151026)

11. Geoffroy PA, Etain B. Lithium and circadian rhythms. The science and practice of lithium therapy. Malhi GS, Masson M and Bellivier F, editors. Switzerland: Springer international Publ.; 2017:111-124. doi: [10.1007/978-3-319-45923-3_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-45923-3_6)
12. Zamoschina TA. 35 let izucheniya farmakologii soley litiya [35 years of studying lithium salts pharmacology]. *Bulletin of Siberian Medicine*. 2006;5(2):26-30. In Russian
13. Davis JA, Gamble KL. Synchronized time-keeping is key to healthy mood regulation (Commentary on Landgraf et al). *European Journal of Neuroscience*. 2016;43(10):1307-1308. doi: [10.1111/ejn.13147](https://doi.org/10.1111/ejn.13147)
14. Timothy O'Brien W, Harper AD, Jove F, Woodgett JR, Maretto S, Piccolo S, Klein PS. Glycogen synthase kinase-3 β haploinsufficiency mimics the behavioral and molecular effects of lithium. *The Journal of Neuroscience*. 2004;24(30):6791-6798. doi: [10.1523/jneurosci.4753-03.2004](https://doi.org/10.1523/jneurosci.4753-03.2004)
15. Noguchi T, Lo K, Diemer T, Welsh DK. Lithium effects on circadian rhythms in fibroblast and suprachiasmatic nucleus slices from CRY knockout mice. *Neuroscience Letters*. 2016;619:49-53. doi: [10.1016/j.neulet.2016.02.030](https://doi.org/10.1016/j.neulet.2016.02.030)
16. Landgraf D, McCarthy MJ, Welsh DK. Circadian clock and stress interactions in the molecular biology of psychiatric disorders. *Current Psychiatry Reports*. 2014;16(10):1-11. doi: [10.1007/s11920-014-0483-7](https://doi.org/10.1007/s11920-014-0483-7)
17. Zamoshchina TA, Krasnov EA, Otmakhov VI, Petrova EV, Reshetov YaE, Prosekina EYu, Tomova TA, Kuskova IS. Chronobiological activity of aqueous extracts of the above-ground part of *Agrimonia pilosa* L. in rats. *Éksperimentalnaya i Klinicheskaya Farmakologiya = Experimental and Clinical Pharmacology*. 2016;79(5):3-6. In Russian
18. Krasnov EA, Savelyeva EE, Ryzhakova NK, Reshetov YaE, Gataullina AR. The study of the dominant groups of biologically active substances and bioelements in some plants of the family Rosaceae. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Material*. 2017;4:145-151. doi: [10.14258/jcprm.2017041934](https://doi.org/10.14258/jcprm.2017041934) In Russian
19. *Biologicheskie ritmy* [Biological rhythms]. Ashoff Yu, editor. Moscow: Mir Publ.; 1984. Vol. 1. 262 p. In Russian
20. Arushanian EB. Chronopharmacology of lithium preparations. *Meditinskiy vestnik Severnogo Kavkaza = Medical News of North Caucasus*. 2017;12(2):240-244. doi: [10.14300/mnnc.2017.12068](https://doi.org/10.14300/mnnc.2017.12068) In Russian
21. Kadyrova RG, Kabirov GF, Mullakhmetov RR. Lithium salts biogenic properties. *Uchenye zapiski Kazanskoy gosudarstvennoy akademii veterinarnoy meditsiny im. NE Baumana*. 2012;209:151-156. In Russian
22. Otmakhov VI, Kuskova IS, Petrova EV, Krasnov EA, Zamoshchina TA, Reshetov YaE, Rabtsevich ES, Babenkov DE. Analytical support to obtain lithium-containing plant extracts of the rhythm-modulating action. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Khimiya = Tomsk State University Journal of Chemistry*. 2016;2:35-44. doi: [10.17223/24135542/4/4](https://doi.org/10.17223/24135542/4/4) In Russian
23. Buresh Ya, Bureshova O, Kh'yuston D. Metodiki i osnovnye eksperimenty po izucheniuyu mozga i povedeniya [Techniques and basic experiments for studying the brain and behavior]. AS Batuev, editor. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1991. 399 p. In Russian
24. *Khronobiologiya i khronomeditsina* [Chronobiology and chronomedicine]. Komarov FI, editor. Moscow: Meditsina Publ.; 1989. 400 p. In Russian
25. Koryagina YuV, Nopin SV. Cosinor Ellipse 2006 № 2006611345. *Programmy dlya EVM. Bazy dannykh. Topologii integral'nykh mikroskhem [Computer Programs. Databases. Integrated Circuit Topologies]*. 2006;3:42. In Russian
26. Lakin GF. Biometriya: Uchebnoe posobie dlya biologicheskikh spetsial'nostey vuzov [Biometrics: Textbook for Biological specialties of Universities. 4th ed.]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1990. 352 p. In Russian

27. Krasnov EA, Avdeeva EYu. The chemical composition of the genus *Filipendula*. *Khimija rastitel'nogo syr'ja* = *Chemistry of Plant Raw Material*. 2012;4:5-12. In Russian

Received 03 May 2018; Revised 13 November 2018;
Accepted 27 November 2018; Published 27 December 2018

Author info:

Zamoshchina Tatyana A, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Pharmaceutical Technology and Biotechnology, Siberian State Medical University, 2 Moskovsky trakt, Tomsk 634050, Russian Federation; Professor, Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: beladona2015@yandex.ru

Berdnikova Tatyana I, Postgraduate Student, Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: berdnikovatanya@mail.ru

Otmakhov Vladimir I, Dr. Sci. (Engin.), Professor, Department of Analytical Chemistry, Faculty of Chemistry, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: otmahov2004@mail.ru

Sheleg Ekaterina S, Second-year Master's Student, Department of Analytical Chemistry, Faculty of Chemistry, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: Katya.3320@mail.ru

Teplyakova Elena M, Cand. Sci. (Pharm.), Assoc. Prof., Department of Pharmaceutical Technology and Biotechnology, Siberian State Medical University, 2 Moskovsky trakt, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: elena-teplyakova73@mail.ru

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/44/9

Е.Д. Данилова, Ю.В. Медведева, М.В. Ефимова

Национальный исследовательский Томский государственный университет,
г. Томск, Россия

Влияние хлоридного засоления на ростовые и физиологические процессы растений *Solanum tuberosum* L. среднеспелых сортов

Исследование выполнено при финансовой поддержке
Российского научного фонда (грант № 16-16-04057).

Исследовано действие разных концентраций NaCl (в диапазоне от 50 до 150 мМ) на ростовые (линейные размеры побега и корня, площадь листовой поверхности, количество столонов, сырая и сухая биомассы надземной и подземной частей растений) и физиологические (содержание фотосинтетических пигментов в листьях, уровень пролина и интенсивность перекисного окисления липидов в листьях, стебле и корнях) показатели картофеля среднеспелых сортов Луговской и Накра. Оздоровленные растения-регенеранты картофеля *in vitro* получали методом микроклонального размножения и адаптировали на питательной среде Мурасиге-Скуга с половинным содержанием макро- и микроэлементов (0,5 МС). Ростовые параметры растений картофеля сорта Луговской при отсутствии стрессора превышали показатели растений сорта Накра; содержание всех групп фотосинтетических пигментов почти не отличалось. Хлоридное засоление (50 мМ) оказывало выраженный негативный эффект на столонообразование у сорта Накра; увеличение концентрации до 150 мМ способствовало снижению количества столонов и площади ассимилирующей поверхности в большей степени для растений картофеля сорта Луговской. Интенсивность перекисного окисления липидов в растениях картофеля сорта Накра при отсутствии действия стрессора превышала аналогичные значения растений сорта Луговской. Хлоридное засоление, начиная с концентрации 50 мМ для сорта Луговской и 100 мМ для сорта Накра вызывало увеличение содержания МДА при использовании экстрактов из листьев. Распределение пролина по частям растений у картофеля различных сортов отличалось, у сорта Накра наибольшее содержание выявлено в листьях, наименьшее – в корнях, у сорта Луговской пролин преобладал в стеблях растений, минимальное содержание отмечено в корнях. Слабое и умеренное (50 и 100 мМ) хлоридное засоление активировали накопление пролина в большей степени у растений картофеля сорта Луговской, интенсивное (150 мМ) засоление – у растений сорта Накра. Полученные результаты могут быть полезны для

разработки технологии повышения солеустойчивости изучаемых сортов и выбора наиболее коммерчески выгодного сорта.

Ключевые слова: *устойчивость; органоспецифичность; фотосинтетические пигменты; перекисное окисление липидов; пролин; in vitro.*

Введение

В XXI в. перед производителями продуктов питания встала непростая задача – выявить сельскохозяйственные и технические культуры с более высокими и стабильными урожаями для обеспечения пищевой безопасности в условиях неблагоприятных изменений климата и техногенного загрязнения среды обитания. С одной стороны, данная потребность связана с ежегодно возрастающей численностью населения планеты, что вызывает острый продовольственный кризис, с другой стороны, она обусловлена снижением качества почвы из-за высокой антропогенной нагрузки [1]. Наиболее распространенный абиотический стрессор – засоление, которое может возникнуть естественным образом в недрах материнской породы или быть результатом использования опресненной воды для орошения [2–3]. Агрономические и инженерные способы минимизации засоления не способны решить эту проблему на глобальном уровне [4]. В настоящее время засолению подвержено более 20% орошаемых земель, и эта площадь прогнозируемо увеличится до 50% к 2050 г. [5–7]. Наиболее губительно влияние засоления в аридных и полуаридных регионах, где высокое содержание солей в почве сопровождается высокой температурой и хроническим недостатком влаги [8]. Несмотря на выраженный негативный эффект NaCl на растения, ионы хлора, эссенциального элемента, могут осуществлять осмотическую и тургорную регуляцию и включаться в координацию процессов роста и фотосинтеза [9]. В то же время диапазон безопасных концентраций NaCl очень узок и сильно варьирует в зависимости от вида растения и его возраста. Интенсивное засоление негативно отражается на осуществлении многих физиологических процессов у растений, в большей степени за счёт генерации активных форм кислорода (АФК) и развития окислительного стресса, что приводит к нарушению работы фотосинтетического аппарата, снижению интенсивности фотосинтеза и как следствие снижению продуктивности растений [10–11]; индукции процессов старения или преждевременной гибели растения [8]. Около тридцати сельскохозяйственных культур обеспечивают 90% продовольствия, подавляющее большинство из них являются гликофитами [3]. Картофель является четвертой продовольственной культурой в мире после риса, пшеницы и кукурузы [12]. Растения картофеля диких видов относительно устойчивы к засолению [13], однако современные сорта, являющиеся продуктом долговременной селекции, значительно более подвержены действию соли [14–15]. Все это остро ставит вопрос о необходимости изучения солеустойчивости картофеля и поиска критериев отбора наиболее коммерчески выгодных сортов, что невозможно сделать без сравнения физиологических механизмов солеустойчивости хозяйственно ценных генотипов.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены на растениях *Solanum tuberosum* L. средне-спелых сортов Луговской и Накра. Исходные оздоровленные материнские микроклоны *S. tuberosum* получены из Всероссийского научно-исследовательского института картофельного хозяйства им. А.Г. Лорха (п. Коренево, Россия).

Оздоровленные растения-регенеранты получали методом микроклонального размножения *in vitro* и культивировали на агаризованной питательной среде МС с половинным составом микро- и макроэлементов (0,5 МС) в течение 21 сут. Корни растений отмывали от агаризованной среды и проводили адаптацию микроклонов к жидкой среде МС (половинной) и условиям воздушной среды под люминесцентными лампами L36W/77 Fluora «Osram» (Германия) при плотности потока квантов ФАР 200–250 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ в фитотроне с 16-часовым фотопериодом и температурой $20 \pm 3^\circ\text{C}$. После 2-недельного роста растений на гидропонной установке в среде 0,5 МС 6-недельные растения переносили на ту же самую среду с добавлением NaCl в диапазоне концентраций от 50 до 150 мМ (опытные варианты). В качестве контрольного варианта использовали питательную среду 0,5 МС без добавления NaCl. Питательную среду в условиях гидропоники заменяли каждые 3,5 сут. Через 7 сут эксперимента растительный материал фиксировали и использовали его для проведения анализов. Оценку морфометрических показателей проводили не менее чем на 10 растениях каждого варианта.

Для определения количественного содержания пролина и оценки интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) листья средних ярусов, средние части стебля и корни фиксировали жидким азотом; активность ферментов оценивали в листьях растений, фиксированных в жидком азоте; для определения уровня фотосинтетических пигментов в листьях растений использовали 96%-ный этанол.

Свежую и сухую биомассы растительного материала оценивали гравиметрическим методом. Сухую массу определяли после фиксации материала при 90°C и его высушивания при 70°C до постоянного веса. Содержание воды (процент от сырой массы) рассчитывали, исходя из отношения разности сырой и сухой биомассы, отнесенной к сырой массе.

Для оценки содержания фотосинтетических пигментов листья (15 мг) растирали в 96%-ном этаноле, и полученный гомогенат центрифугировали 10 мин при 8000 об/мин в центрифуге MiniSpin, «Eppendorf» (Германия). Оптическую плотность спиртового раствора (итоговый объем вытяжки составил 1,5 мл) измеряли на спектрофотометре Genesys 10S UV–Vis «ThermoScientific» (США). Содержание пигментов в спиртовом экстракте рассчитывали по формулам, приведенным Lichtenthaler [16].

Интенсивность ПОЛ оценивали спектрофотометрическим методом, основанным на образовании окрашенного комплекса – продукта малонового

диальдегида (МДА) в реакции с тиобарбитуровой кислотой при нагревании [17].

Экстракцию и определение свободного пролина проводили по методу Bates [18] с небольшими модификациями [19].

Все эксперименты проведены в трехкратной повторности. Для оценки ростовых показателей анализировали по 12–15 растений в каждом варианте; физиологические параметры определяли для 3–4 растений каждого варианта не менее чем в трёх аналитических повторностях. Полученные результаты представлены на рисунках в виде средней арифметической величины со стандартной ошибкой. Для сравнения независимых выборок, подчиняющихся закону нормального распределения, использовали параметрический критерий Стьюдента. Значения *t*-критерия находили для 95%-ного уровня значимости ($p < 0,05$).

Результаты исследования и обсуждение

Разнообразие современных сортов картофеля позволяет выбрать виды, подходящие для определённых условий местообитаний, что отчасти является залогом высокой урожайности. Помимо этого, одним из главных критериев выбора является скорость созревания, однако даже картофель, относящийся к одной и той же группе (ранних, среднеранних, среднеспелых, среднепоздних или поздних) сортов характеризуется индивидуальными особенностями ростовых и физиологических реакций.

Ростовые показатели растений картофеля сорта Луговской при отсутствии хлоридного засоления превышали параметры растений сорта Накра (в 1,5 раза по длине побега, количеству ярусов и сырой массе и в 2,7 раза по числу столонов), несмотря на их общую принадлежность к группе среднеспелых сортов (таблица). Содержание фотосинтетических пигментов у двух сортов оказалось примерно одинаковым (рис. 1); уровень пролина выше у растений сорта Накра, в основном, благодаря его избыточному накоплению в стеблях и корнях растений (рис. 2). Степень перекисного окисления липидов также выше в листьях, стебле и корнях растений сорта Накра в 1,4; 3,3 и 2 раза соответственно (рис. 3).

Известно, что хлоридное засоление влияет на протекание всех основных физиологических процессов растений [20, 21]. Требуется понимание механизмов, обеспечивающих рост и продуктивность растений в условиях засоления, для поиска наиболее устойчивых видов и разработки технологий сохранения урожая на засоленных почвах.

Растения сорта Накра проявляли повышенную чувствительность к действию NaCl в минимальной из анализируемых нами концентраций – 50 мМ. Количество столонов снижалось на 43%, длина побега уменьшилась на 23%, в то время как у растений сорта Луговской число столонов сократилось только на 20% (см. таблицу). Увеличение интенсивности хлоридного засоления

в 2 раза (100 мМ) почти не изменило ростовые показатели растений сорта Накра по сравнению с действием 50 мМ NaCl, за исключением суммарной массы растений (уменьшилась на 20% относительно контрольной величины). В то же время растения сорта Луговской отвечали на засоление значительным снижением количества столонов и суммарной сырой массы растений в 2,6 и 1,5 раза соответственно; другие показатели (длина побега, число ярусов, суммарная площадь листьев) снизились незначительно (см. таблицу).

Влияние засоления (50–150 мМ NaCl) на ростовые показатели *Solanum tuberosum*
[The effect of salinity (50–150 mM NaCl) on growth parameters of *Solanum tuberosum*] (M ± m)

NaCl, мМ	Длина побега, см [Shoot length, cm]	Длина корня, см [Root length, cm]	Число столо- нов, шт. [Num- ber of stolons, pcs.]	Число ярусов, шт. [Number of layers, pcs.]	Сум- марная площадь листьев, см² [Leaf surface area, cm²]	Содержание воды [Water content], %		Суммар- ная сы- рая масса растения, г [Total wet mass of plants, g]
						Побег [Shoot]	Корень [Root]	
Сорт Луговской [cv. Lugovskoy]								
0	13,16 ±0,26	14,15 ±0,61	5,25 ±0,37	12,00 ±0,30	47,82 ±3,42	88,66 ±0,15	93,99 ±0,21	5,72 ±0,49
	13,18 0,33 ±100%	14,60 ±0,36 103%	4,17 ±0,24* 79%	12,17 ±0,39 101%	46,19 ±3,71 97%	90,23 ±0,83	94,63 ±0,15	4,82 ±0,33* 84%
100	11,53 ±0,33* 88%	16,95 ±1,51* 120%	2,00 ±0,33* 38%	10,67 ±0,31* 89%	41,29 ±2,94* 86%	89,03 ±0,20	94,49 ±0,24	3,84 ±0,34* 73%
	11,23 ±0,30* 85%	11,87 ±0,74* 84%	1,17 ±0,47* 22%	9,45 ±0,31* 79%	15,14 ±2,83* 32%	88,53 ±0,39	94,12 ±0,53	1,96 ±0,18* 34%
Сорт Накра [cv. Nakra]								
0	7,98 ±0,32	18,24 ±0,82	1,92 ±0,50	7,58 ±0,40	40,06 ±4,56	88,20 ±0,76	92,62 ±0,40	3,62 ±0,29
	6,15 ±0,20* 77%	22,27 ±0,82* 122%	1,10 ±0,19* 57%	7,25 ±0,22 96%	38,27 ±4,17 96%	89,68 ±0,81	93,62 ±0,13	3,61 ±0,53 100%
100	6,56 ±0,34* 82%	15,52 ±0,86 91%	1,08 ±0,29* 56%	7,83 ±0,41 103%	38,50 ±3,56 96%	88,56 ±0,49	93,70 ±0,25	2,89 ±0,34* 80%
	4,71 ±0,28* 59%	10,52 ±0,74* 58%	1,00 ±0,53* 52%	5,57 ±0,20* 74%	16,52 ±4,99 41%	85,57 ±0,84*	94,11 ±0,32*	1,01 ±0,28* 28%

Примечание. М – среднее арифметическое, ± m – стандартная ошибка, *p < 0,05 при сравнении с контролем. % – отражает содержание относительно соответствующего контрольного значения.

[Note. M - mean, ± m - standard error of the mean, *p < 0.05 compared to control. % reflects the content relative to the corresponding reference value].

Повышение концентрации NaCl до 150 мМ вызывало существенное подавление роста растений картофеля сорта Накра. Примерно в два раза уменьшались длина осевых органов, количество столонов, суммарная площадь ассимилирующей поверхности; в 3,6 раза снижалась масса растений (см. таблицу). Аналогичные условия у растений сорта Луговской в большей степени, вызвали подавление образования столонов (в 4,5 раза), сокращение суммарной площади листьев и сырой массы растений в 3,2 и 2,9 раза соответственно (см. таблицу).

Один из выраженных негативных эффектов хлоридного засоления на ассимилирующий аппарат растений связан с ингибированием синтеза фотосинтетических пигментов [22]. Отрицательное влияние NaCl на содержание фотосинтетических пигментов в расчёте на сухую массу начинало проявляться при концентрации 100 мМ. Так, для сорта Накра содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в листьях растений уменьшалось на 39, 29 и 36% соответственно (рис. 1). Дальнейшее увеличение концентрации стрессирующего агента до 150 мМ приводило к снижению уровня хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов на 59, 44 и 30% соответственно; соотношение суммы хлорофиллов к каротиноидам сдвигалось со значения 5,3 до 3,3 (см. рис. 1). Для сорта Луговской негативный эффект засоления менее выражен; значения для аналогичных показателей при 100 и 150 мМ NaCl снизились на 33, 27 и 18–20%, соотношение суммы хлорофиллов к каротиноидам сдвинулось со значения 5,9 до 5,0 (см. рис. 1).

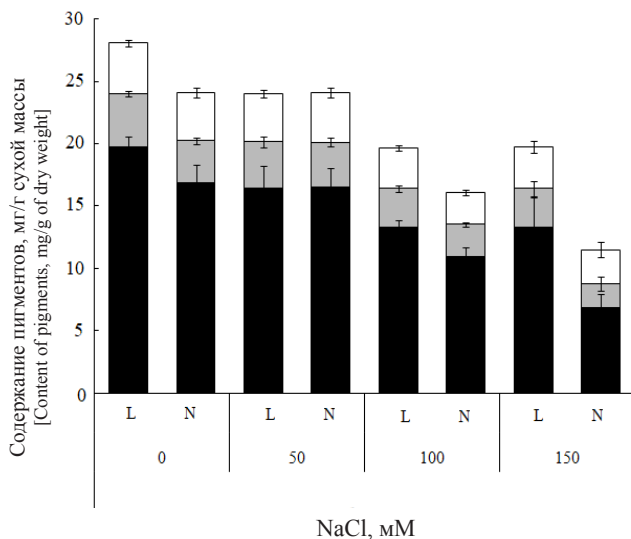


Рис. 1. Влияние засоления на содержание фотосинтетических пигментов в листьях *Solanum tuberosum*; L – сорт Луговской, N – сорт Накра; черные колонки – хлорофилл *a*, серые колонки – хлорофилл *b*, белые колонки – каротиноиды
[Fig. 1. The effect of salinity on the content of photosynthetic pigments in *Solanum tuberosum* leaves. L - cv. Lugovskoy, N - cv. Nakra; Black columns - Chlorophyll *a*; Gray columns - Chlorophyll *b*; White columns - Carotenoids]

Возможно, снижение уровня хлорофиллов связано с увеличением активности фермента хлорофиллазы, что, в свою очередь, приводит к нарушению структуры хлоропласта и дестабилизации пигмент-белкового комплекса [23]. Окисление фотосинтетических пигментов является дополнительной причиной образования активных форм кислорода (АФК) и способствует развитию окислительного стресса [23].

Нами показано, что содержание МДА в реакционной среде возрастало на 32–40% при использовании экстрактов листьев растений *S. tuberosum* сорта Накра, подвергнутых солевому воздействию 100 и 150 мМ, по сравнению с контрольными растениями соответственно; в экстрактах листьев сорта Луговской увеличение содержания МДА наблюдалось в диапазоне концентраций NaCl 50–150 мМ и составляло примерно 301,7% (рис. 2). Изменения уровня МДА в стеблях и корнях растений двух сортов при хлоридном засолении в сравнении с контрольными вариантами не наблюдалось, за исключением реакции с использованием корней растений сорта Накра при 150 мМ NaCl (см. рис. 2).

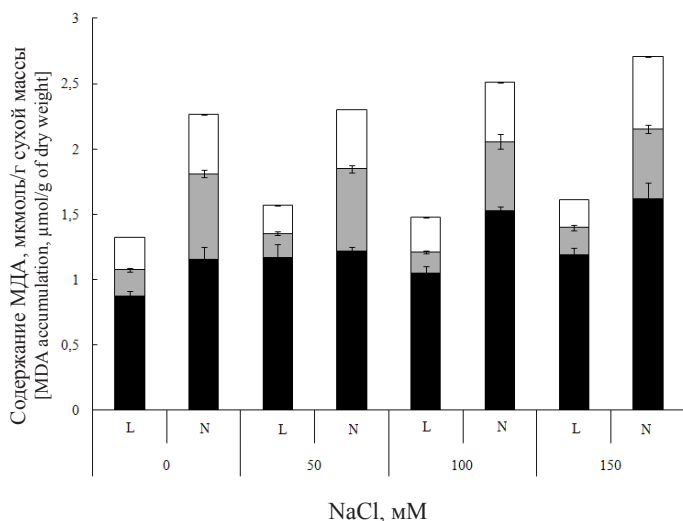


Рис. 2. Влияние засоления на накопление МДА при использовании экстрактов разных частей растений *Solanum tuberosum*; L – сорт Луговской, N – сорт Накра; черные колонки – экстракт листьев, серые колонки – экстракт стеблей, белые колонки – экстракт корней

[Fig. 2. The effect of chloride salinity of different intensity on MDA accumulation when using extracts from different parts of *Solanum tuberosum* plants. L - cv. Lugovskoy, N - cv. Nakra; Black columns - Leaf extract, Gray columns - Stem extract, White columns - Root extract]

Как известно, для снижения негативного воздействия окислительного стресса в растениях активируются антиоксидантные защитные системы, действие которых направлено на гашение АФК. Повышенный интерес в

этой связи могут представлять ферментативные (СОД, каталаза, пероксидаза и др.) и неферментативные системы антиоксидантной защиты (каротиноиды, низкомолекулярные фенольные соединения, пролин и т.д.) [24].

Аккумуляция пролина является одним из наиболее заметных изменений в метаболизме растений в их ответе на солевой стресс. В литературе широко распространена теория о первостепенной роли пролина в качестве осморегулятора. Значительное число исследований показало, что характер, концентрация и эффективность пролина при солевом стрессе зависят от вида растения, сорта, стадии развития, а также типа и интенсивности солевого стресса [2].

В оптимальных условиях (при отсутствии стрессора) у растений сорта Накра содержание пролина в стеблях в два раза выше, чем в листьях. Подобная тенденция сохранялась и при умеренном засолении (до 100 мМ NaCl), однако при этом различия между частями растений выражены в меньшей степени (рис. 3).

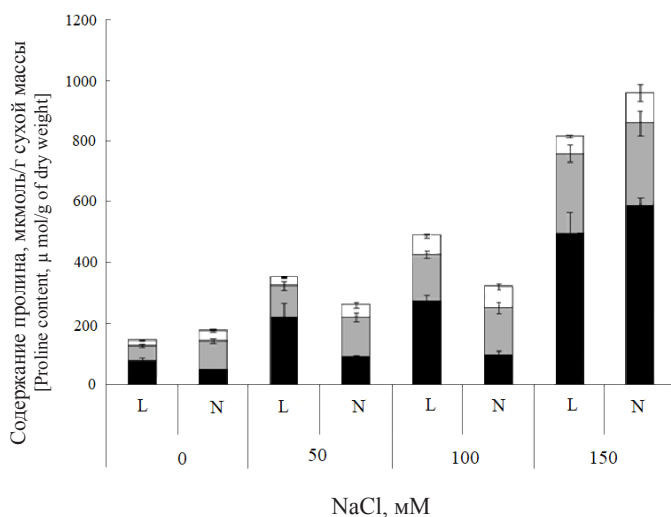


Рис. 3. Влияние засоления на содержание пролина в разных частях растений *Solanum tuberosum*: L – сорт Луговской, N – сорт Накра; черные колонки – в листьях, серые колонки – в стеблях, белые колонки – в корнях

[Fig. 3. The effect of chloride salinity of different intensity on proline content in different parts of *Solanum tuberosum* plants. L - cv. Lugovskoy, N - cv. Nakra; Black columns - Leaves, Gray columns - Stems, White columns - Roots]

Интенсивное засоление привело к тому, что уровень пролина в листьях превысил таковой в стеблях растений сорта Накра в два раза. Содержание пролина в подземной части растений оказалось ниже, чем в надземной, независимо от наличия стрессового фактора в среде и его интенсивности (см. рис. 3). В растениях картофеля сорта Луговской в контрольных условиях и

при хлоридном засолении наибольший уровень пролина отмечен в листьях, наименьший – в корнях. Во всех частях растений данного сорта в ответ на слабое и умеренное засоление наблюдалось планомерное увеличение уровня пролина; так, в случае действия 50 мМ NaCl это увеличение составляло 1,6–2,9 раза, при 100 мМ – 2,9–3,6 раза. Аналогичные концентрации NaCl (50 и 100 мМ) в среде повышали содержание пролина в надземных и подземных частях растений сорта Накра только в 1,4–2,0 раза (см. рис. 3). Значительное увеличение уровня пролина отмечено при 150 мМ NaCl в листьях картофеля сорта Накра, содержание пролина достигло значения 588,4 мкмоль/г сухой массы, что в 12 раз превышало данный показатель контрольного варианта; в листьях сорта Луговской содержание пролина увеличилось в 6,6 раза и составило 497,3 мкмоль/г сухой массы. Стебли и корни растений ответили на действие интенсивного хлоридного засоления менее выраженным увеличением содержания пролина: в 2,7–2,9 раза для сорта Накра и 3,3–5 раз – сорта Луговской.

Заключение

Исследовано влияние хлоридного засоления на рост и физиологические параметры растений картофеля среднеспелых сортов Луговской и Накра. Выявлены различия сортов по устойчивости к низким (50 мМ) и высоким (150 мМ) концентрациям NaCl. Обсуждаются возможные защитные механизмы солеустойчивости.

Литература

1. Singh B., Mishra S., Bohra A., Joshi R., Siddique K.H.M. Crop phenomics for abiotic stress tolerance in crop plants // *Biochemical, physiological and molecular avenues for combating abiotic stress tolerance in plants*. Wani H. editor. 2018. PP. 277–296. doi: [10.1016/B978-0-12-813066-7.00015-2](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813066-7.00015-2)
2. Mansour M.M.F., Ali E.F. Evaluation of proline functions in saline conditions // *Phytochemistry*. 2017. Vol. 140. PP. 52–68. doi: [10.1016/j.phytochem.2017.04.016](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2017.04.016)
3. Zörb C., Geilfus C.M., Dietz K.J. Salinity and crop yield // *Plant biology*. 2018. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/plb.12884> (дата обращения: 10.11.2018).
4. Munns R., Gilliham M. Salinity tolerance of crops – what is the cost? // *New phytologist*. 2015. Vol. 208, № 3. PP. 668–673. <https://doi.org/10.1111/nph.13519>
5. Qadir M., Quillerou E., Nangia V., Murtaza G., Singh M., Thomas R.J., Noble A.D. Economics of salt-induced land degradation and restoration // *Natural resources forum*. 2014. Vol. 38. PP. 282–295. <https://doi.org/10.1111/1477-8947.12054>
6. Shrivastava P., Kumar R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation // *Saudi journal of biological sciences*. 2015. Vol. 22, № 2. PP. 123–131. doi: [10.1016/j.sjbs.2014.12.001](https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.12.001)
7. Tavakkoli E., Rengasamy P., McDonald G.K. High concentrations of Na⁺ and Cl⁻ ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress // *Journal of Experimental Botany*. 2010. Vol. 61, №15. PP. 4449–4459. doi: [10.1093/jxb/erq251](https://doi.org/10.1093/jxb/erq251)

8. AbdElgawad H., Zinta G., Hegab M.M., Pandey R., Asard H., Abuelsoud W. High salinity induces different oxidative stress and antioxidant responses in maize seedlings organs // *Frontiers in plant science*. 2016. Vol. 7. PP. 1–11. doi: [10.3389/fpls.2016.00276](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00276)
9. Geilfus C.M. Chloride in soil: From nutrient to soil pollutant // *Environmental and Experimental biology*. 2019. Vol. 157. PP. 299–309. doi: [10.1016/j.envexpbot.2018.10.035](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.035)
10. Gao H.J., Yang H.Y., Bai J.P., Liang X.Y., Lou Y., Zhang J.L., Wang D., Zhang J.L., Niu S.Q., Chen Y.L. Ultrastructural and physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlets to gradient saline stress // *Frontiers in plant science*. 2015. Vol. 5. PP. 1–14. doi: [10.3389/fpls.2014.00787](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00787)
11. Nxele X., Klein A., Ndimba B.K. Drought and salinity stress alters ROS accumulation, water retention, and osmolyte content in sorghum plants // *South African journal of botany*. 2017. Vol. 108. PP. 261–266. doi: [10.1016/j.sajb.2016.11.003](https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.11.003)
12. Statistical yearbook of the Food and Agricultural Organization for the United Nations. FAO STAT-Agriculture. 2012. FAO STAT-Agriculture. URL: <http://www.fao.org/docrep/018/i3107e/i3107e03.pdf> (дата обращения: 10.09.2018).
13. Jaarsma R., de Boer A. H. Salinity tolerance of two potato cultivars (*Solanum tuberosum*) correlates with differences in vacuolar transport activity // *Frontiers in plant science*. 2018. Vol. 9. 737. PP. 1–12. doi: [10.3389/fpls.2018.00737](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00737)
14. Jaarsma R., de Vries R.S.M., de Boer A.H. Effect of salt stress on growth, Na⁺ accumulation and proline metabolism in potato (*Solanum tuberosum*) cultivars // *PLOS One*. 2013. Vol. 8, № 3. e60183. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060183>
15. Faried H.F., Ayyub C.M., Amjad M., Ahmed R. Salinity impacts ionic, physiological and biochemical attributes in potato // *Pakistan journal of agricultural sciences*. 2016. Vol. 53. PP. 17–25. doi: [10.21162/PAKJAS/16.4766](https://doi.org/10.21162/PAKJAS/16.4766)
16. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in enzymology*. 1987. Vol. 148. PP. 350–382. [http://dx.doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](http://dx.doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
17. Buege J.A., Aust S.D. Microsomal lipid peroxidation // *Methods in enzymology*. 1978. Vol. 52. PP. 302–310. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(78\)52032-6](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(78)52032-6)
18. Bates L.S., Waldran R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // *Plant and soil*. 1973. Vol. 39. PP. 205–212. <http://dx.doi.org/10.1007/BF0001806>
19. Ефимова М.В., Мануйлова А.В., Малофий М.К., Карташов А.В., Кузнецов Вл.В. Защитная роль брассиностероидов при засолении проростков *Brassica napus* L. // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2013. № 1 (21). С. 118–129. doi: [10.17223/19988591/21/9](https://doi.org/10.17223/19988591/21/9)
20. Ефимова М.В., Коломейчук Л.В., Бойко Е.В., Малофий М.К., Видершпан А.Н., Плюснин И.Н., Головацкая И.Ф., Мураган О.К., Кузнецов Вл.В. Физиологические механизмы устойчивости растений *Solanum tuberosum* L. к хлоридному засолению // *Физиология растений*. 2018. Т. 65, № 3. С. 196–206. <https://doi.org/10.7868/S001533031803003X>
21. Li W., Li Q. Effect of environmental salt stress on plants and the molecular mechanism of salt stress tolerance // *International journal of environmental sciences and natural resources*. 2017. Vol. 7. PP. 1–6. doi: [10.19080/IJESNR.2017.07.555714](https://doi.org/10.19080/IJESNR.2017.07.555714)
22. Wungrampha S., Joshi R., Singla-Pareek S.L., Pareek, A. Photosynthesis and salinity: are these mutually exclusive? // *Photosynthetica*. 2018. Vol. 56, № 1. PP. 366–381. doi: [10.1007/s11099-017-0763-7](https://doi.org/10.1007/s11099-017-0763-7)
23. Lotfi R., Gharavi-Kouchebagh P., Khoshvaghti H. Biochemical and physiological responses of *Brassica napus* plants to humic acid and under water stress // *The Russian journal of plant physiology*. 2015. Vol. 62. PP. 480–486. doi: [10.7868/S0015330315040120](https://doi.org/10.7868/S0015330315040120)
24. Bose J., Rodrigo-Moreno A., Shabala S. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance // *Journal of experimental botany*. 2014. Vol. 65, № 5. PP. 1241–1257. doi: [10.1093/jxb/ert430](https://doi.org/10.1093/jxb/ert430)

Поступила в редакцию 25.09.2018 г.; повторно 14.11.2018 г.,
принята 27.11.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.

Авторский коллектив:

Данилова Елена Дмитриевна – аспирант кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет; м.н.с. УНЛ биотехнологии и биоинженерии (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: nusy.l.d@gmail.com

Медведева Юлия Валерьевна – старший лаборант кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: souris@mail.ru

Ефимова Марина Васильевна – канд. биол. наук, доцент кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: stevmv555@gmail.com

For citation: Danilova ED, Medvedeva YuV, Efimova MV. The effect of chloride salinity on growth and physiological processes in mid-ripening varieties of *Solanum tuberosum* plants. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:158-171. doi: 10.17223/19988591/44/9 In Russian, English Summary

Elena D. Danilova, Yulia V. Medvedeva, Marina V. Efimova

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

**The effect of chloride salinity on growth and physiological processes
in mid-ripening varieties of *Solanum tuberosum* plants**

Significant expansion of saline territories due to climate aridization and man-made pressure on the environment reduces the productivity of the most important crops. The intense salinity affects the basic physiological processes of plants, inhibiting growth and reducing productivity. In response to salt stress, the plant responds with multiple molecular, metabolic and physiological reactions aimed at the formation of protector systems and the organism adaptation to stressful environmental conditions. The potato ranks fourth among the major world food crops and its production is very important for ensuring food security and social stability in many countries. Wild potato species are highly tolerant to stress, however, modern varieties are the product of a long-term breeding, significantly more susceptible to salinization. All this raises the question of the need to study the potato tolerance to salt stress and to specify criteria for selecting the most commercially viable varieties. This cannot be done without comparing salt tolerance physiological mechanisms for economically valuable genotypes.

We studied the physiological (the level of photosynthetic pigments in leaves, content of proline and lipid peroxidation degree in leaves, stem and roots) and growth (the length of axial organs, leaf surface area, wet and dry biomass) parameters of cv. Lugovskoy and cv. Nakra potato plants exposed to chloride salinity of different intensity (50-150 mM NaCl). We obtained disease-free regenerants of potato plants *in vitro* by the method of microclonal propagation and adapted them on Murashige and Skoog medium (0.5 MS) with half the content of macro- and microelements during 21 days. After growing on a hydroponic unit, the plants were transferred to the same medium with the addition of NaCl. The plants were fixed and used for the assays 7 days after the beginning of the experiment. The leaves of the middle layers, middle parts of the stem and roots were fixed with liquid nitrogen to determine the amount of proline and

assess the intensity of lipid peroxidation; 96% ethanol was used to determine the level of photosynthetic pigments in plant leaves. We evaluated morphometric parameters on at least 10 plants for each variant.

The results of the studies showed differences in the salt tolerance between two varieties of potatoes. Growth parameters of cv. Lugovskoy plants exceeded cv. Nakra plants in the absence of stress (See Table). Low intensity of salinity (50 mM) had a pronounced negative effect on cv. Nakra stolon formation; concentration increasing to 150 mM suppressed the stolon formation and decreased the area of the assimilating surface, to a greater degree, for cv. Lugovskoy plants (See Table). One of the most negative effects of salinization affecting the assimilating apparatus of plants is the inhibition of the level of photosynthetic pigments. The contents of all pigment groups were similar for the two varieties, the negative influence of NaCl in the calculation on the dry weight began at a concentration of 100 mM. For cv. Lugovskoy, the negative effect of salinity was less pronounced (See Fig. 1). Salinity as well as other types of abiotic stress increases ROS production. The lipid peroxidation degree in potato plants of the cv. Nakra without stressor was higher than that of cv. Lugovskoy (See Fig. 2). Under salt condition, the content of MDA in the reaction approximately increased by 32-40% with the use of leaf extracts of cv. Nakra *S. tuberosum*, as compared to the control plants; in leaf extracts of cv. Lugovskoy, an increase in the content of MDA was approximately 300 %. There was no change in the level of MDA in the stems and roots of two varieties under chloride salinity compared to the control plants, except for root extracts of cv. Nakra 150 mM NaCl (See Fig. 2). Proline accumulation is one of the most marked changes in plant metabolism in response to salt stress. Proline distribution in potato plant parts was different: for cv. Nakra the maximum level was reached in the leaves and the minimum - in the roots, for cv. Lugovskoy the maximum level was observed in the stems and the minimum - in the roots (See Fig. 3). Weak and moderate (50 and 100 mM) chloride salinity activated the accumulation of proline, largely, in cv. Lugovskoy potato plants, and intensive (150 mM) salinization - in cv. Nakra plants (See Fig. 3). The obtained results can be useful for developing a technology to improve salt tolerance of the studied cultivars and to opt for the most commercially viable variety.

The paper contains 3 Figures, 1 Table and 24 References.

Key words: resistance; organ specificity; photosynthetic pigments; lipid peroxidation; proline; *in vitro*.

Funding: The research was supported by the Russian Science Foundation (Grant No16-16-04057).

References

1. Singh B, Mishra S, Bohra A, Joshi R, Siddique KHM. Crop phenomics for abiotic stress tolerance in crop plants. In: *Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress in Plants*. Wani SH, editor. Publisher: Academic Press; 2018. pp. 277-296. doi: [10.1016/B978-0-12-813066-7.00015-2](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813066-7.00015-2)
2. Mansour MMF, Ali EF. Evaluation of proline functions in saline conditions. *Phytochemistry*. 2017;140:52-68. doi: [10.1016/j.phytochem.2017.04.016](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2017.04.016)
3. Zörb C, Geilfus CM, Dietz KJ. Salinity and crop yield. *Plant Biology*. 2018. doi: [10.1111/plb.12884](https://doi.org/10.1111/plb.12884)
4. Munns R, Gilliham M. Salinity tolerance of crops - what is the cost? *New phytologist*. 2015;208(3):668-673. doi: [10.1111/nph.13519](https://doi.org/10.1111/nph.13519)
5. Qadir M, Quillerou E, Nangia V, Murtaza G, Singh M, Thomas RJ, Noble AD. Economics of salt-induced land degradation and restoration. *Natural Resources Forum*. 2014;38:282-295. doi: [10.1111/1477-8947.12054](https://doi.org/10.1111/1477-8947.12054)

6. Shrivastava P, Kumar R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2015;22(2):123-131. doi: [10.1016/j.sjbs.2014.12.001](https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.12.001)
7. Tavakkoli E, Rengasamy P, McDonald GK. High concentrations of Na⁺ and Cl⁻ ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*. 2010;61(15):4449-4459. doi: [10.1093/jxb/erq251](https://doi.org/10.1093/jxb/erq251)
8. Abdelgawad H, Zinta G, Hegab MM, Pandey R, Asard H, Abuelsoud W. High salinity induces different oxidative stress and antioxidant responses in maize seedlings organs. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:276. doi: [10.3389/fpls.2016.00276](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00276)
9. Geilfus CM. Chloride in soil: From nutrient to soil pollutant. *Environmental and Experimental Botany*. 2019;157:299-309. doi: [10.1016/j.envexpbot.2018.10.035](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.035)
10. Gao HJ, Yang HY, Bai JP, Liang XY, Lou Y, Zhang JL, Wang D, Zhang JL, Niu SQ, Chen YL. Ultrastructural and physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlets to gradient saline stress. *Frontiers in Plant Science*. 2015;5:787. doi: [10.3389/fpls.2014.00787](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00787)
11. Nxele X, Klein A, Ndimba BK. Drought and salinity stress alters ROS accumulation, water retention, and osmolyte content in sorghum plants. *South African Journal of Botany*. 2017;108:261-266. doi: [10.1016/j.sajb.2016.11.003](https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.11.003)
12. FAO Statistical yearbook. 2013. World Food and Agricultural. Rome: Food and Agricultural Organization for the United Nations, 2013. [Electronic resource]. Available at: <http://www.fao.org/docrep/018/i3107e/i3107e.PDF> (accessed 10.09.2018).
13. Jaarsma R, de Boer AH. Salinity tolerance of two potato cultivars (*Solanum tuberosum*) correlates with differences in vacuolar transport activity. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:737. doi: [10.3389/fpls.2018.00737](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00737)
14. Jaarsma R, de Vries RSM, de Boer AH. Effect of salt stress on growth, Na⁺ accumulation and proline metabolism in potato (*Solanum tuberosum*) cultivars. *PLOS ONE*. 2013;8(3):e60183. doi: [10.1371/journal.pone.0060183](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060183)
15. Faried HF, Ayyub CM, Amjad M, Ahmed R. Salinity impacts ionic, physiological and biochemical attributes in potato. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*. 2016;53:17-25. doi: [10.21162/PAKJAS/16.4766](https://doi.org/10.21162/PAKJAS/16.4766)
16. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. 1987;148:350-382. doi: [10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
17. Buege JA, Aust SD. Microsomal lipid peroxidation. *Methods in Enzymology*. 1978;52:302-310. doi: [10.1016/S0076-6879\(78\)52032-6](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(78)52032-6)
18. Bates LS, Waldran RP, Teare ID. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil*. 1973;39:205-212. doi: [10.1007/BF0001806](https://doi.org/10.1007/BF0001806)
19. Efimova MV, Manuylova AV, Malofiy MK, Kartashov AV, Kuznetsov VIV. Influence of brassinosteroids on forming protective reaction in rape seedlings under salinity. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):118-129. doi: [10.17223/19988591/21/9](https://doi.org/10.17223/19988591/21/9) In Russian, English Summary
20. Efimova MV, Kolomeichuk LV, Boiko EV, Malofiy MK, Vidershpan AN, Plyusnin IN, Golovatskaya IF, Murgan OK, Kuznetsov VIV. Physiological mechanisms of *Solanum tuberosum* L. plants' tolerance to chloride salinity. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2018;65(3):394-403. doi: [10.1134/S1021443718030020](https://doi.org/10.1134/S1021443718030020)
21. Li W, Li Q. Effect of environmental salt stress on plants and the molecular mechanism of salt stress tolerance. *International Journal of Environmental Sciences and Natural Resources*. 2017;7(3):1-6. doi: [10.19080/IJESNR.2017.07.555714](https://doi.org/10.19080/IJESNR.2017.07.555714)
22. Wungrampha S, Joshi R, Singla-Pareek SL, Pareek A. Photosynthesis and salinity: are these mutually exclusive? *Photosynthetica*. 2018;56(1):366-381. doi: [10.1007/s11099-017-0763-7](https://doi.org/10.1007/s11099-017-0763-7)

23. Lotfi R, Gharavi-Kouchebagh P, Khoshvaghti H. Biochemical and physiological responses of *Brassica napus* plants to humic acid and under water stress. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015;62(4):480-486. doi: [10.7868/S0015330315040120](https://doi.org/10.7868/S0015330315040120)
24. Bose J, Rodrigo-Moreno A, Shabala S. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 2014;65(5):1241-1257. doi: [10.1093/jxb/ert430](https://doi.org/10.1093/jxb/ert430)

*Received 25 September 2018; Revised 14 November 2018;
Accepted 27 November 2018; Published 27 December 2018*

Author info:

Danilova Elena D, Post-graduate Student, Department of Physiology and Biotechnology, Biological Institute, Tomsk State University; Junior Researcher, Scientific and Educational Laboratory of Biotechnology and Bioengineering, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: nusy.l.d@gmail.com

Medvedeva Yulia V, Senior Laboratory Assistant, Department of Physiology and Biotechnology, Biological Institute, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: souris@mail.ru

Efimova Marina V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Physiology and Biotechnology, Biological Institute, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: stevmv555@gmail.com

УДК 581.143.6, 581.142
doi: 10.17223/19988591/44/10

Д.С. Мурасева, Т.И. Новикова

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

**Индукция культуры *in vitro* редкого вида
Fritillaria meleagroides Patrin ex Schult. et Schult. fil.
(Liliaceae) с использованием незрелых семян**

Исследование выполнено в рамках государственного задания Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А17-117012610051-5 по проекту «Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами» при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00164\18.

Выявлена эффективность использования незрелых семян *Fritillaria meleagroides* в качестве первичных эксплантов для введения в культуру *in vitro*. Установлено, что данный подход позволяет избежать этапа длительной холодной стратификации и значительно повысить всхожесть семян. Предкультивирование при $23\pm 2^\circ\text{C}$ в темноте в течение 60 сут на безгормональной среде MS способствовало прорастанию 74% семян, тогда как в условиях стратификации всхожесть не превышала 27%. Индукцию регенерации наблюдали из тканей незрелых зиготических зародышей, изолированных после этапа предкультивирования, при этом базальные части проростков не проявляли морфогенной активности. Для эмбриокультуры *F. meleagroides* характерны процессы прямой и не прямой регенерации, при этом наибольший стимулирующий эффект отмечали при использовании 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты в концентрации от 0,1 до 1,0 мкМ. Высокие концентрации (2,5 и 5,0 мкМ) используемых регуляторов роста оказались неэффективными и приводили к некрозу тканей экспланта. Более интенсивно процессы регенерации протекали в условиях 16-часового фотопериода в сравнении с культивированием в темноте.

Ключевые слова: *Fritillaria*; незрелые зиготические зародыши; эмбриокультура; морфогенез; холодная стратификация.

Введение

В последние годы при разработке новых стратегий сохранения биоразнообразия активно используются методы биотехнологии, служащие основой для создания коллекций редких и исчезающих видов *in vitro* [1]. Важность этих исследований определила интерес к разработке протоколов культивирования редких и эндемичных видов рода *Fritillaria*, востребованных не только как декоративные растения, но и как источники ценных лекарственных веществ [2–4].

Ключевым моментом для инициации культуры *in vitro* объекта исследования является подбор первичного экспланта. При создании систем регенерации для луковичных растений часто в качестве первичных эксплантов выбирают сегменты луковичных чешуй [5, 6]. Однако изоляция подземных органов сопряжена с сильной контаминацией и полным разрушением материнского растения, поэтому кроме подземных органов для введения в культуру *in vitro* также используют листья, листочки околоцветника, части стебля и семена. Работа с семенами дает возможность сохранить растение-донор неповрежденным, а также поддержать естественное генетическое разнообразие вида, что особенно важно для природных популяций редких растений [7]. Технология эмбриокультуры позволяет работать с незрелыми зародышами в качестве первичных эксплантов. В настоящее время, этот подход широко используется для изучения процессов дифференциации и физиологических аспектов эмбриогенеза, в работах по отдаленной гибридизации и получению гаплоидов, для индукции соматических эмбриоидов и преодоления покоя семян [8, 9].

Для семян рябчиков свойствен сложный глубокий морфофизиологический (БВ–В₃) тип покоя семян [10, 11]. Такой тип покоя определяет недоразвитие зародыша и сильный физиологический механизм торможения прорастания. В литературе встречаются разнообразные методы, испытанные на семенах рябчиков и позволяющие преодолеть затрудненное прорастание и завершить процесс развития зародыша, такие как механическая и химическая скарификация, выщелачивание, обработка горячей водой, холодная и теплая стратификация, замораживание и обработка нитратом калия [12, 13].

Fritillaria meleagroides Patr. ex Schult. et Schult. fil. (рябчик малый или шахматовидный) – многолетнее травянистое растение, луковичный геоэфмероид. Распространен в Европе, Средней Азии, европейской части России и на Алтае, местообитания связаны с достаточным освещением и увлажнением. Вид занесен в ряд региональных Красных книг, в том числе в Красную книгу Новосибирской области (2008) в статусе уязвимого вида 2(V) [14].

Разработка эффективных протоколов микроразмножения необходима для создания систем сохранения уязвимых и редких растений в коллекциях *in vitro*, являющихся банком гермоплазмы и резервным фондом для пополнения «живых» коллекций в условиях *ex situ*. Настоящее исследование направлено на выявление оптимальных условий культивирования незрелых семян в качестве источников первичных эксплантов и индукцию морфогенеза из тканей незрелых зиготических зародышей и проростков *Fritillaria meleagroides*.

Материалы и методики исследования

Незрелые плоды *F. meleagroides* с сочными зелеными стенками собраны с растений из природной популяции – НСО, Тогучинский район, пойма р. Изылы, заливной луг (55°10'21.8"N, 84°34'54.8"E).

Введение в культуру *in vitro*. Поверхностную стерилизацию плодов проводили погружением в 15%-ный водный раствор «Domestos» («Юнилевер Русь», Россия) на 20 мин, затем трижды промывали стерильной дистиллированной водой. После стерилизации в асептических условиях с помощью пинцета и скальпеля извлекали семена из плодов.

Эксперименты проводили согласно схеме, представленной на рис. 1. Предкультивирование незрелых семян проводили в темноте на 0,6%-ном водном растворе агара или питательной среде Мурасиге-Скуга (MS) [15] без регуляторов роста. Длительность этапа составляла 40 или 60 сут. На данном этапе использовали два температурных режима: 4°C (термостат «RuMed», Германия) и 23±2°C (свето-культуральная комната). Всего в исследовании использовано 480 семян *F. meleagroides*.



Рис. 1. Схема эксперимента
[Fig. 1. Experiment scheme]

Индукция морфогенеза в культуре незрелых зиготических зародышей. После предкультивирования незрелые зиготические зародыши изолировали (путем сжимания семени пинцетом) и высаживали на среды для индукции морфогенеза. Культивирование проводили в свето-культуральной комнате при 23±2°C, в условиях темноты или 16-часового фотопериода (интенсивность освещения 4,0–4,2 клк). При прорастании семян изолировали базальную часть проростка и высаживали на питательные среды. Для индукции морфогенеза использовали минеральную основу по прописи среды MS, дополненную регуляторами роста: тидиазуроном (TDZ), 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислотой (2,4-D) в концентрациях от 0,1 до 5,0 мкМ. Контролем

служила безгормональная среда MS. Длительность пассажа на данном этапе составила 60–75 сут.

В ходе экспериментов оценивали всхожесть семян (%), частоту каллусогенеза (%), частоту регенерации (%), количество выпячиваний или побегов (шт./экспл.).

Морфологический анализ развития проводили с использованием стереомикроскопа SteREODiscovery. V 12 с камерой высокого разрешения AxioCamHRC и с программой AxioVision 4.8 («CarlZeiss», Германия) на базе Центра коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск).

Статистическая обработка результатов. В каждый культуральный сосуд на этапе введения в культуру *in vitro* помещали по 10 семян, в экспериментах по индукции морфогенеза – по 5 эксплантов. Эксперименты проведены в 4–5 повторностях. Полученные данные обрабатывали с использованием пакетов программ Microsoft Office Excel 2007 и StatSoft STATISTICA 6.0. Значения в таблицах приведены в виде средних арифметических значений и стандартных ошибок ($M \pm SE$). Для выявления статистически значимых различий проведен однофакторный дисперсионный анализ с тестом Дункана, многофакторный дисперсионный анализ применяли для оценки влияния состава питательной среды и условий культивирования. В работе обсуждали результаты статистически значимых различий средних ($p < 0,05$).

Результаты исследования

Введение в культуру *in vitro*. Размер плодов (длина) *F. meleagroides* варьировал в диапазоне 1,6–2,7 см (рис. 2, а), в среднем в одном плоде около 70 семян, полноценность и выполненность которых оценить не удалось из-за высокой степени незрелости. На момент введения семян в культуру *in vitro* зиготический зародыш слабо развит, имел линейную форму, располагался в микропилярной зоне, длина зародыша – 1,4–1,7 мм (рис. 2, б).

Начало роста зиготических зародышей отмечали через 8 сут после введения в культуру *in vitro*. Более активное развитие зародыша протекало при температуре $23 \pm 2^\circ\text{C}$: размер увеличился до 2,6 мм и зародыш приобретал изогнутую форму, занимая $\frac{3}{4}$ эндосперма, на всех питательных средах. При пониженной температуре роста зародыша не наблюдали.

В условиях холодной стратификации через 40 сут предкультивирования всхожесть семян на безгормональной среде MS выше и составила 21% (табл. 1). При этом на этапе предкультивирования при $23 \pm 2^\circ\text{C}$ наблюдали только рост зародыша, прорастание не отмечено (рис. 2, в). На данном этапе при отсутствии прорастания вне зависимости от условий зародыш занимал $\frac{3}{4}$ или целиком весь эндосперм (78%) и размер зародыша достигал 3,2 мм.

Таблица 1 [Table 1]

Всхожесть семян *Fritillaria meleagroides* в культуре *in vitro*
[*In vitro* germination rate of *Fritillaria meleagroides* seeds], %

Условия проращивания [Germination conditions]	4°C		23±2°C	
	40 сут [days]	60 сут [days]	40 сут [days]	60 сут [days]
0,6% агар [Water agar]	11	20	0	66
MS	21	27	0	74

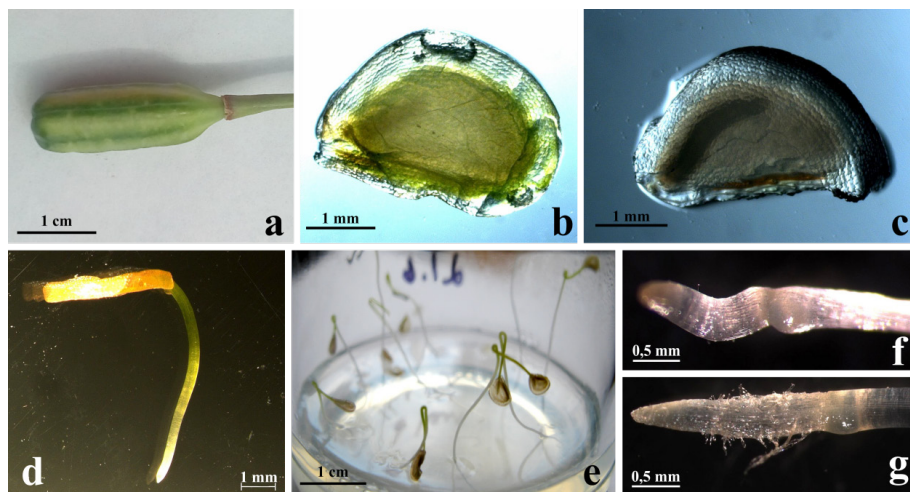


Рис. 2. Проращивание семян *Fritillaria meleagroides* в культуре *in vitro*, 23±2°C, темнота: *a* – незрелый плод; *b* – семя перед введением в культуру *in vitro*; *c* – рост зародыша, 0,6%-ный агар, 40 сут; *d* – проращивание семени через 60 сут, MS; *e* – проростки на 0,6%-ном агаре, 60 сут; *f* – формирование зачаточной луковички, 0,6%-ный агар, 60 сут; *g* – корневые волоски, 0,6%-ный агар, 60 сут. Автор фото: Д.С. Мурасева

[**Fig. 2.** *In vitro* germination of *Fritillaria meleagroides* seeds at 23±2°C under continuous darkness: *a* - Immature fruit; *b* - Seed before *in vitro* culture initiation; *c* - Growth of the embryo, 0.6% water agar, 40 days; *d* - Germination of the seed after 60 days, MS medium; *e* - Seedlings on 0.6% water agar, 60 days; *g* - Formation of the bulb primordium, 0.6% water agar, 60 days; *f* - Root hairs, 0.6% water agar, 60 days. Photos by DS Muraseva]

Через 60 сут предкультивирования число проросших семян в условиях холодной стратификации возросло до 20 и 27% на водном агаре и среде MS соответственно. Более длительный этап предкультивирования при 23±2°C индуцировал проращивание незрелых семян *F. meleagroides*, при этом на водном агаре всхожесть составила 66%, а на среде MS – 74%. Выявлено, что использование безгормональной среды MS более эффективно и позволяет получить высокие значения проращивания независимо от условий культивирования семян (см. табл. 1). Размер проростков, полученных из незрелых семян, – 3–6 см, в зоне гипокотилия проростка формировалась зачаточная лу-

ковичка (рис. 2, *d-f*), у 2 проростков наблюдали развитие корневых волосков (рис. 2, *g*). Семядольный лист имел зеленую окраску, его верхушка к этому моменту, как правило, еще не освободилась от семенной кожуры.

Таким образом, при использовании незрелых семян целесообразно проводить предкультивирование при $23 \pm 2^\circ\text{C}$, что сопровождается увеличением (почти в 2 раза) размеров зародыша через 40 сут и приводит к прорастанию 74% семян на среде MS через 60 сут предкультивирования, что более чем в 2,5 раза превышает этот показатель в сравнении с условиями стратификации.

Индукция морфогенеза. Изолированные незрелые зиготические зародыши, а также базальные части проростков использовали для индукции морфогенеза (см. рис. 1). Индукцию морфогенеза проводили при $23 \pm 2^\circ\text{C}$ в темноте и в условиях фотопериода на средах, дополненных TDZ и 2,4-D.

Культивирование базальных частей проростков не сопровождалось регенерацией побегов *de novo*, наблюдали только гипергидратацию тканей луковички, формирование неморфогенного каллуса. Следовательно, использование в качестве эксплантов базальных частей проростков нецелесообразно. По этой причине в дальнейших исследованиях использовали только незрелые зиготические зародыши.

Фотопериод. Активный каллусогенез в условиях фотопериода с частотой более 50% отмечали на средах, дополненных 2,4-D в концентрации 0,1 и 0,5 мкМ (55 и 51% соответственно) (рис. 3). Однако доля морфогенного каллуса оказалась невысокой и не превышала 32% на фоне 0,1 мкМ 2,4-D. Формировалось два типа каллуса: неморфогенный плотный и морфогенный рыхлый зернистый. На поверхности морфогенного каллуса развивались полиморфные структуры – глобулярные выпячивания и единичные побеги (рис. 4, *a*). Максимальное количество глобулярных выпячиваний на поверхности каллуса получено на контрольной среде – 5,0 шт./экспл., минимальное на среде с 0,1 мкМ TDZ – 2,3 шт./экспл. (табл. 2). В целом использование TDZ в качестве индуктора каллусогенеза в условиях фотопериода оказалось неэффективным.

В условиях фотопериода, кроме формирования морфогенного каллуса в эмбриокультуре незрелых зиготических зародышей, наблюдали прямую регенерацию побегов *de novo* (рис. 4, *c*). Культивирование на безгормональной среде MS приводило к развитию в среднем 4,0 побега на эксплант с частотой регенерации 29%. Однако анализ процессов гомогенеза не выявил достоверных различий в количестве побегов, формирующихся на тестируемых питательных средах. Из табл. 3 видно, что значительно изменялась частота побегообразования: наибольший процент (40%) регенерации получен на среде MS, дополненной 1,0 мкМ 2,4-D. Этот показатель увеличивался при повышении концентрации 2,4-D до 1,0 мкМ и значительно снизился вплоть до полного отсутствия регенерации при более высоких значениях. Это указывает на ингибирующее действие высоких концентраций

2,4-D на процессы прямой регенерации в эмбриокультуре *F. meleagroides*, что прослеживается и при других обработках.

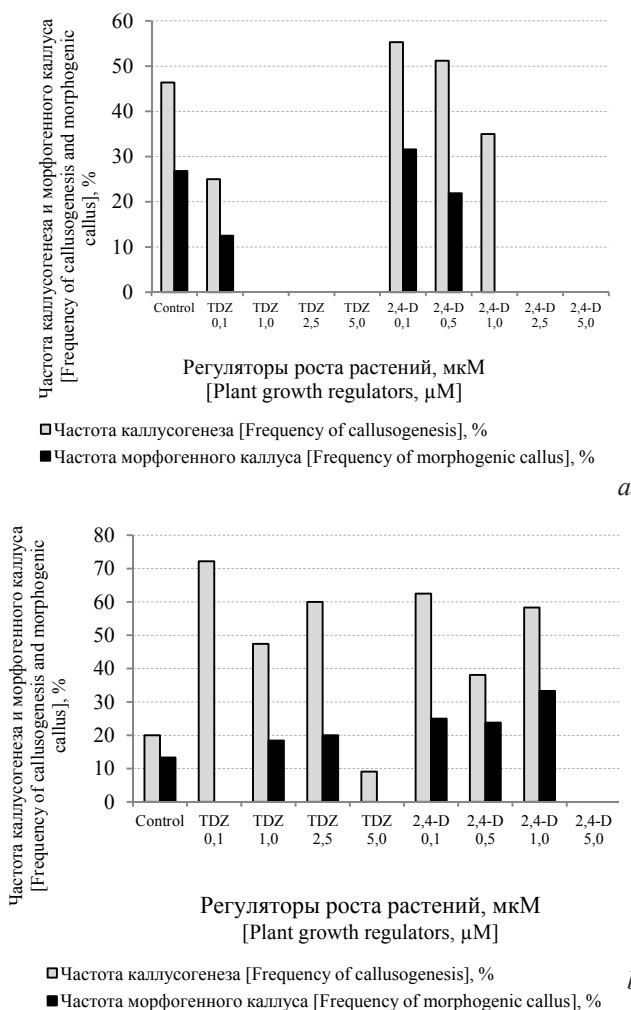


Рис. 3. Каллусогенез в эмбриокультуре незрелых зиготических зародышей *Fritillaria meleagroides* в условиях фотопериода (a) и темноты (b), питательная среда MS, дополненная регуляторами роста: Control – контроль, безгормональная среда MS [Fig. 3. Callusogenesis in immature zygotic embryo culture of *Fritillaria meleagroides* under a photoperiod (a) and continuous darkness (b), MS nutrient medium supplemented with growth regulators. On the X-axis - Plant growth regulators, μM; on the Y-axis - Frequency of callusogenesis and morphogenic callus, %: Control - hormone-free MS medium]

Среды, дополненные TDZ, не вызывали некроз тканей эксплантов, но и не стимулировали процессы гомогенеза *in vitro*. Исключение составляет концентрация 0,1 мкМ TDZ: на данной среде на поверхности эксплантов

наблюдали микролуковички, а также глобулярные выпячивания, которые в дальнейшем давали начало побегам. Необходимо отметить, что для сред с TDZ характерны разрастание тканей экспланта и их гипергидратация, которая снижалась при концентрациях 2,5 и 5,0 мкМ. Разросшаяся ткань являлась неморфогенной (рис. 4, *b*).

Таблица 2 [Table 2]

Число формирующихся глобулярных выпячиваний на поверхности морфогенного каллуса, питательная среда MS
[Number of globular protuberances formed on the surface of morphogenic callus, MS nutrient medium]

Регуляторы роста, мкМ [Growth regulators, μM]	Число глобулярных выпячиваний, шт./экспл. [Number of globular protuberances per explant]	
	Фотопериод [Photoperiod]	Темнота [Continuous darkness]
Контроль [Control]	5,0 ± 0,4 ^a	1,5 ± 0,3 ^a
TDZ 0,1	2,3 ± 0,9 ^b	0
TDZ 1,0	0	3,6 ± 0,7 ^a
TDZ 2,5	0	2,7 ± 1,2 ^a
TDZ 5,0	0	0
2,4-D 0,1	2,8 ± 0,3 ^{ab}	3,5 ± 1,5 ^a
2,4-D 0,5	4,0 ± 1,0 ^{ab}	3,0 ± 0,4 ^a
2,4-D 1,0	0	4,5 ± 1,7 ^a
2,4-D 2,5	0	—
2,4-D 5,0	0	0

Примечание. «—» — нет данных. Значения, за которыми следуют разные буквы в одной колонке, статистически значимо различаются ($p \leq 0,05$) в соответствии с тестом Дункана.
 [Note. — No data. Values followed by different letters in the same column are significantly different ($p \leq 0.05$) according to Duncan's test].

Темнота. В темноте каллусогенез удалось индуцировать при использовании более широкого диапазона концентраций регуляторов роста в сравнении с условиями фотопериода, но доля морфогенного каллуса, как и число глобулярных выпячиваний существенно не изменились (табл. 2). Значительно увеличилась частота каллусогенеза на среде с 0,1 мкМ TDZ: с 25% в условиях фотопериода до 72% в темноте, но формировался только неморфогенный каллус (см. рис. 3, *b*). В целом, в темноте развитие каллуса происходило на всех средах, содержащих TDZ, однако наблюдали снижение доли морфогенного каллуса в сравнении со средами, дополненными 2,4-D. Прямой зависимости частоты формирования каллуса от концентрации 2,4-D в условиях темноты не отмечено (см. рис. 3). На всех вариантах питательных сред морфогенный каллус имел схожую морфологию — светло-желтый рыхлый зернистый (рис. 4, *d*).

Таблица 3 [Table 3]

Влияние условий культивирования на процесс прямого гомогенеза в культуре незрелых зиготических зародышей *Fritillaria meleagroides*, питательная среда MS
[Effect of the culture condition on direct gemmogenesis process in immature zygotic embryo culture of *Fritillaria meleagroides*, MS nutrient medium]

Регуляторы роста, мкМ [Growth regulators, μM]	Фотопериод [Photoperiod]		Темнота [Continuous darkness]	
	Частота регенерации [Regeneration rate], %	Число побегов, шт./экспл. [Shoot number per explant]	Частота регенерации [Regeneration rate], %	Число побегов, шт./экспл. [Shoot number per explant]
Контроль [Control]	29	4,0 $\pm$ 0,4 ^a	0	0
TDZ 0,1	25	2,6 $\pm$ 0,5 ^a	0	0
TDZ 1,0	0	0	11	2,3 $\pm$ 0,9 ^a
TDZ 2,5	0	0	7	2,0 ^a
TDZ 5,0	0	0	0	0
2,4-D 0,1	21	3,9 $\pm$ 0,6 ^a	38	4,0 $\pm$ 1,2 ^b
2,4-D 0,5	29	2,8 $\pm$ 0,2 ^a	24	3,6 $\pm$ 0,6 ^{ab}
2,4-D 1,0	40	3,0 $\pm$ 0,4 ^a	17	4,0 $\pm$ 1,0 ^{ab}
2,4-D 2,5	12	4,0 $\pm$ 1,0 ^a	—	—
2,4-D 5,0	0	0	0	0

Примечание. «—» — нет данных. Значения, за которыми следуют разные буквы в одной колонке, статистически значимо различаются ($p \leq 0,05$) в соответствии с тестом Дункана.
 [Note. — No data. Values followed by different letters in the same column are significantly different ($p \leq 0.05$) according to Duncan's test].

Процессы прямой регенерации в условиях темноты отличались меньшей активностью в сравнении с фотопериодом и зависели, в первую очередь, от регуляторов роста. Так, использование безгормональной среды оказалось неэффективным для индукции гомогенеза (табл. 3). Регенерация протекала на средах, дополненных 1,0 и 2,5 мкМ TDZ, однако частота регенерации не превышала 11%. При этом концентрация TDZ 0,1 мкМ, приводящая к регенерации побегов *de novo* на свету, не индуцировала этот процесс в темноте, как и контрольная среда. При культивировании в темноте эффективным для индукции прямого гомогенеза являлось использование 2,4-D (рис. 4, e–f). Наиболее результативными оказались низкие концентрации этого регулятора роста, максимальная регенерация получена при 0,1 мкМ — частота регенерации 38%, число адвентивных побегов 4,0 шт./экспл.

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что на процессы не-прямой регенерации оказывало влияние совместное действие состава питательной среды и условий культивирования ($p = 0,039$), тогда как по отдельности эти факторы не влияли на морфогенез в тканях каллуса (состав среды $p = 0,071$, условия культивирования $p = 0,765$). Также выявлено, что гормональный состав питательной среды оказывает влияние на прямую регенерацию побегов ($p = 0,029$), которая не зависела от физических условий культивирования ($p = 0,277$) и комбинации этих факторов ($p = 0,092$).

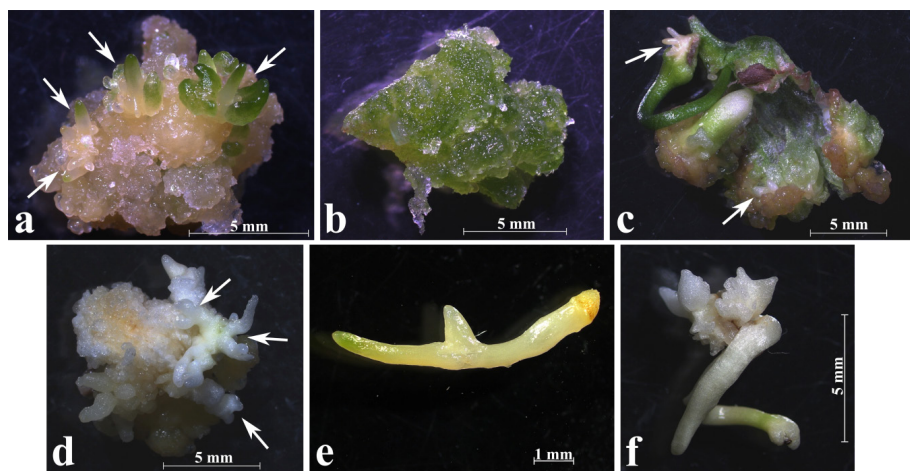


Рис. 4. Морфогенез в эмбриокультуре незрелых зиготических зародышей *Fritillaria meleagroides* (конец пассажа, питательная среда MS) в условиях фотопериода (a–c), в условиях темноты (d–f): a – непрямая регенерация побегов, безгормональная среда; b – неморфогенный каллус, 0,1 мкМ TDZ; c – прямая регенерация, 0,5 мкМ 2,4-D; d – морфогенный каллус, 2,5 мкМ 2,4-D; e – прямой геммогенез, 0,1 мкМ 2,4-D; f – адвентивное побегообразование, 1,0 мкМ TDZ. Автор фото Д.С. Мурасева

[Fig. 4. Morphogenesis in immature zygotic embryo culture of *Fritillaria meleagroides* (the end of the passage, MS nutrient medium) under a photoperiod (a–c) and continuous darkness (d–f): a - Indirect shoot regeneration, hormone-free medium; b - Nonmorphogenic callus, TDZ 0.1 μ M; c - Direct regeneration, 2,4-D 0.5 μ M; d - Morphogenic callus, 2,4-D 2.5 μ M; e - Direct gemmogenesis, 2,4-D 0.1 μ M; f - Adventitious shoot formation, 2,4-D 1.0 μ M. Photos by DS Muraseva]

Таким образом, установлено, что низкие концентрации (0,1–1,0 мкМ) 2,4-D оказывают наибольший стимулирующий эффект на процессы морфогенеза *in vitro* в культуре незрелых зиготических зародышей *F. meleagroides*. На данных вариантах питательных сред протекали активные процессы как прямой регенерации, так непрямой, проходящие через промежуточную стадию каллусообразования, при этом развития проростка не происходило. Общим в индукции морфогенеза при различных условиях являлось негативное воздействие высоких концентраций (5,0 мкМ) тестируемых регуляторов роста на процессы морфогенеза.

Обсуждение результатов исследования

Работы по использованию незрелых семян геофитов единичны. При этом известно, что использование незрелых семян позволяет избежать физиологический механизм торможения прорастания, проявляющийся на более поздних этапах развития семени. Первое сообщение, посвященное культивированию незрелых зародышей, принадлежит коллективу S. Mirici с соавторами, которые предложили протокол для размножения *Sternber-*

gia fischeriana (Herbert) Rupr. [16]. В работе с *S. fischeriana* использовали незрелые зиготические зародыши размером около 1 мм, которые культивировали с помощью двух различных протоколов. В первом протоколе пассивировали на среде MS, дополненной БАП и НУК в различных концентрациях; во втором – на среде N6, содержащей 2,0 мг/л 2,4-D, а также L-пролина и казеин гидролизат. При этом на среде MS, содержащей 4,0 мг/л БАП и 0,25 мг/л НУК, через 3–4 мес культивирования на каллусе формировались побеги, а на среде N6 с добавлением 2,0 мг/л 2,4-D – соматические эмбриониды [16]. Положительный результат получен при использовании данного подхода как основы при культивировании незрелых зиготических зародышей *F. alburyana* Rix и *F. whittallii* Baker [17]. Система микроразмножения с использованием незрелых зародышей приведена для *F. tubaeformis* Grenier et Godron [18]. Исследователи инкубировали незрелые семена на 1% агаре при 4°C в темноте в течение 30, 60 и 90 сут (холодная стратификация). После предобработки извлекали незрелые зиготические зародыши и высаживали их на среду MS, дополненную БАП и НУК, для индукции регенерации и процессов соматического эмбриогенеза. Отмечено, что зародыши достигают максимальных размеров (до 3,0 мм) после 60 сут холодной стратификации, а через 90 сут подвергаются некрозу. На индукцию соматического эмбриогенеза оказывала влияние длительность этапа холодной стратификации и не влияли состав питательных сред и комбинация этих факторов. Исследователи отмечают, что прорастание семян наступало только через 3 мес культивирования при 4°C, при этом низкие температуры вызывали незамедлительный рост клеток зиготического зародыша [18].

Схема, предложенная V. Carasso и M. Mucciarelli для культивирования *F. tubaeformis* [18] и используемая нами в модифицированном виде в качестве основы, позволила индуцировать прорастание незрелых семян *F. meleagroides* уже на 40-е сут предкультивирования в условиях холодной стратификации. Установлено, что предкультивирование незрелых семян при 23±2°C приводит к прорастанию 74% семян к завершению второго месяца пассивирования и исключает этап холодной стратификации. При этом более эффективно культивирование на безгормональной среде MS в сравнении с 0,6%-ным агаром. Так как изначальный размер незрелых зародышей *F. meleagroides* очень мал, что затрудняет извлечение зародыша без повреждений, негативно отражающихся на развитии *in vitro*, необходим период предкультивирования. Дорастивание зародыша на этапе предкультивирования семян снижает риск его повреждения при изоляции и повышает выживаемость зародышей при культивировании *in vitro*. Выявлено, что использование сред, дополненных экзогенными регуляторами роста, стимулировало процессы морфогенеза в тканях незрелых зиготических зародышей и не оказывало эффекта на регенерацию в культуре базальных частей проростков *F. meleagroides*.

Можно выделить три преимущества эмбриокультуры незрелых зиготических зародышей, подтвержденных в нашем исследовании. Во-первых, за-

родыши, изолированные из стерильных семян, лишены микробной и грибной контаминации. Во-вторых, незрелые зиготические зародыши обладают высоким регенерационным потенциалом в течение длительного времени [18, 19], что объясняется большим количеством проэмбриогенных (меристематических) клеток [20]. И, в-третьих, использование семенного потомства значительно повышает генетическое разнообразие сохраняемых в культуре *in vitro* редких видов растений.

Заключение

Таким образом, использование незрелых семян *Fritillaria meleagroides* позволяет ускорить процесс развития зародыша в условиях *in vitro*. Начало роста незрелого зародыша отмечается уже через 8 сут после введения в культуру ткани, а через 40 сут зародыш увеличивается почти вдвое при культивировании при $23 \pm 2^\circ\text{C}$. При этом отпадает необходимость в длительной холодной стратификации семян. Установлена эффективность эмбриокультуры незрелых зиготических зародышей, изолированных из семян после предкультивирования, для индукции прямой и непрямой регенерации на фоне низких (0,1–1,0 мкМ) концентраций 2,4-D. Однако дальнейшее повышение концентрации 2,4-D (до 2,5 и 5,0 мкМ) приводило к некрозу тканей эксплантов. В тканях базальных частей проростков регенерационные процессы не протекали. Использование незрелых семян для введения в культуру *in vitro* редкого вида *F. meleagroides* позволяет оптимизировать процесс размножения редких и эндемичных видов рябчиков, а также обеспечить высокую видовую репрезентативность при создании коллекции *in vitro*.

При подготовке публикации использовались материалы УНУ «Коллекция живых растений в открытом и закрытом грунте», USU_440534.

Литература

1. Plant conservation biotechnology. Benson E.E., ed. London; Philadelphia P.A. : Taylor & Francis, 1999. 309 p.
2. Paek K.Y., Murthy H.N. High frequency of bulblet regeneration from bulb scale sections of *Fritillaria thunbergii* // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). 2002. Vol. 68. PP. 247–252.
3. Эрст А.А., Эрст А.С., Шауло Д.Н., Кульханова Д.С. Сохранение и размножение *in vitro* редких видов рода *Fritillaria* (Liliaceae) // Растительный мир Азиатской России. 2014. № 1 (13). С. 64–70.
4. Muraseva D.S., Novikova T.I. Efficient protocol for *in vitro* propagation from bulb scale explants of *Fritillaria ruthenica* Wikstr. (Liliaceae), a rare ornamental species // Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali. 2018. Vol. 29. PP. 491–497. doi: [10.1007/s12210-018-0693-8](https://doi.org/10.1007/s12210-018-0693-8)
5. Joshi S.K., Dhar U. *In vitro* propagation from axenic explants of *Lilium oxypetalum* (D. Don) Baker, an endemic bulbous plant of high altitude Himalaya // Acta Physiologiae Plantarum. 2009. Vol. 31. PP. 833–838. doi: [10.1007/s11738-009-0299-y](https://doi.org/10.1007/s11738-009-0299-y)

6. Liu X.M., Yang G.C. Adventitious shoot regeneration of oriental lily (*Lilium orientalis*) and genetic stability evaluation based on ISSR marker variation // In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant. 2012. Vol. 48. PP. 172–179. doi: [10.1007/s11627-012-9429-0](https://doi.org/10.1007/s11627-012-9429-0)
7. Benson E.E., Danaher J.E., Pimbley I.M., Anderson C.T., Wake J.E., Daley S., Adams L.K. *In vitro* micropropagation of *Primula scotica*: a rare Scottish plant // Biodiversity and Conservation. 2000. Vol. 9. PP. 711–726.
8. Bhojwani S.S., Dantu P.K. Plant tissue culture : An introductory text. New Delhi : Springer, 2013. 309 p. doi: [10.1007/978-81-322-1026-9](https://doi.org/10.1007/978-81-322-1026-9)
9. Железниченко Т.В., Новикова Т.И. Влияние аскорбиновой кислоты и глутатиона на индукцию соматического эмбриогенеза *Picea pungens* Engelmann // Turczaninowia. 2017. № 20 (3). С. 27–35. doi: [10.14258/turczaninowia.20.3.4](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.3.4)
10. Поздова Л.М., Разумова М.В. Покой семян. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2: Семя / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб. : Мир и семья, 1997. С. 656–667.
11. Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. СПб. : НИИ химии СПбГУ, 1999. 232 с.
12. Carasso V., Hay F.R., Probert R.J., Mucciarelli M. Temperature control of seed germination in *Fritillaria tubiformis* subsp. *moggridgei* (Liliaceae) a rare endemic of the South-West Alps // Seed Science Research. 2011. Vol. 21. PP. 33–38. doi: [10.1017/S0960258510000310](https://doi.org/10.1017/S0960258510000310)
13. Ветчинкина Е.М., Ширнина И.В., Ширнин С.Ю., Молканова О.И. Сохранение редких видов растений в генетических коллекциях *in vitro* // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Естественные и медицинские науки. 2012. Вып. 7. С. 109–118.
14. Красная книга Новосибирской области / Департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Новосибирской области. 2-е изд. Новосибирск : Арта, 2008. 528 с.
15. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiologia Plantarum. 1962. Vol. 15. PP. 473–497.
16. Mirici S., Parmaks I., Ozcan S., Sancak C., Sarhan E.O., Gumuscu A., Gurbuz B., Arslan N. Efficient *in vitro* bulblet regeneration from immature embryos of endangered *Sternbergia fischeriana* // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). 2005. Vol. 80. PP. 239–246.
17. Özcan S., Parmaksız I., Mirici S., Cocu S., Uranbey S., Ipek A., Sancak C., Sarhan E.O., Gurbuz B., Sevimay C.S., Arslan N. Efficient *in vitro* bulblet regeneration from immature embryos of endemic and endangered geophyte species in *Sternbergia*, *Muscari* and *Fritillaria* genera / Z. Xu, J. Li, Y. Xue, W. Yang, eds. Biotechnology and Sustainable Agriculture 2006 and Beyond. Dordrecht, The Netherlands : Springer, 2007. PP. 381–383.
18. Carasso V., Mucciarelli M. *In vitro* bulblet production and plant regeneration from immature embryos of *Fritillaria tubiformis* Gren. & Godr. // Propagation of Ornamental Plants. 2014. Vol. 14 (3). PP. 101–111.
19. Elhiti M., Stasolla C. The use of zygotic embryos as explants for *in vitro* propagation: an overview // Plant Embryo Culture. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols). T.A. Thorpe, E.C. Yeung, eds. Vol. 710. New Delhi, India : Humana Press, 2011. PP. 229–255. doi: [10.1007/978-1-61737-988-8_17](https://doi.org/10.1007/978-1-61737-988-8_17)
20. Круглова Н.Н., Катасонова А.А. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетически компетентный эксплант // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41, № 2. С. 124–131.

Поступила в редакцию 06.09.2018 г.; повторно 15.11.2018 г.;
принята 27.11.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.

Авторский коллектив:

Мурасева Динара Серыкбаевна – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории биотехнологии, Центральный Сибирский ботанический сад (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: dsмурaseva@csbg.nsc.ru

Новикова Татьяна Ивановна – д-р биол. наук, зав. лабораторией биотехнологии, Центральный Сибирский ботанический сад (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: tin27@mail.ru

For citation: Muraseva DS, Novikova TI. *In vitro* culture initiation using immature seeds of a rare species *Fritillaria meleagroides* Patr. ex Schult. et Schult. fil. (Liliaceae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:172-187. doi: [10.17223/19988591/44/10](https://doi.org/10.17223/19988591/44/10) In Russian, English Summary

Dinara S. Muraseva, Tatyana I. Novikova

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

***In vitro* culture initiation using immature seeds of a rare species
Fritillaria meleagroides Patr. ex Schult. et Schult. fil. (Liliaceae)**

Fritillaria meleagroides Patr. ex Schult. et Schult. fil. is a perennial herbaceous ephemeral bulbous plant. The importance of the natural flora biodiversity conservation has determined the interest in development of culture protocols of this rare species. The aims of the present study were to identify optimal conditions for immature seeds cultivation as primary explants and to induce the morphogenesis from immature zygotic embryo tissue and seedlings of *F. meleagroides*.

We collected immature fruits from plants of the natural population located in Novosibirsk Oblast, Toguchin Region, the Izyli River floodplain (55°10'21.8"N, 84°34'54.8"E). The fruits were sterilized by immersion into 15% aqueous solution of "Domestos" for 20 min. The scheme of the experiment is shown in Figure 1. We precultivated immature seeds for 40 or 60 days under continuous darkness on 0.6% water agar or hormone-free MS medium. Two temperature regimes - 4 °C and 23±2 °C were tested. Morphogenesis from immature zygotic embryo tissue and the basal part of seedlings was induced under a 16-h photoperiod or continuous darkness at 23±2 °C on MS medium supplemented with thidiazuron (TDZ) or 2,4-dichlorophenoxy acetic acid (2,4-D) at a concentration of 0.1-5.0 µM. Hormone-free MS medium was applied as a control. The passage at this stage lasted for 60-75 days. We evaluated the frequency of callusogenesis (%), regeneration rate (%) and the number of protuberances or shoots per explant at the end of the passage at the morphogenesis induction stage.

We observed seed germination with a rate of 21% after 40 days of precultivation at cold stratification, whereas at 23±2 °C germination was not recorded (See Table 1). After 60 days of precultivation, the germination rate at cold stratification achieved 27%, at the same time 74% of seeds were germinated on hormone-free MS medium at 23±2 °C (See Fig. 2). We found that using the basal parts of seedlings was not effective at the induction stage. Two types of callus formed from zygotic embryo tissue under a photoperiod: dense nonmorphogenic and friable granular morphogenic (See Fig. 3 and 4). The maximum number of globular protuberances developed on callus was obtained on the control medium; the minimum was on MS supplemented with TDZ 0.1 µM (See Table 2). We also observed direct shoot regeneration in immature zygotic embryo culture. The largest rate (40%) of adventitious shoot formation was achieved on MS medium with 2,4-D 1.0 µM, but the regeneration rate decreased significantly at higher

concentrations (See Table 3). Cultivation on the media supplemented with TDZ resulted in the absence of direct gemmogenesis without necrosis processes. Under continuous darkness, the callus formed more actively, but morphogenic callus and the number of globular protuberances did not change significantly (See Table 2). Low concentrations of 2,4-D were more efficient for induction of the direct regeneration: the maximum of shoot regeneration rate (38%) with 4.0 of adventitious shoot on the average per explant was obtained at 0.1 μM . Thus, we established the effectiveness of using immature zygotic embryo isolated from seeds after precultivation to induce direct and indirect shoot regeneration. The need for a long cold stratification of seeds was eliminated.

The paper contains 4 Figures, 3 Tables and 20 References.

Key words: *Fritillaria*; immature zygotic embryos; embryo culture; morphogenesis; cold stratification.

Funding: The work was partly supported by the Budgetary Project of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences “Assessment of morphogenetic potential of North Asian plant populations by experimental methods” (No AAAA-A17-117012610051-5) and the Russian Foundation for Basic Research (No 18-34-00164\18).

Acknowledgement: We used the material from the collection of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences – USU_440534 “Collection of living plants indoors and outdoors”.

References

1. Plant conservation biotechnology. Benson EE, editor. London; Philadelphia PA: Taylor & Francis Publ.; 1999. 309 p.
2. Paek KY, Murthy HN. High frequency of bulblet regeneration from bulb scale sections of *Fritillaria thunbergii*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2002;68:247-252.
3. Erst AA, Erst AS, Shauro DN, Kulkhanova DS. Conservation and propagation *in vitro* of rare species *Fritillaria* (Liliaceae). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Plant Life of Asian Russia*. 2014;1(13):64-70. In Russian
4. Muraseva DS, Novikova TI. Efficient protocol for *in vitro* propagation from bulb scale explants of *Fritillaria ruthenica* Wikstr. (Liliaceae), a rare ornamental species. *Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*. 2018;29:491-497. doi: [10.1007/s12210-018-0693-8](https://doi.org/10.1007/s12210-018-0693-8)
5. Joshi SK, Dhar U. *In vitro* propagation from axenic explants of *Lilium oxypetalum* (D. Don) Baker, an endemic bulbous plant of high altitude Himalaya. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2009;31:833-838. doi: [10.1007/s11738-009-0299-y](https://doi.org/10.1007/s11738-009-0299-y)
6. Liu XM, Yang GC. Adventitious shoot regeneration of oriental lily (*Lilium orientalis*) and genetic stability evaluation based on ISSR marker variation. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2012;48:172-179. doi: [10.1007/s11627-012-9429-0](https://doi.org/10.1007/s11627-012-9429-0)
7. Benson EE, Danaher JE, Pimbley IM, Anderson CT, Wake JE, Daley S, Adams LK. *In vitro* micropropagation of *Primula scotica*: a rare Scottish plant. *Biodiversity and Conservation*. 2000;9:711-726.
8. Bhojwani SS, Dantu PK. Plant tissue culture: An introductory text. New Delhi: Springer Publ.; 2013. 309 p. doi: [10.1007/978-81-322-1026-9](https://doi.org/10.1007/978-81-322-1026-9)
9. Zheleznychenko TV, Novikova TI. Effect of ascorbic acid and glutathione on somatic embryogenesis induction in *Picea pungens* Engelmann. *Turczaninowia*. 2017;20(3):27-35. doi: [10.14258/turczaninowia.20.3.4](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.3.4) In Russian, English Summary
10. Pozdova LM, Razumova MV. Seed dormancy. In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Vol. 2 Seed. Batygina TB, editor. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1997. pp. 656-667.

11. Nikolaeva MG, Lyanguzova IV, Pozdova LM. *Biologiya semyan* [Seed Biology]. St. Petersburg: NII khimii SPbGU Publ.; 1999. 232 p. In Russian
12. Carasso V, Hay FR, Probert RJ, Mucciarelli M. Temperature control of seed germination in *Fritillaria tubiformis* subsp. *moggridgei* (Liliaceae) a rare endemic of the South-West Alps. *Seed Science Research*. 2011;21:33-38. doi: [10.1017/S0960258510000310](https://doi.org/10.1017/S0960258510000310)
13. Vetchinkina Y, Shirnina I, Shirnin S, Molkanova O. The preservation of rare plant species in and *in vitro* genetic collection. *Vestnik Baltiyskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta = IKBFU'S Vestnik. Ser: Natural and Medical Sciences*. 2012;7:109-118. In Russian
14. *Krasnaya kniga Novosibirskoy oblasti* [The Red Data Book of Novosibirsk Region]. Departament prirodnikh resursov i okhrany okruzhayushchey sredy Novosibirskoy oblasti [Department of natural resources and environmental protection of Novosibirsk region]. 2nd ed. Novosibirsk: Arta Publ.; 2008. 528 p. In Russian
15. Murashige T, Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. 1962;15:473-497.
16. Mirici S, Parmaks I, Ozcan S, Sancak C, Uranbey S, Sarhan EO, Gumuscu A, Gurbuz B, Arslan N. Efficient *in vitro* bulblet regeneration from immature embryos of endangered *Sternbergia fischeriana*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2005;80:239-246.
17. Özcan S, Parmaksız I, Mirici S, Cocu S, Uranbey S, Ipek A, Sancak C, Sarhan EO, Gurbuz B, Sevimay CS, Arslan N. Efficient *in vitro* bulblet regeneration from immature embryos of endemic and endangered geophyte species in *Sternbergia*, *Muscari* and *Fritillaria* genera. In: *Biotechnology and Sustainable Agriculture 2006 and Beyond*. Xu Z, Li J, Xue Y and Yang W, editors. Dordrecht, The Netherlands: Springer Publ.; 2007. pp. 381-383.
18. Carasso V, Mucciarelli M. *In vitro* bulblet production and plant regeneration from immature embryos of *Fritillaria tubiformis* Gren.&Godr. *Propagation of Ornamental Plants*. 2014;14(3):101-111.
19. Elhiti M, Stasolla C. The use of zygotic embryos as explants for *in vitro* propagation: an overview. In: *Plant Embryo Culture. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols)*. Vol. 710. Thorpe TA, Yeung EC, editors. New Delhi: Humana Press Publ.; 2011. pp. 229-255. doi: [10.1007/978-1-61737-988-8_17](https://doi.org/10.1007/978-1-61737-988-8_17)
20. Kruglova NN, Katasonova AA. Immature wheat embryo as the morphogenetically competent explant. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rasteniy = Plant Physiology and Genetics*. 2009;41(2):124-131. In Russian

Received 06 September 2018; Revised 15 November 2018;

Accepted 27 November 2018; Published 27 December 2018

Author info:

Muraseva Dinara S, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Biotechnology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: dsmuraseva@csbg.nsc.ru

Novikova Tatyana I, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Biotechnology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: tin27@mail.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.2, 57.047

doi: 10.17223/19988591/44/11

С.В. Пестов^{1,2}, И.Г. Тычинкина¹, С.Ю. Огородникова^{1,2}

¹Вятский государственный университет, г. Киров, Россия

²Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

Влияние галловых клещей на состояние ассимиляционного аппарата липы сердцевидной

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН по темам «Оценка и прогноз отсроченного техногенного воздействия на природные и трансформированные экосистемы подзоны южной тайги» № гос. регистрации AAAA-A17-117121990125-5.

Представлены данные о влиянии двух видов галловых клещей *Eriophyes tiliae* и *E. leiosoma* на состояние листьев липы сердцевидной. Сбор материала проведён в Кировской области в черте г. Кирова и пос. Осиновка. Для определения степени повреждения растений галлообразователями с каждого участка собирали 100 листьев (по 10 листьев с 10 деревьев). Для определения морфологических параметров на участках с наибольшей степенью повреждения галловыми клещами случайным образом отбирали по 50 поврежденных и 50 неповрежденных листьев. Определяли длину и ширину листа, содержание хлорофиллов и каротиноидов в экстракте. Установлено, что изученные виды клещей по-разному реагируют на условия окружающей среды и различаются распределением по местообитаниям. *E. tiliae* занимает более широкий спектр биотопов, чем *E. leiosoma*. Оба вида галловых клещей не встречаются на одном листе в пределах одного дерева. Заселение липы галловыми клещами оказывает влияние на размеры ассимиляционных органов, что проявляется в уменьшении длины и ширины листьев. Степень изменений в фотосинтетическом аппарате листа зависит от вида галловых клещей. Статистически значимое снижение ($p < 0,05$) содержания хлорофиллов вызывает *E. leiosoma*, а *E. tiliae* не влияет на содержание и соотношение зеленых пигментов, но индуцирует накопление каротиноидов в листьях. Выявленные в ходе исследований изменения ассимиляционного аппарата липы сердцевидной свидетельствуют об опасности галловых клещей для липовых насаждений в городах и указывают на необходимость совершенствования системы мероприятий по надзору за этой группой филофагов и мер борьбы с ними.

Ключевые слова: галловые клещи; хлорофилл; каротиноиды; урбанизированные территории; *Eriophyes tiliae*; *Eriophyes leiosoma*; *Tilia cordata*.

Введение

Галлообразующие членистоногие образуют особую группу беспозвоночных, представители которой ведут скрытый образ жизни, развиваясь в тканях листьев и стеблей различных растений [1]. Они широко распространены как в природных экосистемах, так и в созданных человеком растительных сообществах [2, 3]. Известно, что наибольшее число видов галлообразователей (77,9% от общего количества видов в комплексе) развиваются на листьях растений [4]. Растительные ткани, внутри которых развиваются представители данной экологической группы, играют роль барьера, защищающего их от негативных факторов среды. Повреждая ассимиляционные ткани, галлообразователи причиняют растениям значительный ущерб, выраженный в угнетении накопления биомассы. Внешне активность этих членистоногих проявляется в виде пятен на листьях, а различные деформации приводят к снижению декоративности растений и кустарников в зеленых насаждениях городов [5].

Состояние ассимиляционного аппарата определяет рост и развитие растений [6]. Известно, что в листьях разных видов растений, поврежденных галлами, фотосинтетическая активность у одних видов может снижаться [7], а у других увеличиваться [8]. В листьях с галлами отмечен высокий уровень окислительного стресса, что может приводить к деградации тилакоидов и образованию пластоглобул [9]. Листья, поврежденные галлами, отличаются повышенной концентрацией простых сахаров и липидов, в том числе и за счет транспорта растворенных питательных веществ из здоровых листьев в галлы [10, 11]. В качестве инициатора процесса образования галла выступают либо специфические биохимические триггеры слюны клеща, вызывающие локальное повышение содержания фитогормонов, либо микробные фитопатогены, выделяющие вещества, запускающие аномальный рост [12].

Некоторые виды галлообразователей учитывают при лесопатологическом контроле: *Adelges laricis* Vallot, *Aphrastasia pectinatae* Cholodkovsky, *Diplolepis mayri* Schlechtendal, *Harmandiola cavernosa* Rübsaamen [13]. Ранее оценено влияние экологических характеристик биотопов на формирование комплекса галлообразующих видов на древесных растениях на территории г. Сыктывкара [14, 15]. Цель данной работы – изучить влияние галловых клещей на состояние листьев липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.).

Материалы и методики исследования

Сбор материала проведен в августе 2016–2017 гг. в пос. Осиновка Кильмезского района Кировской области и в августе 2017 г. в г. Кирове. Изученные территории относятся к подзоне южной тайги. В окрестностях пос. Осиновка липа произрастает в пойме р. Лобань и березняке. Эти участки рассматривали в качестве не испытывающих антропогенного воздей-

ствия. В Кирове обследовали четыре парка (рис. 1), два из которых находятся в центре города (Александровский сад, парк им. Ю.А. Гагарина) и два – на окраине (Дендропарк, Заречный парк) (рис. 1). Кроме парков, материал собран в липовых посадках на трех участках вдоль городских улиц (Ленина, Блюхера и Ключевая). Участки парковых насаждений испытывают только рекреационную нагрузку, а участки вдоль городских улиц рассматривали как испытывающие аэротехногенную автотранспортную нагрузку. Внутри участка листья отбирали с растений, находящихся в одинаковых экологических условиях (уровень освещенности, увлажнения и т.д.). Выбирали растения с четко выраженными видовыми признаками, достигшие генеративного возрастного состояния. Отбирали листья из нижней части кроны с разных ее сторон. Для определения степени повреждения растений галлообразователями с каждого участка собирали 100 листьев (по 10 листьев с 10 деревьев). Для определения морфологических параметров на участках с наибольшей степенью повреждения галловыми клещами случайным образом отбирали по 50 поврежденных и 50 неповрежденных листьев. Определяли длину и ширину листа.

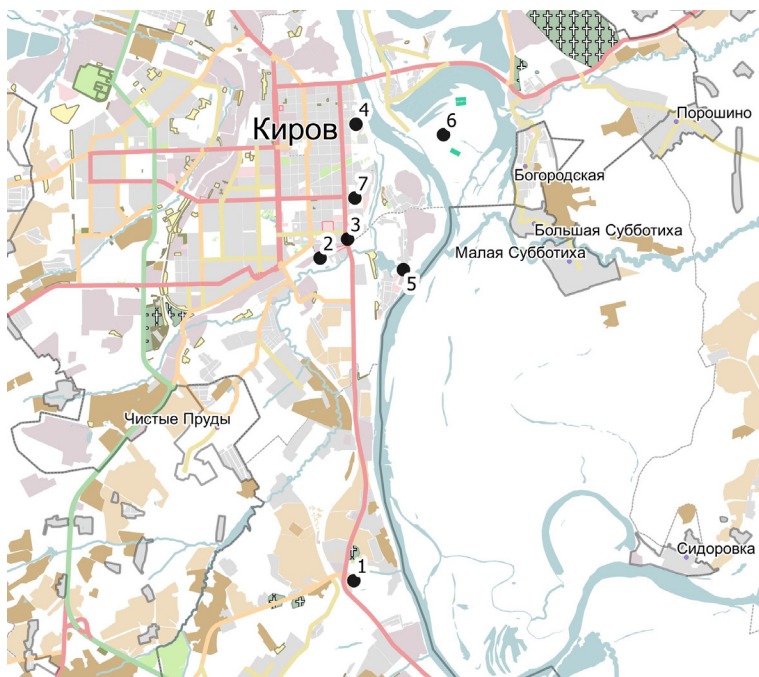


Рис. 1. Карта расположения пробных участков в г. Кирове. Цифрами на карте обозначены: 1 – Дендропарк; 2 – ул. Блюхера; 3 – ул. Ленина; 4 – Александровский сад; 5 – ул. Ключевая; 6 – Заречный парк; 7 – Парк им. Ю.А. Гагарина

[Fig 1. Location of sampling sites in Kirov. The location of sites is indicated by numbers: 1 - Dendropark; 2 - Blucher Str.; 3 - Lenin Str.; 4 - Alexandrovskiy Garden; 5 - Klichevaya Str.; 6 - Zarechny Park; 7 - Gagarin Park]

Листья для определения фотосинтетических пигментов липы отбирали в первой половине дня (10:00–12:00). Пробы листьев (150–200 мг) фиксировали кипящим 100%-ным уксусом. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в экстракте определяли спектрофотометрически с использованием спектрофотометра SPEKOL 1300 (Analytik Jena, Германия). Зеленые пигменты определяли при длинах волн 662 и 644 нм для хлорофилла *a* и *b* соответственно [16]. Содержание каротиноидов оценивали путем регистрации оптической плотности при длине волны 470 нм [17]. Содержание пластидных пигментов рассчитывали по формулам (1)–(3):

$$\rho_a = 0,0117A_{\text{см}\lambda_1} - 0,00216A_{\text{см}\lambda_2}, \quad (1)$$

$$\rho_b = 0,0218A_{\text{см}\lambda_2} - 0,0038A_{\text{см}\lambda_1}, \quad (2)$$

$$\rho_k = 0,0426A_{\text{см}\lambda_3} - 0,103\rho_b, \quad (3)$$

где ρ_a , ρ_b , ρ_k – массовые концентрации хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов в уксусном растворе соответственно, мг/см³; $A_{\text{см}\lambda_1}$, $A_{\text{см}\lambda_2}$, $A_{\text{см}\lambda_3}$ – оптические плотности раствора при длинах волн $\lambda_1 = 662$ нм, $\lambda_2 = 644$ нм, $\lambda_3 = 470$ нм соответственно. Количество пигментов в листьях липы выражали на грамм сухого вещества, для этого были отобраны пробы растительного материала и в них определено содержание сухого вещества.

Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Past 2.17, построение графиков осуществлялось в Excel 2002 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

Оценка повреждения листьев. В исследованных районах Кировской области галлообразователи липы представлены двумя видами: липовый рожковый клещ (*Eriophyes tiliae* Pagenstecher) и липовый войлочный клещ (*Eriophyes leiosoma* Nalepa). Первый из них – *E. tiliae* – образует характерные, сильно удлиненные галлы на верхней стороне листовой пластинки. Повреждения второго вида – *E. leiosoma* – представляют собой желтовато-белые войлочки на нижней стороне листа.

Изученные виды клещей имеют разную устойчивость к условиям окружающей среды. В окрестностях пос. Осиновка материал собирали в пойме р. Лобань и в березняке. На территории поселка галловые клещи на липе не встречались (рис. 2). Клещ *E. leiosoma* отмечали только в лесном биотопе. Заселение листьев липы клещом *E. tiliae* отмечали как на пойменном участке, так и в березняке. В большей степени *E. tiliae* повреждали листья липы, произрастающей в пойме реки. В г. Кирове участки разделены на два типа: уличные посадки вдоль городских магистралей и парковые насаждения. В урбанизированных местообитаниях (рис. 3) повреждение липы клещом *E. tiliae* выше в парковых насаждениях, по сравнению с уличными, в то время как клещ *E. leiosoma* встречался преимущественно в насаждениях вдоль городских улиц. Выявлено, что эти два вида галловых клещей не встречают-

ся на одном листе в пределах одного дерева, что может свидетельствовать о конкурентных отношениях между ними.

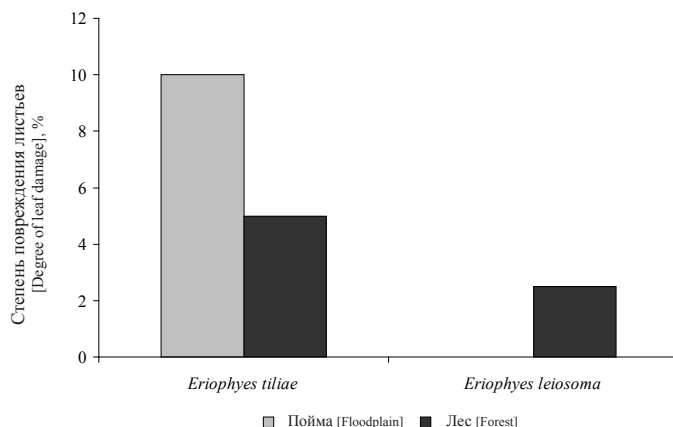


Рис. 2. Повреждение листьев липы галлообразователями в окрестностях пос. Осиновка (Кильмезский район)

[Fig 2. The damage of linden leaves by gall mites in the vicinity of the village of Osinovka (Kilmez district)]

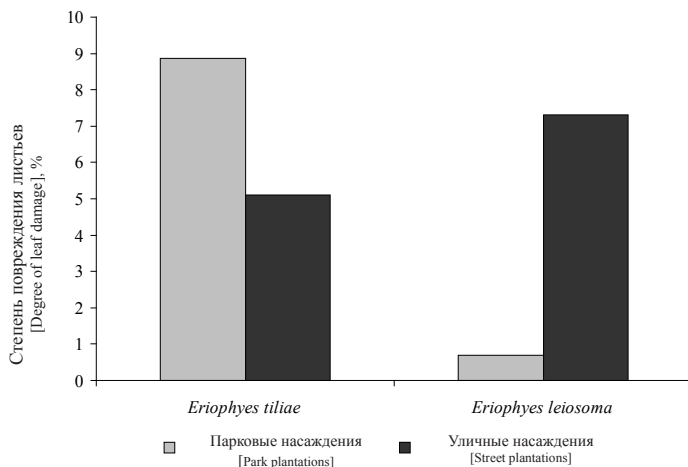


Рис. 3. Повреждение листьев липы галлообразователями в г. Кирове

[Fig. 3. The damage of linden leaves by gall mites in the vicinity of Kirov city]

Влияние галлообразователей на размеры листа. На участках максимальной повреждаемости галловыми клещами проводили сравнительную оценку морфологических особенностей здоровых и поврежденных листьев. Выявлено, что практически на всех обследованных участках повреждение

листьев вызывает статистически значимое ($p < 0,05$) уменьшение линейных размеров листа (рис. 4, 5). Некоторое увеличение длины листьев, поврежденных *E. tiliae*, и ширины листьев, поврежденных *E. leiosoma*, в г. Кирове не относится к значимым изменениям. Выявленные морфологические изменения листьев свидетельствуют о негативном влиянии галловых клещей на состояние ассимиляционных органов, что может привести к угнетению роста и развития растений.

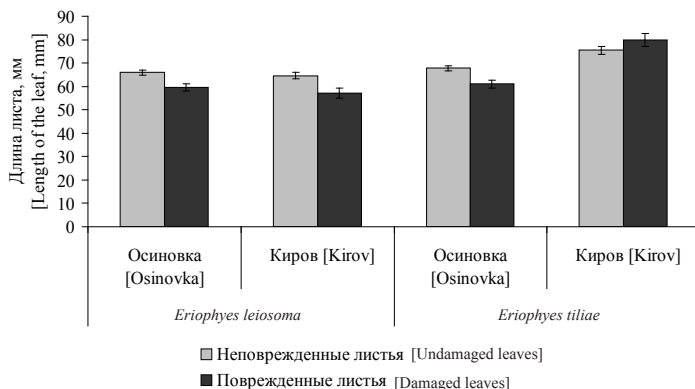


Рис. 4. Изменение длины листа липы при повреждении галловыми клещами
[Fig. 4. Change in the length of the linden leaf in case of damage by gall mites]

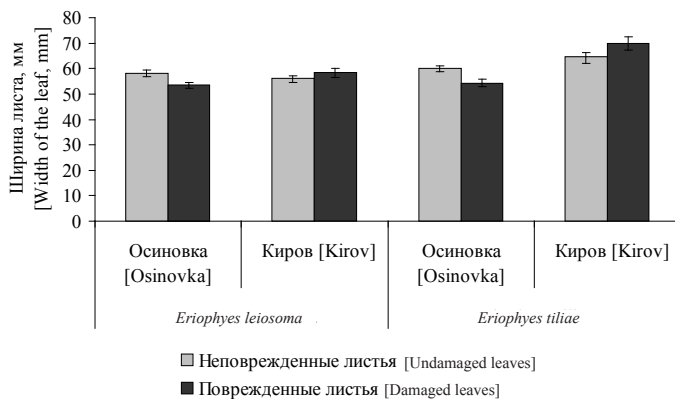


Рис. 5. Изменение ширины листа липы при повреждении галловыми клещами
[Fig. 5. Change in the width of the linden leaf in case of damage by gall mites]

Оценка содержания фотосинтетических пигментов в листьях. Для оценки состояния растений используются физиолого-биохимические характеристики ассимилирующих органов, которые в значительной мере опре-

деляют ростовые и репродуктивные процессы. Одним из биохимических показателей реакции растений на действие факторов среды является содержание пластидных пигментов – хлорофиллов и каротиноидов (рис. 6, 7).

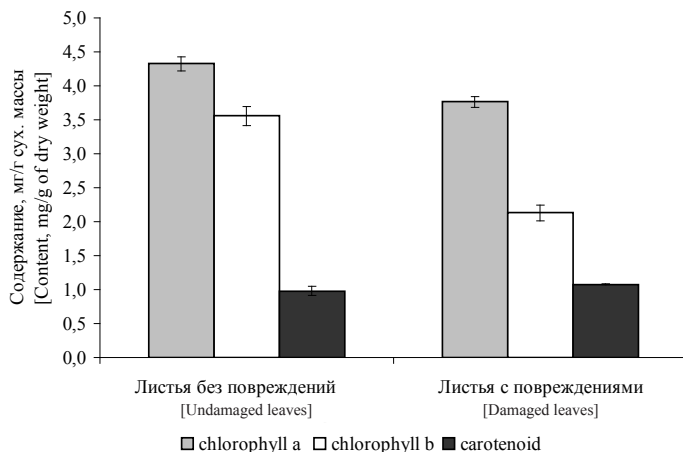


Рис. 6. Содержание пигментов в листьях липы, поврежденных *Eriophyes leiosoma* (парк им. Ю.А. Гагарина)

[Fig. 6. The content of pigments in linden leaves damaged by *Eriophyes leiosoma* (Gagarin Park)]

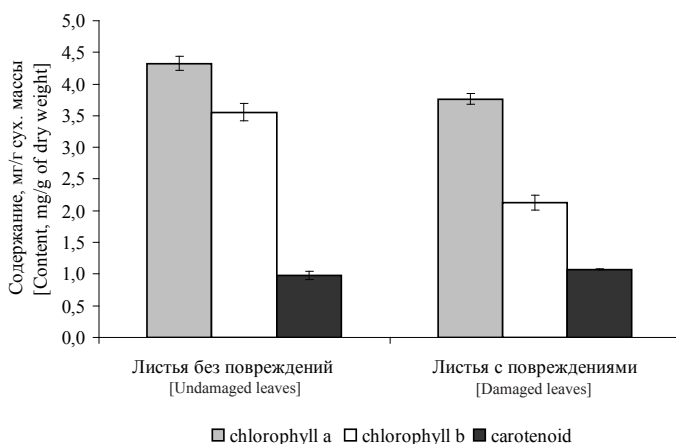


Рис. 7. Содержание пигментов в листьях липы, поврежденных *Eriophyes leiosoma* (Дендропарк)

[Fig. 7. The content of pigments in linden leaves damaged by *Eriophyes leiosoma* (Dendropark)]

Установлено, что повреждение липы гладким войлочным клещом (*E. leiosoma*) приводит к изменению в пигментном комплексе листьев (см. рис. 6, 7). Выявлена сходная тенденция изменений состава и соотношения

пигментов в листьях растений, отобранных с разных участков. В листьях с галлами происходило снижение уровня хлорофиллов, по сравнению со здоровыми листьями. Среди зеленых пигментов хлорофилл *b* отличался большей чувствительностью к повреждению листьев галловым клещом. В листьях с галлами, отобранных в парковых зонах, содержалось хлорофилла *b* на 30–40% меньше по сравнению с неповрежденными листьями. Накопление хлорофилла *a* в поврежденных листьях снижалось на 15%. Ранее описано, что заселение тканей листа галлами приводит к снижению накопления хлорофиллов [9, 18, 19]. Насекомые-галлообразователи при повреждении листьев древесных растений вызывают изменение процессов биосинтеза и деградации хлорофиллов [20].

Каротиноиды по сравнению с хлорофиллами характеризовались большей устойчивостью к заселению листа клещом. В листьях с галлами, отобранных в парке им. Ю.А. Гагарина, отмечали небольшое (9%) возрастание уровня каротиноидов по сравнению со здоровыми листьями.

Анализ данных по содержанию пластидных пигментов в листьях липы с галлами показал, что степень изменений в пигментном фоне зависит от вида галловых клещей. Липовый рожковый клещ не вызывал изменений содержания и соотношения хлорофиллов, но индуцировал накопление каротиноидов в листьях (таблица). В листьях с галлами содержалось больше желтых пигментов (на 16%), по сравнению с неповрежденными листьями. Известно, что каротиноиды выполняют в листе протекторную функцию, защищая компоненты клеток от окислительного повреждения [6]. По-видимому, накопление каротиноидов в листьях направлено на адаптацию к действию галловых клещей. Рожковый галл представляет собой мешковидное разрастание на верхней стороне листьев липы, как правило, красного цвета. Возможно, определенный вклад в общее содержание каротиноидов вносят окрашенные разрастания ткани листа в области заселения рожковым галловым клещом.

Содержание пигментов в листьях липы, поврежденных *E. tiliae* (уличные посадки)
[The content of pigments in linden leaves damaged by *E. tiliae* (street plantations)]

Вариант [Variant]	Содержание, мг/г сухой массы [Content, mg/g of dry weight]			Отношение [Ratio]		
	хлорофилл [chlorophyll]			кароти- ноиды [carotenoids]	хлорофилл <i>a/b</i> [chloro- phyll <i>a/b</i>]	сумма хлорофил- лов / каротиноиды [sum of chlorophylls / carotenoids]
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>			
Листья без повреждений [Undamaged leaves]	3,02 ±0,27	1,80 ±0,25	4,81	0,86 ±0,05	1,68	5,57
Листья с по- вреждениями [Damaged leaves]	3,16 ±0,12	1,88 ±0,08	5,03	1,00 ±0,04	1,68	5,04

Заключение

В ходе работы на исследованных территориях на листьях липы встречено два вида галловых клещей – *E. tiliae* и *E. leiosoma*, которые широко распространены в пределах ареала липы. Обнаружено, что изученные виды клещей по-разному реагируют на условия окружающей среды и различаются распределением по местообитаниям. *E. tiliae* занимает более широкий спектр биотопов и встречается как в пойменных, так и лесных местообитаниях, парковых и уличных насаждениях. *E. leiosoma* отмечен преимущественно в березняке и уличных посадках. Эти два вида галловых клещей не встречаются на одном листе в пределах одного дерева, что может свидетельствовать о конкурентных отношениях между ними. Заселение липы галловыми клещами оказывает влияние на размеры ассимиляционных органов, что проявляется в уменьшении длины и ширины листьев. Галлообразователи оказывают влияние на содержание фотосинтетических пигментов в листьях липы. Степень изменений в пигментном фонде зависит от вида галловых клещей. Значимое снижение хлорофиллов вызывает *E. leiosoma*, а *E. tiliae* не влияет на содержание и соотношение зеленых пигментов, но индуцирует накопление каротиноидов в листьях. Выявленные в ходе работы изменения ассимиляционного аппарата липы сердцевидной свидетельствуют об опасности галловых клещей для липовых насаждений в городах и указывают на необходимость совершенствования системы мероприятий по надзору за этой группой филлофагов и мер борьбы с ними.

Литература

1. Слепян Э.И. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Л.: Наука, 1973. 510 с.
2. Белицкая М.Н. Особенности фауны галлообразователей в популяциях лесополосах аридной зоны // Экология России: на пути к инновациям. 2015. № 11. С. 105–107.
3. Леонтьева И.А., Яковлева И.А. Обзор фауны галлообразующих членистоногих городских зеленых насаждений г. Елабуги // Успехи современной науки и образования. 2017. Т. 8, № 4. С. 180–187.
4. Белов Д.А. Особенности комплекса галлообразующих членистоногих в городских насаждениях Москвы // Лесной вестник / Forestry Bulletin. 2008. № 1. С. 73–78.
5. Бухарина И.Л. Эколого-биологические особенности адаптации древесных растений в условиях урбосреды // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2008. Т. 10, № 2. С. 607–612.
6. Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. Syktyvkar, 2014: Komi Scientific Center, Ural Division of the Russian Academy of Sciences. 448 p.
7. Huang M.-Y., Chou H.-M., Chang Y.-T., Yang C.-M. The number of cecidomyiid insect galls affects the photosynthesis of *Machilus thunbergii* host leaves // Journal of Asia-Pacific Entomology. 2014. Vol. 17, № 2. PP. 151–154. doi: doi.org/10.1016/j.aspen.2013.12.002
8. Аникин В.В., Никельшпарг М.И., Никельшпарг Э.И., Конюхов И.В. Фотосинтетическая активность у повилики *Cuscuta campestris* (Convolvulaceae) при заселении растения галлообразователем-долгоносиком *Smicronyx smreczynskii* (Coleoptera, Curculionidae)

- // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, № 1. С. 42–47.
9. Oliveira D.C., Isaías R.M.S., Moreira A.S.F.P., Magalhães T.A., Lemos-Filho J.P. Is the oxidative stress caused by *Aspidosperma* spp. galls capable of altering leaf photosynthesis? // Plant Science. 2011. Vol. 180, № 3. PP. 489–495. doi: doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.11.005
 10. Motta L.B., Kraus J.E., Salatino A., Maria L.F. Distribution of metabolites in galled and non-galled foliar tissues of *Tibouchina pulchra* // Biochemical Systematics and Ecology. 2003. Vol. 33. PP. 971–981. doi: doi.org/10.1016/j.bse.2005.02.004
 11. Glushakova A.M., Kachalkin A.V. Endophytic yeasts in leaf galls // Microbiology. 2017. Vol. 86, № 2. PP. 250–256. doi: [10.1134/S0026261717020096](https://doi.org/10.1134/S0026261717020096)
 12. Chetverikov P.E., Vishyakov A.E., Dodueva I.T., Osipova M.A., Sukhareva S.I., Shavarda A.L. Gallogenesis induced by Eriophyoids (Acariformes: Eriophyoidea) // Entomological Review. 2015. Vol. 95, № 8. PP. 1137–1143 doi: doi.org/10.1134/S0013873815080217
 13. Юркина Е.В., Пестов С.В. Возможности применения галлообразующих представителей членистоногих животных в качестве биоиндикаторов условий урбанизированной среды (на примере г. Сыктывкар) // Лесной вестник / Forestry Bulletin. 2017. Т. 21, № 3. С. 49–60.
 14. Mingaleva N.A., Pestov S.V., Zagirova S.V. Health status and biological damage to tree leaves in green areas of Syktyvkar // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, № 3. PP. 310–318. doi: doi.org/10.1134/S1995425511030106
 15. Юркина Е.В., Пестов С.В. Видовое разнообразие членистоногих галлообразователей урбанизированной среды г. Сыктывкара // Теоретическая и прикладная экология. 2017. № 1. С. 77–83.
 16. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes // Methods in Enzymology, 1987. Vol. 148. PP. 350–382.
 17. Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. 1986. Т. 39, № 6. С. 615–619.
 18. Yang C.M., Yang M.M., Huang M.Y., Hsu J.M., Jane W.N. Herbivorous insect causes deficiency of pigment-protein complexes in an oval-pointed cecidomyiid gall of *Machilus thunbergii* leaves // Botanical Bulletin of Academia Sinica. 2003. Vol. 44. PP. 314–321.
 19. Dias G.G., Moreira G.R.P., Ferreira B.G., Isaías R.M.S. Why do the galls induced by *Calophya duvaui* Scott on *Schinus polygamus* (Cav.) Cabrera (Anacardiaceae) change colors? // Biochemical Systematic and Ecology. 2013. Vol. 48. PP. 111–122. doi: doi.org/10.1016/j.bse.2012.12.013
 20. Huang M.-Y., Huang W.-D., Chou H.-M., Chen C.-C., Chang Y.-T., Yang C.-M. Herbivorous insects alter the chlorophyll metabolism of galls on host plants // Journal of Asia-Pacific Entomology. 2014. Vol. 17, № 3. PP. 431–434. doi: doi.org/10.1016/j.aspen.2014.04.004

Поступила в редакцию 18.03.2018 г.; повторно 06.07.2018 г.;
принята 12.09.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.

Авторский коллектив:

Пестов Сергей Васильевич – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии и природопользования Института химии и экологии, Вятский государственный университет (Россия, 610000, г. Киров, ул. Московская, д. 36), н.с. лаборатории биомониторинга, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

E-mail: atylotus@mail.ru

Тычинкина Ирина Георгиевна – магистрант кафедры экологии и природопользования Института химии и экологии, Вятский государственный университет (Россия, 610000, г. Киров, ул. Московская, д. 36).

E-mail: irinatg421@gmail.com

Огородникова Светлана Юрьевна – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии и природопользования Института химии и экологии, Вятский государственный университет (Россия, 610000, г. Киров, ул. Московская, д. 36), с.н.с. лаборатории биомониторинга, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28).

E-mail: svetao_05@mail.ru

For citation: Pestov SV, Tychinkina IG, Ogorodnikova SYu. The effect of gall mites on the condition of *Tilia cordata* assimilation apparatus. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:188-201. doi: 10.17223/19988591/44/11 In Russian, English Summary

Sergey V. Pestov^{1,2}, Irina G. Tychinkina¹, Svetlana Yu. Ogorodnikova^{1,2}

¹*Vyatka State University, Kirov, Russian Federation*

²*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Syktывkar, Russian Federation*

The effect of gall mites on the condition of *Tilia cordata* assimilation apparatus

The aim of this research was to study the effects of gall mites on the condition of linden leaves (*Tilia cordata* Mill.). The research presents the results of the study of two species of gall mites, *Eriophyes tiliae* and *E. leiosoma*, which are widely distributed within the range of the linden.

We collected material in the village of Osinovka, Kilmez district, Kirov region in August 2016-2017 and in Kirov city in August 2017 (See Fig. 1). The studied territories belong to the subzone of the southern taiga. We selected plant species with distinct characteristics which had attained their generative age state, and also leaves from the bottom of the crown on different sides. To determine the degree of plant damage by gall, we collected leaves (10 leaves from 10 trees) at each site. To define the morphological parameters in the areas with the highest degree of damage by gall mites, 50 damaged and 50 undamaged leaves were randomly selected. The length and the width of the leaf were measured. Leaves for determining linden photosynthetic pigments were selected in the morning (10:00-12:00). Leaf samples (150-200 mg) were fixed with 100% boiling acetone. The content of green and yellow pigments in *Tilia cordata* leaves in the acetone extract was determined by spectrophotometer SPEKOL 1300 (Analytik Jena, Germany) at wavelengths 662 and 644 nm for chlorophyll a and b, respectively. Determination of carotenoids was carried out at 470 nm.

Two species of gall mites inhabit the studied sites of linden: *Eriophyes tiliae* Pagenstacher and *E. leiosoma* Nalepa. *E. tiliae* forms typical highly elongated galls on the upper side of the leaf. *E. leiosoma* damage shows yellowish-white felts on the underside of the leaf. We established that the studied species of mites react differently to environmental conditions and differ in their habitat distribution. *E. tiliae* mite occupies a wider range of habitats than *E. leiosoma*. We noted that both species of mites do not occur on the same leaf of the same tree. In the vicinity of the village of Osinovka, we collected material in the Loban river floodplain and in a birch forest (See Fig. 2). On the territory of the village, no gall mites were found on the linden. *E. leiosoma* mite was only encountered in the forest biotope. We observed infestation of linden leaves by *E. tiliae* mites both in the floodplain area and in the birch forest. *E. tiliae* mites severely damaged linden leaves in the river floodplain. In urban areas, linden damage by *E. tiliae* mites was higher in parks than along streets, whereas *E. leiosoma* was mainly found in street plantations and not in parks (See Fig. 3). We revealed that in all investigated areas, leaf damage causes a statistically significant ($p < 0.05$) reduction in the length

and width of leaves (See Fig. 4 and 5). The identified morphological changes in leaves indicate the negative impact of gall mites on the condition of the assimilative organs, which can lead to the inhibition of plant growth and development. To assess the state of plants, we used physiological and biochemical characteristics of the assimilating organs that determine the growth and reproductive processes. Data analysis of the content of plastid pigments in *T. cordata* leaves with gall showed that the degree of change in the pigment fund depends on the type of gall mites. *E. leiosoma* caused a significant decrease in chlorophylls (See Fig. 6 and 7). *E. tiliae* did not cause changes in the content and ratio of chlorophylls, but induced the accumulation of carotenoids in leaves (See Table). The level of yellow pigments in leaves with galls was significantly higher (16%), compared to undamaged leaves. Of the green pigments, chlorophyll *b* was more sensitive to leaf damage by gall mites. Carotenoids, in comparison with chlorophylls, were characterized by a greater resistance to leaf infestation by mites. Thus, the identified changes in *Tillia cordata* assimilation apparatus demonstrate the dangers of gall mites for *Tillia cordata* plantations in cities and emphasize the necessity to improve the monitoring of these phyllophages and measures to combat them.

The paper contains 7 Figures, 1 Table and 20 References.

Key words: gall mites; chlorophyll; carotenoids; urban territory; *Tilia cordata*; *Eriophyes tiliae*; *Eriophyes leiosoma*.

Funding: The research was carried out within the framework of the state task of the Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, on “Assessment and forecast of delayed technogenic impact on natural and transformed ecosystems of the southern taiga subzone” (No AAAA-A17-117121990125-5).

References

1. Slepyan EI. Patologicheskie novoobrazovaniya i ikh vozbuditeli u rasteniy [Pathological neoplasms and their pathogens in plants]. Leningrad: Nauka Publ.; 1973. 510 p. In Russian
2. Belitskaya MN. Osobennosti fauny gallobrazovately v polezashchitnykh lesopolosakh aridnoy zony [Peculiarities of the fauna of the insects forming galls in shelterbelts in the arid zone]. *Ekologiya Rossii: na puti k innovatsiyam* [Ecology in Russia: on the way to innovations]. 2015;11:105-107 In Russian
3. Leont'eva IA, Yakovleva IA. Obzor fauny galloobrazuyushchikh chlenistonogikh gorodskikh zelenykh nasazhdeniy g. Elabugi [Review of the fauna of arthropods hellobrowser urban green spaces Yelabuga]. *Uspekhi sovremennoy nauki i obrazovaniya = Success of Modern Science and Education*. 2017;8(4):180-187. In Russian
4. Belov DA. Osobennosti kompleksa galloobrazuyushchikh chlenistonogikh v gorodskikh nasazhdeniyakh Moskvy [Peculiarities of gall arthropoda in urban plantations of Moscow]. *Lesnoy vestnik = Forestry Bulletin*. 2008;1:73-78. In Russian
5. Bukharina IL. Ecological-biological features of adaptation of wood plants in conditions of the city environment. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2008;10(2):607-612. In Russian
6. *Photosynthetic pigments: Chemical structure, biological function and ecology*. Golovko TK, Gruszecki WI, Prasad MNV and Strzalka KJ, editors. Syktyvkar: Publishing House of the Komi Science Center of the UD RAS; 2014. 448 p.
7. Huang M-Y, Chou H-M, Chang Y-T, Yang C-M. The number of cecidomyiid insect galls affects the photosynthesis of *Machilus thunbergii* host leaves. *Journal of Asia-Pacific Entomology*. 2014;17(2):151-154 doi: [10.1016/j.aspen.2013.12.002](https://doi.org/10.1016/j.aspen.2013.12.002)

8. Anikin VV, Nikelshparg MI, Nikelshparg EI, Konyukhov IV. Photosynthetic activity of the dodder *Cuscuta campestris* (Convolvulaceae) in case of plant inhabitation by the gallformed weevil *Smicronyx smreczynskii* (Coleoptera, Curculionidae). *Izvestia Saratov University (N.S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2017;17(1):42-47. doi: [10.18500/1816-9775-2017-17-1-42-47](https://doi.org/10.18500/1816-9775-2017-17-1-42-47) In Russian
9. Oliveira DC, Isaias RMS, Moreira ASFP, Magalhães TA, Lemos-Filho JP. Is the oxidative stress caused by *Aspidosperma* spp. galls capable of altering leaf photosynthesis? *Plant Science*. 2011;180(3):489-495. doi: [10.1016/j.plantsci.2010.11.005](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.11.005)
10. Motta LB, Kraus JE, Salatino A, Maria LF. Distribution of metabolites in galled and non-galled foliar tissues of *Tibouchina pulchra*. *Biochemical Systematics and Ecology*. 2003;33:971-981. doi: [10.1016/j.bse.2005.02.004](https://doi.org/10.1016/j.bse.2005.02.004)
11. Glushakova AM, Kachalkin AV. Endophytic yeasts in leaf galls. *Microbiology*. 2017;86(2):250-256. doi: [10.1134/S0026261717020096](https://doi.org/10.1134/S0026261717020096)
12. Chetverikov PE, Vishyakov AE, Dodueva IT, Osipova MA, Sukhareva SI, Shavarda AL. Gallogenesis induced by Eriophyoids (Acariformes: Eriophyoidea). *Entomological Review*, 2015;95(8):1137-1143 doi: [10.1134/S0013873815080217](https://doi.org/10.1134/S0013873815080217)
13. Yurkina EV, Pestov SV. Possibilities of application the gallforming representatives of arthropods animals as bioindicators of conditions in the urban environment (on the example of Syktyvkar). *Lesnoy vestnik. Forestry Bulletin*. 2017;21(3):49-60. doi: [10.18698/2542-1468-2017-3-49-60](https://doi.org/10.18698/2542-1468-2017-3-49-60) In Russian, English summary
14. Mingaleva NA, Pestov SV, Zagirova SV. Health status and biological damage to tree leaves in green areas of Syktyvkar. *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;4:310-318. doi: [10.1134/S1995425511030106](https://doi.org/10.1134/S1995425511030106)
15. Yurkina EV, Pestov SV. Biodiversity of gall-forming arthropods in the urban environment of the city of Syktyvkar. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya = Theoretical and Applied Ecology*. 2017;1:77-82. In Russian, English Summary
16. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. 1987;148:350-382.
17. Maslova TG, Popova IA, Popova OF. Kriticheskaya otsenka spektrofotometricheskogo metoda kolichestvennogo opredeleniya karotinoidov [Critical assessment of the spectrophotometric method for quantitative determination of carotenoids]. *Fiziologiya rasteniy = Russian Journal of Plant Physiology*. 1986;39(6):615-619. In Russian
18. Yang CM, Yang MM, Huang MY, Hsu JM, Jane WN. Herbivorous insect causes deficiency of pigment-protein complexes in an oval-pointed cecidomyiid gall of *Machilus thunbergii* leaves. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. 2003;44:314-321.
19. Dias GG, Moreira GRP, Ferreira BG, Isaias RMS. Why do the galls induced by *Calophya duvauei* Scott on *Schinus polygamus* (Cav.) Cabrera (Anacardiaceae) change colors? *Biochemical Systematic and Ecology*. 2013;48:111-122. doi: [10.1016/j.bse.2012.12.013](https://doi.org/10.1016/j.bse.2012.12.013)
20. Huang M-Y, Huang W-D, Chou H-M, Chen C-C, Chang Y-T, Yang C-M. Herbivorous insects alter the chlorophyll metabolism of galls on host plants. *Journal of Asia-Pacific Entomology*. 2014;17(3):431-434. doi: [10.1016/j.aspen.2014.04.004](https://doi.org/10.1016/j.aspen.2014.04.004)

Received 18 March 2018; Revised 06 July 2018;

Accepted 27 September 2018; Published 27 December 2018

Author info:

Pestov Sergey V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Assoc. Prof., Department of Ecology and Nature Management, Institute of Chemistry and Ecology, Vyatka State University, 36 Moskovskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation; Researcher, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.
E-mail: atylotus@mail.ru

Tychinkina Irina G., Graduate Student, Department of Ecology and Nature Management, Institute of Chemistry and Ecology, Vyatka State University, 36 Moskovskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation.
E-mail: irinatg421@gmail.com

Ogorodnikova Svetlana Yu., Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Assoc. Prof., Department of Ecology and Nature Management, Institute of Chemistry and Ecology, Vyatka State University, 36 Moskovskaya Str., Kirov 610000, Russian Federation; Researcher, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.
E-mail: svetao_05@mail.ru