

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА**

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2019

№ 45

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)

Громовых 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)

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

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

Волокитина А.В. (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск); **Воробьев Д.С.** (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок); **Штерншиц 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 РАН, 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); **Лупашин 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 РАН, 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 19.03.2019 г. Формат 70x108^{1/16}. Усл. печ. л. 17,7. Тираж 50 экз. Заказ № 3687. Цена свободная. Дата выхода в свет 21.03.2019 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

Gromovykh 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 19.03.2019. Format 70x108¹/₁₆. Conventional printed sheets. Circulation is 50 copies. Orders No .3687

Open price. Date of publication 21.03.2019.

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

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

- Ефимочкина Н.Р., Седова И.Б., Шевелева С.А., Тутельян В.А. Токсигенные свойства микроскопических грибов.....6

БОТАНИКА

- Shurupova M.N., Parshina E.P., Reshetov Ya.E., Krasnobaeva A.A., Avdeeva E.Yu., Belousov M.V. Population structure, resource potential and diagnostic features of raw materials of *Saussurea controversa* DC.34
- Годин В.Н., Дозорова С.В., Архипова Т.В. Андромоноэция у *Aegopodium podagraria* L. (Ариасеае) в Московской области47
- Лашинский Н.Н., Тищенко М.П., Королюк А.Ю. Количественный анализ локальных ценофлор степной зоны Северного Казахстана.....69

ФИЗИОЛОГИЯ

- Бушов Ю.В., Светлик М.В., Есипенко Е.А., Джафаров С.Р-К. Корковые взаимодействия и спектральные характеристики мю-ритма у человека при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении неэмоционального слова91
- Кайда А.И., Махин С.А., Эйсмонт Е.В., Павленко В.Б. Возрастная динамика и топография реактивности индивидуального мю-ритма ЭЭГ у детей 4–14 лет 106

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Minaeva O.M., Akimova E.E., Tereshchenko N.N., Zyubanova T.I. Effect of bacterization with *Aeromonas media* GS4 and *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 on wheat seedlings under different abiotic conditions..... 128

ЭКОЛОГИЯ

- Андрианова А.В., Дербинова Е.В., Гадинов А.Н., Криволуцкий Д.А., Мельников И.И. Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение)..... 142
- Бляхарчук Т.А., Курьина И.В., Пологова Н.Н. Позднеголоценовая динамика растительного покрова и увлажнённости климата юго-восточного сектора Западно-Сибирской равнины по данным палинологического и ризоподного исследований торфяных отложений..... 164
- Коронатова Н.Г., Миронычева-Токарева Н.П. Температурный режим торфяных олиготрофных почв лесостепи Западной Сибири (на примере Николаевского яма) 190

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- Есикова Т.З. Определение оптимальных условий роста грамположительной бактерии *Gulosibacter* sp. BS38 – деструктора токсичного ксенобиотика *epsilon*-капролактама 210

TABLE OF CONTENTS

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

- Efimochkina NR, Sedova IB, Sheveleva SA, Tutelyan VA.** Toxigenic properties of mycotoxin-producing fungi6

BOTANY

- Shurupova MN, Parshina EP, Reshetov YaE, Krasnobaeva AA, Avdeeva EYu, Belousov MV.** Population structure, resource potential and diagnostic features of raw materials of *Saussurea controversa* DC.34
- Godin VN, Dozorova SV, Arkhipova TV.** Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region47
- Lashchinskiy NN, Tishchenko MP, Korolyuk AYu.** Quantitative analysis of local coenofloras in the steppe zone of Northern Kazakhstan69

PHYSIOLOGY

- Bushov YuV, Svetlik MV, Esipenko EA, Djafarova SR-K.** Cortical interactions and spectral characteristics of the mu-rhythm in humans during observation, pronunciation and mental pronunciation of non-emotional words91
- Kaida AI, Makhin SA, Eismont YV, Pavlenko VB.** Age dynamics and topography of an individual EEG mu rhythm reactivity in children aged 4-14 years106

PLANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

- Minaeva OM, Akimova EE, Tereshchenko NN, Zyubanova TI.** Effect of bacterization with *Aeromonas media* GS4 and *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 on wheat seedlings under different abiotic conditions128

ECOLOGY

- Andrianova AA, Derbineva EV, Gadinov AN, Krivolutskiy DA, Melnikov II.** Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream) ...142
- Blyakharchuk TA, Kurina IV, Pologova NN.** Late-Holocene dynamics of vegetation cover and humidity of climate in the southeastern sector of the West Siberian Plain according to the data of palynological and rhizopod research of peat deposits.....164
- Koronatova NG, Mironycheva-Tokareva NP.** Temperature regime of peat deposit of ombrotrophic bogs in the forest-steppe zone of Western Siberia (the example of the Nikolayevsky ryam).....190

SHORT COMMUNICATIONS

- Esikova TZ.** Determination of optimal growth conditions for gram-positive bacterium *Gulosibacter* sp. BS38, destructor of toxic xenobiotic *epsilon*-caprolactam.....210

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 579.674

doi: 10.17223/19988591/45/1

Н.Р. Ефимочкина, И.Б. Седова, С.А. Шевелева, В.А. Тутельян

*Федеральный исследовательский центр питания, биотехнологии
и безопасности пищи, г. Москва, Россия*

Токсигенные свойства микроскопических грибов

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 18-16-00077).

*Микроскопические грибы, инфицирующие растения в период вегетации, а также сельскохозяйственную продукцию при хранении, могут попадать в пищевые продукты и корма для животных и загрязнять их своими токсичными метаболитами – микотоксинами. Видовой состав и доля каждого из видов в комплексе выявляемых грибов могут меняться с изменением условий выращивания или хранения, что сопровождается изменениями в спектре микотоксинов. Наряду с известными и контролируруемыми загрязнителями этого рода могут повышаться уровни содержания ранее не учитываемых токсичных грибных метаболитов, нуждающихся в дальнейшем изучении и оценке опасности их появления в продуктах питания. Обзор посвящен рассмотрению грибов из родов *Fusarium*, *Aspergillus* и *Penicillium*, представители которых могут продуцировать как уже регламентированные в продуктах растениеводства микотоксины, так и прогнозируемые. В обзор включены также виды *Alternaria* spp., изучение которых выявило частую встречаемость и широкий спектр продуцируемых токсичных метаболитов, пока не нормируемых в пищевых продуктах.*

Ключевые слова: *микроскопические грибы; микотоксины; пищевые продукты; *Fusarium*; *Alternaria*; *Aspergillus*; *Penicillium*.*

Одной из наиболее актуальных проблем обеспечения безопасности пищи является оценка загрязнения продовольственного сырья и готовых продуктов микроскопическими плесневыми грибами – потенциальными продуцентами микотоксинов. Микотоксины – разнообразные по химическому строению вторичные метаболиты грибов, обладающие токсичными для человека и сельскохозяйственных животных свойствами. Появление микотоксинов в продуктах растительного происхождения может быть связано с микроскопическими грибами, которые инфицируют растения в период вегетации и загрязняют урожай уже к моменту уборки (фитопатогенные грибы), или с грибами, которые развиваются на продуктах при уборке и хранении, особенно при повышенной влажности (плесени хранения). Наличие токсигенных гри-

бов и микотоксинов в сельскохозяйственных продуктах сопряжено с опасностью развития микозов и микотоксикозов – тяжелых заболеваний людей и животных, возникающих не только при употреблении пищевых продуктов и кормов, пораженных различными токсинообразующими микромицетами, но и при тесном контакте с ними [1–5].

Некоторые тяжелые формы микотоксикозов известны со средних веков и широко распространены в развивающихся странах. К ним относится эрготизм, связанный с употреблением хлеба, изготовленного из зерна, зараженного спорыньей (*Claviceps purpurea*). В Европе это заболевание, сопровождающееся гангреной конечностей, возникало достаточно часто в XIV–XVI вв. Алиментарную токсическую алейкию, которая развивается вследствие употребления перезимовавших в поле злаков, инфицированных некоторыми видами *Fusarium*, в России в середине XX в. регистрировали во многих регионах страны. Определенные виды риса, контаминированные *Penicillium citreoviridae* и *P. islandicum* («желтоокрашенный рис»), – причина массовых токсикозов в Японии в XVII в.

Случавшиеся время от времени отравления не привлекали широкого внимания исследователей вплоть до начала 60-х гг. прошлого века, когда было отмечено несколько вспышек гибели домашних животных и птиц, связанных с кормлением смесями, содержащими арахис, инфицированный *Aspergillus flavus* [6]. Открытие афлатоксинов – токсичных метаболитов этого гриба, положило начало развитию микотоксинологии. Основной целью исследований было выявление токсичных метаболитов наиболее распространенных грибов и оценка потенциальной опасности попадания их в пищевые продукты и корма для животных. К настоящему времени основные микотоксины, наиболее часто встречающиеся в продуктах растениеводства, достаточно хорошо изучены [7, 8]. Их содержание регламентируется в большинстве стран мира путем введения предельно допустимых концентраций содержания микотоксинов в сырье и готовых продуктах, которые согласовываются между странами в условиях международной торговли [9]. Список регламентируемых микотоксинов включает: афлатоксин В1 и его метаболит афлатоксин М1, появляющийся в молоке сельскохозяйственных животных, дезоксиниваленол, токсин Т-2, зеараленон, фумонизины, патулин и охратоксин А, продуцируемые грибами из родов *Aspergillus*, *Fusarium* и *Penicillium*.

Между тем число грибов, встречающихся в продуктах растениеводства, не ограничивается продуцентами регламентируемых микотоксинов. Видовой состав обнаруживаемых грибов динамичен и зависит как от общего состояния окружающей среды, подверженной усиливающемуся воздействию антропогенных и техногенных факторов, трансформирующих почвенные и растительные экосистемы, так и местных условий в регионе выращивания сельскохозяйственной культуры, ее вида и сортовых особенностей, применяемой агротехники и используемых агрохимикатов, в том числе фунгицидов. Большое влияние как на растения, так и на микромице-

ты оказывают погодные условия. Резкие колебания и аномальные погодные явления, прогнозируемое глобальное потепление климата могут существенным образом отразиться на структуре фитопатогенных комплексов. С изменением соотношения фитопатогенных видов может изменяться набор токсичных метаболитов в растениях [10–12]. Выявление тенденций в динамике фитопатогенных комплексов, изучение факторов, способных перевести минорные токсинообразующие виды грибов в разряд сопутствующих или лидирующих, позволят предвидеть угрозу накопления появляющихся потенциальных микотоксинов. В зарубежной литературе появилось выражение «emerging mycotoxins». Одним из первых его использовал М. Jestoi (2008) [13]. Он обобщил данные о фузапролиферине, боверицине, энниатинах и монилиформине, продуцируемых некоторыми распространенными видами *Fusarium*, и призвал обратить внимание на дальнейшее изучение этих метаболитов как токсичных контаминантов растительных продуктов, которые могут пополнить список регламентируемых «традиционных» микотоксинов. Впоследствии это выражение распространили на другие микотоксины, для которых не определены допустимые концентрации и которые пока законодательно не регулируются. Получение новых данных об этих соединениях стало возможным благодаря широкому внедрению современных аналитических методов, основанных на применении высокоэффективной жидкостной хроматографии и масс-спектрометрии [14–15]. К числу эмерджентных микотоксинов в настоящее время также относятся тенуазоновая кислота, тентоксин, альтернариол и его метиловый эфир, микофеноловая кислота, цитринин, фузариевая кислота, стеригматоцистин, эмодин и асперглауцид [10, 16, 17]. Источником эмерджентных микотоксинов могут быть представители видов как из родов *Aspergillus*, *Fusarium* и *Penicillium*, так и виды грибов из других родов. Повышенное внимание исследователей в последнее время привлекают часто встречающиеся виды *Alternaria* spp., характеризующиеся набором нескольких токсичных метаболитов, детектируемых в продуктах. Токсикологические аспекты таких метаболитов активно изучаются.

Отдельного рассмотрения заслуживают факты обнаружения продуцентов новых микотоксинов среди известных видов токсигенных грибов, имеющих ограниченный ареал распространения, что затрудняет оценку потенциального риска загрязнения этими микотоксинами продовольственного сырья. К числу малоизученных относят, в частности, синтезируемый эндемичными штаммами *Fusarium graminearum* микотоксин NX-2, который обнаруживают в зерне пшеницы только в южной части Канады и северной части США [18, 19].

Отмечая многообразие и широкий спектр токсических метаболитов плесневых грибов из различных семейств и родов, следует рассматривать токсинообразование не только как функцию адаптации к условиям среды обитания, но и как ответную реакцию метаболизма грибов на сигналы, исходящие

от окружающей среды при смене экологической ниши. Филогенетические исследования показывают, что токсигенные свойства формировались у плесневых грибов в результате длительной эволюции. Результаты секвенирования геномов 93 видов *Fusarium* позволили выявить наличие генов, ответственных за синтез 26 групп вторичных метаболитов, дифференциация токсигенных свойств в этих таксонах фузариев происходила более 90 млн лет назад [20].

Растительные продукты являются основой пищевых рационов всех категорий населения, поэтому вопросы неблагоприятных последствий для человека при их загрязнении вторичными метаболитами микроскопических грибов являются приоритетными с точки зрения безопасности пищи.

Обнаружение новых и недостаточно изученных штаммов микромицетов и усиление их токсигенных свойств требуют изучения особенностей и экологии эмерджентных микопатогенов для обоснования эффективных способов снижения их негативного воздействия на организм человека и животных, в том числе путём разработки и внедрения критериев безопасности пищевой продукции, новых технологий контроля и мер профилактики загрязнения пищевой продукции микотоксинами.

Таблица 1 [Table 1]

**Оптимальные условия для роста плесеней
и накопления некоторых видов микотоксинов
[Conditions for growth of molds and accumulation of certain mycotoxins]**

Плесневые грибы родов [Fungi of the genera]	Микотоксины [Mycotoxins]	Рост плесеней [Mold growth]			Производство микотоксинов [Production of mycotoxins]		
		°C	a _w	pH	°C	a _w	pH
<i>Aspergillus</i>	Афлатоксины [Aflatoxins]	10–43	>0,78	2,1–11,2	12–37	>0,82	3,5–8,0
	Охратоксин А [Ochratoxin A]	8–37	>0,77	2,2–10,0	12–37	>0,80	–
<i>Penicillium</i>	Охратоксин А [Ochratoxin A]	0–31	>0,80	2,1–10,0	0–31	>0,86	(5,6)
<i>Fusarium</i>	Дезоксиниваленон, ниваленон, зеараленон [Deoxynivalenol, nivalenol, zearalenone]	24–26	>0,90	2,4–9,5	24–26	>0,90	2,4–9,5
	Фумонизин В ₁ [Fumonisin B ₁]	4–35	>0,88	5,5–7,0	13–30	>0,92	–

Примечания. «–» – нет данных [no data].

a_w – активность воды [water activity].

Наиболее важными факторами, способствующими росту токсигенных плесеней и накоплению микотоксинов в продуктах, являются повышенные температура и влажность (табл. 1), когда происходит усиление активности

окислительных и гидролитических ферментов и создаются условия для размножения микромицетов [21, 22]. Относительная влажность, при которой практически не происходит размножения плесеней, составляет 14–15%.

Большинство микотоксинов являются сложными органическими соединениями с различными химическими структурами; так, фумонизин V_1 – это пропан-1,2,3-трикарбокисильный диэфир 2-амино-12,16-диметил-3,5,10,14,15-пентагидроксиикозана. Другие фумонизины серии В имеют сходную структуру, однако фумонизин V_2 не гидроксильрован по С-10, а фумонизин V_3 не имеет гидроксильной группы по С-5 позиции. Подробно описана структура афлатоксинов – лактокумариновых соединений с элементным составом $C_{17}H_{12}O_6$, $C_{17}H_{12}O_7$, $C_{17}H_{14}O_6$ и $C_{17}H_{14}O_7$. В зависимости от строения молекулы, хроматографических и флуоресцирующих свойств они подразделяются на афлатоксины V_1 , V_2 , V_3 , G_1 , G_2 , M_1 , M_2 , и ряд других [4, 23].

Исследования в области микотоксинологии включают определение видового состава токсинообразующих грибов, строения микотоксинов, их распространения по географическим зонам, выявление микотоксинов и загрязненных ими субстратов, а также механизма действия на человека и животных.

Наличие грибных контаминантов определяют классическими микологическими методами, основанными на выращивании микроскопических грибов на селективных питательных средах с добавлением различных антибактериальных препаратов. Для идентификации используют морфологические признаки и тесты (пигментообразование, строение конидий и гиф, вторичные метаболиты), позволяющие определить родовую принадлежность, однако для подтверждения видовой принадлежности их часто бывает недостаточно. Большие надежды возлагаются на быстро развивающиеся молекулярно-генетические методы диагностики.

Несмотря на длительность и трудоемкость микроскопических и морфологических исследований, методы ДНК-идентификации пока ограничены в применении. Это связано, в частности, с особенностями пробоподготовки при выделении грибной ДНК, требующей специальных условий лизиса наружных клеточных структур, которые у плесеней более грубые и плотные, нежели у других микроорганизмов. При постановке количественной ПЦР учитываются особенности разных типов клеток в составе филаментных грибов, включая гифы, аскоспоры и вегетативные споры. Поскольку споры бывают моно- или мультиядерными, результаты ПЦР могут выявлять большее число копий ДНК, нежели реальное количество присутствующих жизнеспособных форм плесеней в исследуемой пробе [24, 25]. Подбор и совершенствование ДНК-методов контроля на наличие токсигенных грибов необходимы для адекватной оценки риска загрязненности пищевой продукции микотоксинами, обеспечения ее безопасности и предупреждения микотоксикозов.

Ниже приведены сведения о свойствах отдельных представителей токсигенных грибов – потенциальных возбудителей микотоксикозов, наиболее значимых с точки зрения безопасности пищевых продуктов и кормов.

***Alternaria* spp.**

Род *Alternaria* впервые описан в 1933 г. на основе изучения морфологии конидий, объединяет группу филаментных грибов, входящих в тип *Ascomycota*, семейства *Dematiaceae*, первоначально известных как *Alternaria tenuis* или *Torula alternata*. Морфологически грибы рода *Alternaria* формируют быстро растущие серые, коричнево-черные или черные колонии. Конидиофоры *Alternaria* (2–6×20–50 нм) расположены одиночно или маленькими группами, прямые или изогнутые. Споры эллипсоидной формы (9–18×20–63 нм), часто с конусовидными или цилиндрическими концами, с гладкой поверхностью. Характерный признак для дифференциации видов *Alternaria* – наличие или отсутствие цепочек конидий и их число. Виды, имеющие 10 и более конидий, известны как *Longicatenatae*, от трех до пяти конидий – *Brevicatenatae*, только 1 спору – *Noncatenatae*.

Alternaria spp. – плесневые грибы, распространенные повсеместно, характеризуются многообразием видов, число которых превышает 80 наименований. Большая часть из них сапрофиты, живущие в почве, на поверхности растений (кустарников, злаковых и зерновых культур), в пищевом сырье [26–28]. Многие виды *Alternaria* spp. – растительные патогены, они вызывают обесцвечивание поверхностей листьев, после чего следует поражение внутренних структур, снижающее их жизнеспособность, качество и питательную ценность, что наносит экономический ущерб, могут поражать зерно и фрукты [29, 30]. Виды *Al. alternata*, *Al. brassicicola*, *Al. chartarum*, *Al. stemphylioides*, *Al. dianthicola*, *Al. infectoria*, *Al. pluriseptata* и *Al. tenuissima* относят к оппортунистическим патогенам, способным вызывать у иммунодепрессивных лиц микотические кератиты, респираторные заболевания, воспаления синусовых пазух, язвенные кожные инфекции [31–33]. Кроме того, *Al. iridis* упоминается как вид, вызывающий аллергические реакции у человека.

Оптимальной температурой роста для *Alternaria* spp. является 25–28°C, при этой температуре происходит быстрое размножение с образованием серо-белых колоний, которые на 5-е сут становятся черно-зелеными с пигментированными оливково-коричневыми гифами, конидиофорами и спорами.

Споры грибов рода *Alternaria* легко разносятся ветром, попадая на поверхность растений или кожные покровы человека и животных, на слизистые оболочки носа и дыхательных путей. Прорастание спор сопровождается выделением фитотоксинов, микотоксинов и других метаболитов (более 70), которые распределяются на группы по воздействию на растения, человека и животных как пищевые и кормовые контаминанты [26, 34]. К ним относятся также эмерджентные микотоксины альтернариол, монометилловый эфир альтернариола и тенуазоновая кислота. Их обнаруживают в большинстве исследованных проб зерновых продуктов, растительных масел, в томатопродуктах, винах, фруктовых соках и кормах [13]. Тенуазоновая кислота ассоциируется с пневмониями, синуситами, дерматомикозами, феогифоми-

козами и инвазивными инфекциями [27]. Альтерналиозы наиболее распространены в тропических и субтропических регионах.

Традиционные методы идентификации грибов рода *Alternaria* основаны на определении морфологических характеристик колоний, вегетативных гиф, конидий, конидиофор, особенностей споруляции. Для детекции альтерналиатоксинов используют иммуноферментный анализ, высокоэффективную жидкостную хроматографию, газовую хроматографию, масс-спектрометрию и другие методы выявления микотоксинов [35, 36].

Молекулярная техника идентификации *Alternaria* spp. ориентирована в первую очередь на анализ специфических последовательностей ITS I и ITS II регионов 5,8S гДНК методами ПЦР в различных модификациях, ПДРФ, RAPD и др. [37]. Для выявления токсигенных *Alternaria* в пищевых субстратах разработаны методы на основе ПЦР в реальном времени с наборами праймеров целевых генов альтерналиатоксинов [27]. Так, методом количественной ПЦР в реальном времени (ПЦР-РВ) с праймерами, детектирующими наличие генов, ответственных за синтез АМ-токсина I и тентоксина, удастся выявить ДНК токсигенных штаммов с высокой чувствительностью – на уровне 4 пг грибной ДНК, что соответствует примерно 75 геномным эквивалентам *Alternaria* [38].

***Aspergillus* spp.**

Первое упоминание о грибах рода *Aspergillus* датируется 1729 г., когда структуру спорообразования у них сравнили с окроплением освященной водой у католиков (*aspergillum*), что и отразилось в названии этой таксономической группы.

Aspergillus spp. – плесневые грибы с септированными гифами, конидиальные головки обнаруживаются в естественных условиях внешней среды – на опавших листьях, в хранящемся зерне, компосте, сене и других растительных субстратах, подверженных гниению. При росте на питательных средах формируют разнообразно окрашенные колонии, умеренно или быстро растущие, от шерстистых до ватообразных. Гифы септированные, бесцветные. Конидиеносцы гладкостенные, хрупкие. Конидиальные головки с фиалидами на метулах (иногда без метул). Конидии шаровидные, эллиптические, гладкие или шероховатые [22].

Род *Aspergillus* относится к типу *Ascomycota*, это один из самых распространенных на земле микроорганизмов, он включает более 250 видов, как полезных, так и вредных для человека в зависимости от видовой принадлежности и питательного субстрата. Для адаптации в разнообразных экологических нишах аспергиллы синтезируют бесчисленное множество метаболитов, часть из которых широко используется человеком. Так, в медицинских целях применяют препарат ловастатин, продуцируемый *A. terreus*, один из первых коммерчески успешных средств, снижающих холестерин. Большое число антибиотиков, противоопухолевых и антимикотических агентов являются продуктами метаболизма *Aspergillus*. Штаммы аспергиллов видов

A. niger, *A. oryzae*, *A. aculeatus*, *A. carbonarius* широко используют в биотехнологии для производства ферментных препаратов и органических кислот, в том числе амилаз, лимонной кислоты и др. [39].

В целом это обширная группа почвенных сапрофитов, принимающих участие в процессах переработки природных соединений и органических отходов. К сожалению, полезная роль *Aspergillus* несопоставима с их негативным воздействием на сельскохозяйственное сырье, приводящим к серьезным потерям и порче растительных продуктов. Кроме того, виды *A. fumigatus*, *A. niger*, *A. flavus* являются возбудителями заболеваний человека и животных [22, 40].

Аспергиллез – плесневый микоз, наиболее часто встречается у грузчиков зерновых культур, мукомолов, работников пивоваренных заводов, контактирующих с заплесневелым зерном, сотрудников биотехнологических и фармацевтических производств. Вдыхание спор гриба сопровождается инфицированием легочной ткани, прорастанием гифами кровеносных сосудов, тромбозами, некрозами, геморрагическими инфарктами. Поражение легких характерно только для лиц с иммунодефицитом, у которых оно протекает как острая пневмония. У детей на фоне хронических гранулематозных заболеваний также может развиваться легочный аспергиллез. Вдыхание спор у здоровых людей может сопровождаться аспергиллезным синуситом, реже – хроническими гранулематозными воспалениями с распространением гиф в ткани и головной мозг [41].

В отличие от большинства фитопатогенов, вызывающих специфические заболевания растений, грибы *Aspergillus* являются оппортунистическими патогенами, не обладают избирательностью в отношении организма хозяина и часто становятся контаминантами пищи. Большинство видов *Aspergillus* spp. обнаруживаются в виде плесени на поверхности растительных продуктов, загрязняя их на разных этапах сельскохозяйственного производства – в процессе выращивания и сбора урожая, при переработке и хранении зерна, овощей, сена и кормов. Порча сопровождается изменением сенсорных свойств, пигментацией, появлением признаков гниения и др. Основным негативным аспектом загрязнения аспергиллами является синтез их вторичных метаболитов – микотоксинов и накопление их в пищевых продуктах и кормах [42].

В число микотоксинов, продуцируемых грибами рода *Aspergillus*, кроме регламентируемых в пищевых продуктах афлатоксина В₁, его метаболита в молоке лактирующих животных афлатоксина М₁, охратоксина А и патулина, входят стеригматоцистин, циклопиазоновая кислота, пеницилловая кислота, цитринин и др. Наиболее токсичными являются афлатоксины и охратоксин А [6, 42, 43].

Афлатоксины – термоустойчивые органические соединения, не разрушающиеся при автоклавировании, поэтому прошедшие термическую обработку продукты, приготовленные из заплесневелого сырья, могут явиться причиной заболевания.

Присутствие *Aspergillus* spp., продуцирующих афлатоксины В₁, В₂, G₁, G₂ в пищевом сырье, ассоциируется с гепатоканцерогенным действием и потому обуславливает высокую степень риска для здоровья людей. Афлатоксины могут накапливаться в таких сельскохозяйственных культурах, как хлопок, арахис и другие орехи, кукуруза, соя, пшено, овес, рис, пшеница, сорго, рожь, специи [1, 6].

По данным мониторинга загрязненности микотоксинами отечественного продовольственного зерна урожая 2013–2016 гг., содержание афлатоксина В₁ превышало максимальный допустимый уровень (МДУ) в 4% изученных партий [44]. Согласно ежегодным отчетам Системы быстрого реагирования при появлении опасностей, связанных с пищевыми продуктами и кормами (The Rapid Alert System for Food and Feed, RASFF), в странах Евросоюза в 2016–2017 гг. наиболее часто превышение МДУ этого микотоксина выявляли при контроле орехов, сухофруктов и специй, импортируемых из различных регионов мира: афлатоксин В₁ обнаруживали в арахисе из Китая, Индии, США, Египта, в фисташках из Турции, Ирана, США, в фундуке из Турции, Азербайджана и Боливии; в сушеном инжире из Турции, в перце чили из Индии и в специях из Индонезии и Эфиопии [45, 46]. Афлатоксин М₁ обнаруживали в Турции, Аргентине, Бразилии и других странах в различных видах сыров из молока коров, коз и овец в количествах, представляющих существенный риск для здоровья потребителей [47, 48].

Охратоксин А может контаминировать разные виды пищевых продуктов – зерно, бобовые, овощи, кофе, сушеные фрукты, различные виды чая, пиво, вино, мясо, специи, при этом его содержание варьирует от 0,1 до 100 нг/г. В специях (в черном, красном и кайенском перце, в тмине, кардамоне, кориандре, куркуме) охратоксин А выявляли на уровне от 1 до 100 нг/г [49].

Мониторинговые исследования загрязнения зерна в России позволили дважды выявить загрязнение проб пшеницы урожая 2016 г. охратоксином А на уровне, превышающем МДУ [50]. Исследование виноградных вин, потребляемых в России, показало загрязнение этим микотоксином 30% исследованных образцов (в количестве от 0,14 до 0,64 мкг/л), преимущественно охратоксин А выявляли в красных полусладких и десертных винах [51].

Охратоксин А обладает нефротоксическими, канцерогенными, тератогенными и иммунотоксическими свойствами [52]. Способностью продуцировать этот токсин обладают представители рода *Aspergillus*, распространенные в регионах с теплым или жарким климатом, тогда как в более холодных климатических зонах охратоксины синтезируют грибы рода *Penicillium*. Причем аспергиллы выделяют два типа охратоксинов – типа А и В, последний обладает значительно меньшей токсичностью. В табл. 2 представлены известные и новые продуценты охратоксина А и афлатоксинов рода *Aspergillus* [22].

Таблица 2 [Table 2]

Афлатоксигенные и охратоксигенные *Aspergillus* spp., контаминирующие пищу
[Aflatoxicogenic and ochratoxicogenic foodborne *Aspergillus* spp.]

<p>Виды <i>Aspergillus</i> spp., продуцирующие охратоксин А [<i>Aspergillus</i> spp. species producing ochratoxin A]</p>	<p><i>A. turbulensis</i>, <i>A. cretensis</i>, <i>A. flocculosus</i>, <i>A. ochraceus</i>, <i>A. pseudoelegans</i>, <i>A. roseoglobulosus</i>, <i>A. sclerotiorum</i>, <i>A. steynii</i>, <i>A. sulphureus</i>, <i>A. westerdijkiae</i>, <i>A. albertensis</i>, <i>A. alliaceus</i>, <i>A. carbonarius</i>, <i>A. niger</i>; <i>A. lacticoffeatus</i>, <i>A. sclerotioniger</i></p>
<p>Виды <i>Aspergillus</i> spp., продуцирующие афлатоксины групп В и G [<i>Aspergillus</i> spp. species producing aflatoxins B and G]</p>	<p><i>A. arachidicola</i> (В и G), <i>A. bombycis</i> (В и G), <i>A. flavus</i> (В), <i>A. minisclerotigenus</i> (В и G), <i>A. nomius</i> (В и G), <i>A. parasiticus</i> (В и G), <i>A. parvisclerotigenus</i> (В и G), <i>A. pseudotamarii</i> (В), <i>A. ochraceoroseus</i> (В), <i>A. rambelli</i> (В)</p>

Исследования на наличие *Aspergillus* spp. проводят микологическими методами, основанными на выращивании микроскопических грибов на питательных средах в чашках Петри с последующим анализом микро- и макроморфологических свойств культуры. Несмотря на длительность и трудоемкость микроскопических и морфологических исследований, новые методы ДНК-идентификации охратоксигенных и афлатоксигенных *Aspergillus* spp. в пище менее распространены и используются в основном для научных исследований [24].

Предлагаются варианты видоспецифической качественной ПЦР для продуцентов охратоксина А (*A. carbonarius*, *A. ochraceus*, *A. niger*), количественной ПЦР для *A. westerdijkiae* [53]. Для продуцентов афлатоксинов могут также использоваться качественные модификации ПЦР, главным образом с целью детекции видов *A. flavus* и *A. parasiticus* [54]. Кроме того, выявление *A. parasiticus* может осуществляться в мультиплексной ПЦР с 4 парами праймеров, амплифицирующих гены *aflR*, *aflD*, *aflM*, *aflP* (регуляторы синтеза афлатоксинов) с величинами ампликонов 1032, 400, 538, 1025 bp соответственно. Описана процедура постановки количественной ПЦР в реальном времени с обратной транскрипцией для детекции *A. flavus* [25, 55].

***Fusarium* spp.**

Род *Fusarium* состоит из большого числа видов микромицетов, многие из них продуцируют широкий спектр биологически активных вторичных метаболитов, в том числе микотоксинов. Фузариотоксины входят в число основных микотоксинов, загрязняющих зерно и зернопродукты во всех регионах возделывания зерновых. Являясь факультативными фитопатогенами, *Fusarium* могут контаминировать зерно своими метаболитами как при вегетации растений в полевых условиях, так и при хранении зерна с влажностью более 13–15%.

Грибы рода *Fusarium* на питательных средах образуют хлопьевидные быстрорастущие колонии с плотным воздушным мицелием. Гифы септированные, бесцветные. Конидиеносцы простые или разветвленные. Конидиогенные клетки – монофиалиды и полифиалиды. Образуют макроконидии

и микроконидии, могут образовывать хламидоспоры. Морфолого-культуральные признаки на питательных средах для многих видов *Fusarium* весьма близки и допускают неоднозначную идентификацию. Молекулярно-генетические методы диагностики с использованием специфичных для вида ДНК-маркеров позволяют уточнять видовую принадлежность [44–51], а дополнительное использование ДНК-маркеров генов биосинтеза токсинов дает возможность оценить токсигенность [56–59]. В результате возможна переидентификация видов. Так, изолят, ранее известный как *F. tricinctum*, из которого был выделен метаболит, получивший название Т-2 токсин, на проверку оказался *F. sporotrichioides*. Вид *F. tricinctum* не относится к числу трихотеценпродуцирующих. Изолят *F. nivale*, давший название микотоксину ниваленол, вероятно, был ошибочно идентифицирован, поскольку позднее вид *F. nivale* был исключен из рода *Fusarium* и теперь известен как *Microdochium*, включающий два вида: *M. nivale* (син. *F. nivale*) и *M. majus* [60]. Эти фитопатогены, не образующие трихотецены, часто связаны с гибелью проростков и прикорневыми гнилями зерновых культур, но могут также входить в состав фитопатогенных комплексов, вызывающих поражение колосьев, известное под названием фузариоз колоса – заболевания зерновых культур, сопровождающегося загрязнением зерна фузариотоксинами [60].

Основными возбудителями фузариозного поражения колосьев являются виды *F. graminearum* и *F. culmorum*. Развитие заболевания сопровождается накоплением дезоксиниваленола (ДОН) – представителя трихотеценов типа В. ДОН обладает иммуносупрессивными, нейротоксичными и тератогенными свойствами. *F. graminearum* и *F. culmorum*, наряду с дезоксиниваленолом, могут продуцировать микотоксин из другой химической группы – зеараленон. Грибной метаболизм способен смещаться в сторону повышенного образования зеараленона при развитии фузариев на зерне в случае запаздывания с уборкой урожая из-за дождей и при хранении влажного зерна. Зеараленон обладает выраженным гормоноподобным – эстрогенным действием. Хроническое отравление приводит к раннему созреванию и бесплодию. С зеараленоном связывают случаи преждевременного полового созревания детей в Пуэрто-Рико и Венгрии. Полагают, что он может способствовать развитию рака шейки матки [6].

Регламенты содержания дезоксиниваленола и зеараленона в зерне и зернопродуктах установлены в РФ, странах Европейского союза и ВТО (Комиссией «Кодекс Алиментариус»).

Зеараленон периодически обнаруживается в зерне, в частности в кукурузе, которая может быть поражена гнилью в початках, обычно от 0,1 до 200 мкг/г продукта. Зеараленон также обнаруживают в пшенице, ячмене, овсе, сорго, кунжуте, сене, кукурузном силосе, кукурузном масле и крахмале из кукурузы. МДУ в продуктах питания зеараленона в России составляет 0,2 мг/кг (крупа, мука) и 1,0 мг/кг (зерно, отруби). Содержание зеараленона регламентируется в зерновой продукции в ряде стран мира [6]. При анали-

зе более 300 партий отечественного зерна кукурузы урожаяв 1999–2016 гг. зеараленон обнаруживали в среднем в 7% проб, при этом частота его обнаружения в 2006 г. достигала 21%, в 2015 г. – 22% и в 2013 г. – 100%. Содержание токсина в контаминированных образцах варьировало от 0,005 мг/кг до 0,315 мг/кг, но не достигало МДУ [44].

Для Российской Федерации ДОН является превалирующим загрязнителем зерновых культур. Высокие уровни его содержания в зерне пшеницы, выращенном в южных регионах страны (в Краснодарском и Ставропольском краях) после 2014 г., связывают с распространением фузариоза растений. Мониторинг загрязнения этим микотоксином продовольственного зерна в 2014–2016 гг. свидетельствует о том, что в 30% проб пшеницы он присутствовал в количестве от 0,05 до 5,85 мг/кг, в 6 % проб зафиксировано превышение МДУ (0,7 мг/кг) по данному показателю [50].

Превалирование ДОН среди микотоксинов, обнаруживаемых в зерне разных стран, обусловило широкий интерес исследователей к *F. graminearum* как главному продуценту ДОН. В настоящее время *F. graminearum* рассматривается как комплексный вид (*F. graminearum sensu lato*), дифференцированный по меньшей мере на 15 видов [61], отдельные представители которых, как, например, *F. asiaticum*, отличаются повышенной встречаемостью изолятов, продуцирующих ниваленол – еще один представитель трихотеценов типа В [62]. Из других фузариев ниваленол способны продуцировать изоляты *F. poae*. Токсические свойства ниваленола меньше изучены в сравнении с ДОН. Появляются данные, что он не менее токсичен, чем ДОН, и может усиливать негативное воздействие ДОН, если присутствует в смеси [63].

F. poae обладает способностью продуцировать не только трихотецены типа В (ниваленол), но и трихотецены типа А, в частности, диацетоксицирпенол. По мнению некоторых исследователей, возможный вклад *F. poae* в загрязнение зерна микотоксинами недооценен [64].

К числу малоизученных микотоксинов фузариев в настоящее время относят трихотеценовый микотоксин типа А (3 α -ацетокси-7 α ,15-дигидрокси-12,13-эпокситрихотекс-9-ен), синтезируемый отдельными штаммами *F. graminearum*. Региональная популяция нового хемотипа NX-2 сформировалась в результате трансвидовой эволюции вида, представители которого обычно продуцируют трихотецены типа В. Показано, что штаммы-продуценты микотоксина NX-2 могут занимать эволюционную нишу, отличную от *F. graminearum* типа В [65].

Наиболее известными продуцентами трихотеценов типа А являются филогенетически близкие к *F. poae* виды *F. sporotrichioides* и *F. langsethiae*, образующие токсин Т-2, который почти на порядок токсичнее трихотеценов типа В для млекопитающих. Эти виды встречаются обычно в географических зонах с холодным климатом.

Грибы могут развиваться на зерновых культурах при позднем сборе урожая или перезимовавших под снегом. Алиментарный путь отравления свя-

зан с употреблением хлеба, выпеченного из фузариозного зерна, содержащего микотоксины. Отравления токсином Т-2 сопровождаются тошнотой, рвотой, некротическими изъязвлениями языка и глотки, геморрагическими воспалениями многих органов.

В странах Европы отмечается тенденция к усилению загрязнения зерна одним из самых токсичных среди трихотеценовых микотоксинов – токсином Т-2. По данным Научного объединения по вопросам, связанным с пищей (Scientific Co-operation on Questions relating to Food, SCOOP), частота его обнаружения в зерне пшеницы, ячменя, овса, ржи и кукурузы может составлять 20% [66]. Систематический анализ загрязнения токсинами Т-2 и НТ-2 отечественного продовольственного зерна кукурузы в последние 10 лет свидетельствует о широкой распространенности этих контаминантов: частота обнаружения токсина Т-2 в 2008, 2012, 2013 и 2016 гг. составляла 44, 50, 100 и 33% соответственно [44]. В России и странах Евразийского экономического союза установлен гигиенический регламент содержания токсина Т-2 в зерне и продуктах его переработки на уровне 0,1 мг/кг, не более.

Важной группой фузариотоксинов являются фумонизины, которые продуцируют в основном фитопатогенные виды *F. verticillioides* (син. *F. moniliforme*), *F. proliferatum*, часто обнаруживаемые на кукурузе. Наиболее распространены фумонизины В1, В2 и В3, из них фумонизин В1 превалирует и наиболее токсичен. Эти токсины являются этиологическими агентами эзофагальной карциномы людей, а также вызывают лейкоэнцефалопатию, массивные некрозы сердечной мышечной ткани у лошадей при использовании загрязненных кормов [48]. Кукуруза может быть совместно инфицирована *F. graminearum* и продуцентами фумонизинов. Наиболее благоприятными условиями для инфицирования *F. graminearum* является теплая и влажная погода на стадии выбрасывания нитевидных пестиков из початков кукурузы. *F. verticillioides* сильнее поражает при жаркой и сухой погоде, особенно после опыления. Облегчает инфицирование повреждение початков насекомыми. *F. proliferatum* успешнее инфицируют при меньших по сравнению с *F. verticillioides* температурах [67].

Фумонизины, наряду с ДОН, токсином Т-2 и зеараленоном, входят в группу нормируемых в пищевых продуктах фузариотоксинов.

Кроме этих микотоксинов, представители рода *Fusarium* продуцируют другие активно изучаемые токсины, загрязняющие зерно и зернопродукты и отнесенные к группе эмерджентных. Так, *F. proliferatum* кроме фумонизинов может продуцировать фузапролиферин. У часто встречающихся в некоторых регионах видов *F. poae*, *F. avenaceum* и *F. tricinctum* обнаружена способность продуцировать боверицин, энниатины и монилиформин. Авторы работы [68], проанализировав 20 распространенных видов *Fusarium*, сообщили о частой встречаемости среди грибных метаболитов фузариевой кислоты. Это вещество продуцировали изоляты видов *F. temperatum*, *F. subglutinans*, *F. musae*, *F. tricinctum*, *F. oxysporum*, *F. equiseti*, *F. sacchari*, *F. concentricum*,

F. andiyazi. Кроме того, фузариевую кислоту совместно с фумонизинами биосинтезировали *F. proliferatum*, *F. verticillioides*, *F. fujikuroi* и *F. solani*.

Авторитетным центром по сбору публикуемой информации о микотоксинах в Европейском союзе является EFSA (European Food Safety Authority), который обобщает, анализирует и периодически публикует накапливающиеся данные по оценке рисков, связанных с тем или иным микотоксином, в виде научного мнения (Scientific Opinion) в своем журнале – EFSA Journal. Публикуемая информация служит научной основой при подготовке регулирующих законов.

Определение родовой и видовой принадлежности фузариев, как и других возбудителей микотоксикозов, базируется на применении как традиционных культурально-морфологических тестов, так и методов детекции нуклеиновых кислот на основе ПЦР-анализа и секвенирования геномов *Fusarium* spp. [69–71].

Основной задачей ПЦР-тестирования является обнаружение кластеров генов, ответственных за экспрессию фумонизинов и других фузариотоксинов. Поскольку видоспецифическая идентификация не является определяющим признаком токсигенных свойств (одни и те же токсины могут вырабатываться различными видами грибов), она может служить лишь косвенным подтверждением присутствия токсигенных штаммов в исследуемых образцах продовольственного сырья [71, 72]. Наиболее информативным подходом является обнаружение и количественное определение уровней токсинпродуцирующих видов *Fusarium* spp. и их метаболитов; эти данные используют для выявления так называемых хемотипов [73].

***Penicillium* spp.**

Penicillium spp. – это аскомицеты, относящиеся к классу *Eurotiomycetes*, семейству *Trichocomaceae*. Из 250 официально признанных видов только несколько имеют полный цикл размножения, они представлены группой *Talaromyces* или *Eupenicillium*. Остальные утратили эти признаки в процессе эволюции и составляют четыре подгруппы в составе рода *Penicillium* (*Aspergilloides*, *Biverticillium*, *Penicillium* и *Furcatum*). *Biverticillium* филогенетически связаны с группой *Talaromyces*, тогда как остальные три – с *Eupenicillium* [74].

Первичным местом обитания грибов рода *Penicillium* является почва. Это весьма изменчивый и повсеместно распространенный род микромицетов, значительная часть которых устойчиво ассоциируется с пищей. Некоторые виды *Penicillium* spp. используются в производстве определенных видов сыров и мясных продуктов, включая сыры с голубой или белой плесенью, сырокопченые и сыровяленые колбасы (*Penicillium roqueforti*, *P. camamberti*, *P. glaucum* и др.). В то же время токсигенные грибы рода *Penicillium* являются загрязнителями пищевых продуктов и кормов, вызывая их порчу и контаминацию микотоксинами [75, 76].

Как и у других токсигенных микромицетов, основной риск возникновения заболеваний связан с попаданием микотоксинов *Penicillium* spp., в том

числе охратоксина А и патулина. Наиболее часто отравления обусловлены употреблением продуктов, выработанных из загрязненного и заплесневевшего сырья. Наибольший риск микотоксикозов сохраняется в странах с тропическим климатом, где отсутствует соответствующее государственное регулирование в этой области [74].

При культивировании на агаризованных питательных средах пенициллы формируют плоские бархатистые колонии, с радиальными бороздками, от серовато-зеленых до тускло-зеленых, с белой или сероватой или бледно-желтой периферической частью, могут окрашивать среду в красно-коричневый, красный, желтый, лимонно-желтый цвет. Гифы септированные, бесцветные, конидиеносцы гладкие, мутовчатые, количество метул варьиabelно. Конидии шаровидные, шероховатые или гладкие.

Penicillium spp. относятся к оппортунистическим сапрофитам, они нетребовательны к питательным субстратам, строгие аэробы, способны расти в широком диапазоне физико-химических параметров влажности, температуры, рН среды, содержания воды, солей, металлов и др. По природным источникам и месту обитания некоторые виды пенициллов избирательны: *P. expansum* развивается в яблоках, *P. digitatum* и *P. italicum* – в цитрусовых, *P. brevicompactum*, *P. chrysogenum* – в сухих кормах, *P. roqueforti* адаптированы к сырам. Это мезофильные грибы с оптимальной температурой роста 25°C, некоторые виды психротолерантны, обладают способностью расти при низких температурах, контаминируя продукты даже при холодильном хранении. Между тем несколько видов *Talaromyces* имеют аскоспоры, устойчивые к нагреванию, а потому их можно обнаружить в пастеризованных продуктах, например в фруктовых соках [40].

Penicillium spp. – это быстро растущие грибы, которые формируют большое количество экзоспор, легко распространяемых по воздуху; они – важный компонент природных биоаэрозолей, откуда могут попадать в пищевые субстраты. При определенном уровне влажности ($a_w > 0,80$) некоторые виды колонизируют различные объекты, в том числе упаковочные материалы, вызывая загрязнение и порчу продуктов [40].

По сравнению с родами *Aspergillus* и *Fusarium*, *Penicillium* являются менее токсигенными грибами, многие продуцируют токсины только в лабораторных условиях и не реализуют эти свойства в пищевых продуктах. В некоторых случаях микотоксины пенициллов не стабильны, а такие виды, как *P. roqueforti* и *P. camamberti*, не обладают способностью синтезировать вредные метаболиты, что определяет их использование в сыроделии в качестве заквасочной микрофлоры при производстве сыров типов рокфор и камамбер.

Охратоксин А и патулин, уровни которых в пищевых продуктах регулируются законодательно, являются наиболее значимыми метаболитами *Penicillium* spp.

Патулин – продукт метаболизма нескольких видов плесневых грибов, встречающихся на поверхности фруктов, во фруктовых изделиях и других

пищевых продуктах. Это вещество обладает канцерогенными и мутагенными свойствами. Среди представителей рода *Penicillium* наиболее известны продуценты *P. expansum* – возбудитель коричневой гнили в яблоках, грушах, айве, абрикосах, персиках и томатах и *P. urticae* – встречающийся иногда на этих же плодах и вызывающий гниение [4]. Анализ загрязненности пагулином производимых в Сербии фруктовых соков подтвердил его присутствие в 51,4% проб, среднее содержание токсина составило 4,3 мкг/кг, в 0,7% проб выявлено превышение МДУ – 0,05 мг/кг [77].

Охратоксин А, продуцентом которого преимущественно является *P. verruculosum*, часто обнаруживают в кукурузе, зерне ячменя, овса, риса, ржи, сорго, пшеницы, в бобах кофе и в винограде [52]. К числу других важных микотоксинов, ассоциируемых с заболеваниями от пищи, относятся цитринин, пенитрем А, циклопиазоновая и пеницилловая кислоты, ксантомегнины.

К потенциально патогенным грибам рода *Penicillium* относятся виды *P. brevicompactum*, *P. chrysogenum*, *P. citrinum*, *P. commune*, *P. decumbens*, *P. expansum*, *P. purpurogenum*, *P. rugulosum* и *P. spinulosum*. Три вида вызывают патологические процессы у животных: *P. aurantiogriseum*, *P. griseofulvum*, *P. verruculosum*. Многие из этих видов психротолерантны, их выделяют из разных видов продуктов: *P. citrinum*, *P. decumbens* и *P. spinulosum* обнаруживают в зерне, орехах, бобовых, специях, в свежих овощах; *P. brevicompactum* часто встречаются в сухих продуктах (зерно, мука), а также в мясных продуктах, в яблоках и других фруктах, хранящихся в холодильнике. *P. commune* преимущественно находят в производственных помещениях на сыродельных заводах, пенициллы этого вида вызывают плесневение и порчу сыров. *P. expansum* – основная причина порчи фруктов (яблок, клубники, винограда, персиков) и орехов.

Для выделения и культивирования грибов рода *Penicillium* используют общепотребительные агаровые среды, в том числе сусло-агар, среду Чапека, глицерин, нитратный агар, с инкубацией посевов в течение 5–7 сут при 25°C. Для идентификации используют морфологические признаки и тесты (пигментообразование, строение конидий и гиф, вторичные метаболиты), позволяющие определить родовую принадлежность, однако для подтверждения видовой специфичности их бывает недостаточно.

Трудности в оценке частоты заболеваемости, обусловленной видами *Penicillium* spp., связаны с недостатком быстрых и чувствительных методов их идентификации, поскольку традиционная диагностика по морфологическим признакам зачастую приводит к ошибкам.

Полифазный подход с применением комплекса фенотипических и генетических анализов позволяет не только подтвердить принадлежность к определенному виду, но и определить характер токсинообразования пищевых изолятов *Penicillium* spp. Для этой цели описаны и рекомендуются методики, опирающиеся на знания о последовательностях ITS-региона гДНК, поскольку

ку фундаментальные исследования в области микологии и таксономии позволили получить обширную электронную базу данных (GenBank; BOLD) об этой разнородной филогенетической группе грибов [78]. Для детекции токсигенных штаммов используют такие целевые последовательности, как гены поликетаз синтазы, полигалактуранозы и ряд других специфических ферментов, продукция которых ассоциируется с токсинообразованием у соответствующих видов *Penicillium* spp. [79–81]. Однако на данном этапе методические рекомендации по молекулярной диагностике грибов этого рода крайне недостаточны для использования в пищевой микологии.

Таким образом, большинство микромицетов – продуцентов микотоксинов способны размножаться и накапливать метаболиты в широком диапазоне условий обитания этих микроорганизмов, повсеместно распространены и адаптированы к неблагоприятным воздействиям. Поэтому создание надлежащих условий производства и хранения сельскохозяйственного сырья и вырабатываемых из него продуктов является необходимой частью системы обеспечения безопасности и снижения риска возникновения пищевых микотоксикозов. Углубленные исследования по данной проблеме позволят решить вопросы дифференцированного нормирования и гигиенической регламентации плесневых грибов и новых видов микотоксинов в продовольственном сырье и пищевых продуктах.

Литература

1. Тутельян В.А., Кравченко Л.В. Микотоксины (Медицинские и биологические аспекты). М. : Медицина, 1985. 320 с.
2. Покровский А.А., Кравченко Л.В., Тутельян В.А. Афлатоксины. М. : ВИНТИ АН СССР. Токсикология. 1977. Т. 8. 107 с.
3. Билай В.И. Пидопличко Н.М. Токсинообразующие микроскопические грибы. Киев : Наукова думка, 1970. 291 с.
4. Cousin M.A., Riley R.T., Pestka G.G. Foodborne mycotoxins: chemistry, biology, ecology and toxicology // In: Foodborne Pathogens : Microbiology and Molecular Biology. 2005. UK, Caister Academic Press. 164 p.
5. Папуниди К.Х., Трмасов М.Я., Фисинин В.И., Никитин А.И., Семёнов Э.И. Микотоксины (в пищевой цепи). Издание второе, переработанное и дополненное. Казань : ФЦТРБ-ВНИВИ, 2017. 188 с.
6. Кравченко Л.В., Тутельян В.А. Биобезопасность. Микотоксины – природные контаминанты пищи // Вопросы питания. 2005. Т. 74, № 3. С. 3–13.
7. Alshannaq A., Yu J.-H. Occurrence, Toxicity, and Analysis of Major Mycotoxins in Food // Int. J. Environ. Res. Public Health. 2017. Vol. 14. P. 632.
8. Richard J.L. Some major mycotoxins and their mycotoxicoses – An overview // International Journal of Food Microbiology. 2007. Vol. 119. PP. 3–10.
9. Egmond H.P. van, Schothorst R.C., Jonker M.A. Regulations relating to mycotoxins in food // Analytical and Bioanalytical Chemistry. 2007. Vol. 389. PP. 147–157. doi: [10.1007/s00216-007-1317-9](https://doi.org/10.1007/s00216-007-1317-9)
10. Gruber-Dorninger C., Novak B., Nagl V., Berthiller F. Emerging Mycotoxins: Beyond Traditionally Determined Food Contaminants // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2017. Vol. 65, № 33. PP. 7052–7070.

11. Marroquín-Cardona A.G., Johnson N.M., Phillips T.D. Hayes A.W. Mycotoxins in a changing global environment – A review // Food and Chemistry Toxicology. 2014. Vol. 69. PP. 220–230. doi: <https://doi.org/10.1016/j.fct.2014.04.025>
12. Medina A., Rodríguez A., Magan N. Climate change and mycotoxigenic fungi: impacts on mycotoxin production // Current Opinion in Food Science. 2015. Vol. 5. PP. 99–104. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2015.11.002>
13. Jestoi M. Emerging *Fusarium* – Mycotoxins Fusaproliferin, Beauvericin, Enniatins, And Moniliformin – A Review // Critical Reviews in Food Science and Nutrition. 2008. Vol. 48, № 1. PP. 21–49. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/10408390601062021>
14. Zinedine A., Fernandez-Franzon M., Manes J., Manyes L. Multi-mycotoxin contamination of couscous semolina commercialized in Morocco // Food Chemistry. 2017. Vol. 214. PP. 440–446.
15. Juan C., Covarelli L., Beccari G., Colasante V., Manes J. Simultaneous analysis of twenty-six mycotoxins in durum wheat grain from Italy // Food Control. 2016. Vol. 62. PP. 322–329.
16. Fraeyman S., Croubels S., Devreese M., Antonissen G. Emerging *Fusarium* and *Alternaria* Mycotoxins : Occurrence, Toxicity and Toxicokinetics // Toxins. 2017. Vol. 9. PP. 228–257. doi: <https://doi.org/10.3390/toxins9070228>
17. Serrano A.B., Capriotti A.L., Cavaliere C., Piovesana S., Samperi R., Ventura S., Laganà A. Development of a Rapid LC-MS/MS Method for the determination of emerging *Fusarium* mycotoxins enniatins and beauvericin in human biological fluids // Toxins. 2015. Vol. 7. PP. 3554–3571. doi: <https://doi.org/10.3390/toxins7093554>
18. Varga E., Wiesenberger G., Hametner C., Ward T.J., Dong Y., Schöffbeck D., McCormick S., Broz K., Stücker R., Schuhmacher R., Krska R., Kistler H.C., Berthiller F., Adam G. New tricks of an old enemy: isolates of *Fusarium graminearum* produce a type A trichothecene mycotoxin // Environ. Microbiol. 2015. Vol. 17. PP. 2588–2600. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/1462-2920.12718>
19. Lofgren L., Riddle J., Dong Y., Kuhnem P.R., Cummings J.A., Del Ponte E.M., Bergstrom G.C., Kistler H.C. A high proportion of NX-2 genotype strains are found among *Fusarium graminearum* isolates from northeastern New York State // Eur. J. Plant Pathol. 2018. doi: <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1314-6>
20. O'Donnell K., Rooney A.P., Proctor R.H., Brown D.W., McCormick S.P., Ward T.J., Frandsen R.J.N., Rehner S.A. Phylogenetic analyses of RPB1 and RPB2 support a middle Cretaceous origin for a clade comprising all agriculturally and medically important fusaria // Fungal Genetics and Biology. 2013. Vol. 52. PP. 20–31.
21. Leggieri M.C., Decontardi S., Bertuzzi T., Pietri A., Battilani P. Modeling growth and toxin production of toxigenic fungi signaled in cheese under different temperature and water activity regimes // Toxins. 2017. Vol. 9, № 1. PP. 4–21.
22. Perrone G., Gallo A., Susca A. *Aspergillus* // In: Molecular Detection of Foodborne Pathogens, edited by Dongyou L., CRC Press, Taylor & Francis Group, USA. 2010. 879 p.
23. Levasseur-Garcia C. Updated Overview of Infrared Spectroscopy Methods for Detecting Mycotoxins on Cereals (Corn, Wheat, and Barley) // Toxins. 2018. Vol. 10, № 1. PP. 3–51. doi: [10.3390/toxins10010038](https://doi.org/10.3390/toxins10010038)
24. Mayer Z., Bagnara A., Farber P., Geisen R. Quantification of the copy number of *nor-1*, a gene of the aflatoxin biosynthetic pathway by real-time PCR, and its correlation to the cfu of *Aspergillus flavus* in foods // International Journal of Food Microbiology. 2003. Vol. 82, № 2. PP. 143–151.
25. Mayer Z., Farber P., Geisen R. Monitoring the production of aflatoxin B1 in wheat by measuring the concentration of *nor-1* mRNA // Applied and Environmental Microbiology. 2003. Vol. 69, № 2. PP. 1154–1158.
26. European Food Safety Authority. EFSA on Contaminants in the Food Chain (CONTAM): Scientific Opinion on the risks for animal and public health related to the presence of *Alternaria* toxins in feed and food // EFSA Journal. 2011. Vol. 9, № 10. PP. 2407–2504. doi: doi.org/10.2903/j.efsa.2011.2407. URL: www.efsa.europa.eu/efsajournal.

27. Liu D. Pruettt S.B., Coyne C. *Alternaria* // In: Molecular Detection of Foodborne Pathogens, edited by Dongyou L., CRC Press, Taylor & Francis Group. USA. 2010. 879 p.
28. Ганнибал Ф.Б. Виды рода *Alternaria*, обнаруженные в России и на некоторых соседних территориях // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49, № 6. С. 374–385.
29. Solfrizzo M. Recent advances on *Alternaria* mycotoxins // Current Opinion in Food Science. 2017. Vol. 17. PP. 57–61. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2017.09.012>
30. Müller M.E.H., Korn U. *Alternaria* mycotoxins in wheat – A 10 years survey in the Northeast of Germany // Food Control. 2013. Vol. 34, № 1. PP. 191–197.
31. Romano C., Vanzi L., Massi D., Difonzo E.M. Subcutaneous alternariosis // Mycoses. 2005. Vol. 48, № 6. PP. 408–412.
32. Robertshaw H., Higgins E. Cutaneous infection with *Alternaria tenuissima* in an immunocompromised patient // British Journal of Dermatology. 2005. Vol. 153, № 5. PP. 1047–1049.
33. Sood N., Gughani H.C., Guarro J., Palival-Joshi A., Vijayan V.K. Subcutaneous phaeohyphomycosis caused by *Alternaria alternata* in an immunocompetent patient // International Journal of Dermatology. 2007. Vol. 46, № 4. PP. 412–413. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-4632.2006.03053.x>
34. López P., Venema D., Rijk T., Kok A., Scholten J.M., Hans G.J., Nijs M.M. Occurrence of *Alternaria* toxins in food products in the Netherlands // Food Control. 2016. Vol. 60. PP. 196–204.
35. Hickert S., Bergmann M., Ersen S., Cramer B., Hump H.-U. Survey of *Alternaria* toxin contamination in food from the German market, using a rapid HPLC-MS/MS approach // Mycotoxin Research. 2016. Vol. 32, № 1. PP. 7–18.
36. Walravens J., Micula H., Rychlik M., Asam S., Devos T., Ediage E.N., Mavungu J.D.D., Jacxsens L., Van Landschoot A., Vanhaecke L., De Saeger S. Validated UPLC-MS/MS methods to quantitate free and conjugated *Alternaria* toxins in commercially available tomato products and fruit and vegetable juices in Belgium // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2016. Vol. 64, № 24. PP. 5101–5109. doi: <http://doi: 10.1021/acs.jafc.6b01029>
37. Iram S., Ahmad I. Analysis of variation in *Alternaria alternata* by pathogenicity and RAPD study // Polish Journal of Microbiology. 2005. Vol. 54, № 1. PP. 13–19.
38. Andersen B., Smedsgaard J., Jørring I., Skouboe P., Pedersen L.H. Real-time PCR quantification of the AM-toxin gene and HPLC qualification of toxigenic metabolites from *Alternaria* species from apples // Int. J. Food Microbiol. 2006. Vol. 111, № 2. PP. 105–111.
39. Технический регламент Таможенного союза «О безопасности пищевых добавок, ароматизаторов и технологических вспомогательных средств» (ТР ТС 029/2012). URL: http://www.eurasiancommission.org/ru/act/txnreg/deptexreg/tr/Documents/P_58.pdf
40. Andersen B., Thrane U. Foodborne fungi in fruit and cereals and their production of mycotoxins // Advances in Food Mycology. N.Y., 2006. PP. 137–152.
41. Воробьев А.А. Микробиология и иммунология / под ред. А.А. Воробьева. М. : Медицина, 1999. 464 с.
42. Varga J., Juhasz A., Kevei F., Kozakiewich Z. Molecular diversity of agriculturally important *Aspergillus* species // European Journal of Plant Pathology. 2004. Vol. 110. PP. 627–640.
43. Kensler T.W., Roebuck B.D., Wogan G.N., Groopman J.D. Aflatoxin: a 50-year odyssey of mechanistic and translational toxicology // Toxicology Sciences. 2011. Vol. 120. Suppl. 1 PP. 28–48.
44. Седова И.Б., Захарова Л.П., Киселева М.Г., Чалый З.А., Тутельян В.А. Фузариотоксины и афлатоксин В₁ в продовольственном зерне кукурузы в Российской Федерации // Научные труды Северо-Кавказского федерального федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2018. Т. 21. С. 129–137.

45. RASFF Annual Report 2016, European Union, 2017. 64 p. URL: https://ec.europa.eu/food/sites/food/files/safety/docs/rasff_annual_report_2016.pdf
46. RASFF Preliminary Annual Report 2017, European Union, 2018. 58 p. URL: https://ec.europa.eu/food/sites/food/files/safety/docs/rasff_annual_report_2017.pdf
47. Gul O., Dervisoglu M. Occurrence of Aflatoxin M1 in vacuum packed kashar cheeses in Turkey // International Journal of Food Properties. 2014. Vol. 17, № 2. PP. 273–282. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/10942912.2011.631247>
48. Taniwaki M.H., Dender A.G.F. van. Occurrence of toxigenic molds in Brazilian cheeses // Journal of Food Protection. 1992. Vol. 55, № 3. PP. 187–191.
49. Malir F., Ostry V., Pfohl-Leszkowicz A., Malir J., Jakub T. Ochratoxin A: 50 Years of Research // Toxins. 2016. Vol. 8, № 7. P. 191. doi: <http://doi:10.3390/toxins8070191>
50. Седова И.Б., Киселева М.Г., Чалый З.А., Аксенов И.В., Захарова Л.П., Тутьельян В.А. Анализ результатов мониторинга загрязнения микотоксинами продовольственного зерна урожаев 2005–2016 гг. // Успехи медицинской микологии. 2018. Т. 19. С. 329–330.
51. Аксенов И.В. Изучение содержания микотоксина охратоксина А в виноградных винах // Вопросы питания. 2018. Т. 87, № 5. Приложение. С. 174.
52. European Food Safety Authority. Opinion of the Scientific panel on contaminants in the Food Chain of the EFSA on the request from the Commission related to ochratoxin A in food // EFSA Journal. 2006. Vol. 365. PP. 1–56.
53. Morello L.G., Sartori D., Oliveiro Martinez A.L. de, Vieira M.L.C., Taniwaki M.H., Pelegrinelli Fungaro M.H. Detection and quantification of *Aspergillus westerdijkiae* in coffee beans based on selective amplification of β -tubulin gene by using real-time PCR // International Journal of Food Microbiology. 2007. Vol. 119, № 3. PP. 270–276.
54. Sartori D., Furlaneto M.C., Martins M.K., Ferreira de Paula M.R., Pizzirani-Kleiner A.A., Taniwaki M.H., Pelegrinelli Fungaro M.H. PC method for the detection of potential ochratoxin-producing *Aspergillus* species in coffee beans // Research in Microbiology. 2006. Vol. 157, № 4. PP. 350–354. doi: <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2005.09.008>
55. Rodríguez A., Rodríguez M., Luque M.I., Justesen A.F., Córdoba J.J. Quantification of ochratoxin A-producing molds in food products by SYBR Green and TaqMan real-time PCR methods // International Journal of Food Microbiology. 2011. Vol. 149, № 3. PP. 226–235.
56. Стахеев А.А., Самохвалова Л.В., Рязанцев Д.Ю., Завриев С.К. Молекулярно-генетические методы в исследовании таксономии и специфической идентификации токсинпродуцирующих грибов рода *Fusarium*: успехи и проблемы // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51, № 3. С. 275–284.
57. Stakheev A.A., Ryazantsev D.Yu., Gagkaeva T.Yu., Zavriev S.K. PCR detection of *Fusarium* fungi with similar profiles of the produced mycotoxins // Food Control. 2011. Vol. 22. PP. 462–468.
58. Waalwijk C. Quantitative detection of *Fusarium spp.* and its correlation with fumonisin content in maize from South African subsistence farmers // World Mycotoxin Journal. 2008. Vol. 1, № 1. PP. 39–47.
59. Минаева Л.П., Короткевич Ю.В., Захарова Л.П., Седова И.Б., Шевелева С.А. Прямое определение продуцентов Т-2 и НТ-2 микотоксинов – грибов рода *Fusarium* в продовольственном зерне методом ПЦР (Сообщение 2) // Вопросы питания. 2013. Т. 82, № 4. С. 48–54.
60. Moss M.O., Thrane U. *Fusarium* taxonomy with relation to trichothecene formation // Toxicology Letters. 2004. Vol. 153. PP. 23–28.
61. Соколова Г.Д. Внутривидовое разнообразие фитопатогенного гриба *Fusarium graminearum* // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49, № 2. С. 71–79.
62. Gale L.R., Harrison S.A., Ward T.J., O'Donnell K., Milus E.A., Gale S.W., Kistler H.C. Nivalenol-type populations of *Fusarium graminearum* and *F. asiaticum* are prevalent on wheat in Southern Louisiana // Phytopathology. 2011. Vol. 101. PP. 124–134.

63. Kongkapan J., Polapothep A., Owen H. and Giorgi M. A brief overview of our current understanding of nivalenol: A growing potential danger yet to be fully investigated // Israel Journal of Veterinary Medicine. 2016. Vol. 71, № 1. PP. 3–9.
64. Vanheule A., De Boevre M., Moretti A., Scaufflaire J., Munaut F., De Saeger S., Bekaert B., Haesaert G., Waalwijk C., van der Lee T., Audenaert K. Genetic Divergence and Chemotype Diversity in the *Fusarium* Head Blight Pathogen *Fusarium poae* // Toxins. 2017. Vol. 9, № 9. E255.
65. Kelly A., Proctor R.H., Belzile F., Chulze S.N., Clear R.M., Cowger C., Elmer W., Lee T., Obanor F., Waalwijk C., Ward T.J. The geographic distribution and complex evolutionary history of the NX-2 trichothecene chemotype from *Fusarium graminearum* // Fungal Genet. Biol. 2016. Vol. 95. PP. 39–48. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2016.08.003>
66. SCOOP Task 3.2.10, 2003 Collection of occurrence data of *Fusarium* toxins in food and assessment of dietary intake by the population of EU Member States <http://europa.eu/int/comm/food/fs/scoop/task3210.pdf>; Scientific Committee on Food, 2005. Opinion on *Fusarium* Toxins, Part 5: T-2 toxin and HT-2 toxin. URL: <http://europa.eu.int/comm/food/fs/sc/out88-en.pdf>
67. Ferrigo D., Raiola A., Causin R. *Fusarium* toxins in cereals: occurrence, legislation, factors promoting the appearance and their management // Molecules. 2016. Vol. 21, № 5. E627.
68. Shi W., Tan Y., Wang S., Gardiner D.M., De Saeger S., Liao Y., Wang C., Fan Y., Wang Z., Wu A. Mycotoxigenic potentials of *Fusarium* species in various culture matrices revealed by mycotoxin profiling // Toxins. 2017. Vol. 9, № 6. E6. doi: [10.3390/toxins9010006](https://doi.org/10.3390/toxins9010006)
69. Gavrilova O., Skritnik A., Gagkaeva T. Identification and characterization of spontaneous auxotrophic mutants in *Fusarium langsethiae* // Microorganisms. 2017. Vol. 5. E14. doi: [10.3390/microorganisms502001](https://doi.org/10.3390/microorganisms502001)
70. Stakheev A., Khairulina D.R., Zavriev S.K. Four-locus phylogeny of *Fusarium avenaceum* and related species and their species-specific identification based on partial phosphate permease gene sequences // Int. J. Food Microbiol. 2016. Vol. 225. PP. 27–37.
71. Минаева Л.П., Короткевич Ю.В., Шевелева С.А. Ускоренный метод определения зараженности продовольственного зерна грибами рода *Fusarium* и их видовой идентификации (Сообщение 1) // Вопросы питания. 2013. Т. 82, № 3. С. 61–66.
72. Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Орина А.С., Казарцев И.А., Ганнибал Ф.Б. Сравнение методов выявления в зерне токсинопродуцирующих грибов рода *Fusarium* // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51, № 5. С. 292–298.
73. Стахеев А.А., Звездина Ю.К., Микитюк О.Д., Завриев С.К. Изучение токсинообразования и полиморфизма трихотеценовых генов у грибов рода *Fusarium* российских коллекций // Успехи медицинской микологии. 2018. Т. 19. С. 337–343.
74. Dupont J. *Penicillium* // Molecular Detection of Foodborne Pathogens, edited by Dongyou L., CRC Press. Taylor & Francis Group, USA. 2010. 879 p.
75. Громовых Т.И., Кузнецова Л.С., Жилинская Н.В., Лушина К.В. Оценка фунгицидной активности штаммов базидиомцетов в отношении индукторов плесневения пищевых продуктов грибами из рода *Penicillium* Link // Проблемы медицинской микологии. 2014. Т. 16, № 1. С. 40–45.
76. Кузнецова Л.С., Михеева Н.В., Казакова Е.В., Озерская С.М., Иванушкина Н.Е. Состав плесневых грибов, поражающих поверхность мясной продукции // Мясная индустрия. 2009. № 3. С. 28–30.
77. Torović L., Dimitrov N., Lopes A., Martins C., Alvito P., Assunção R. Patulin in fruit juices: occurrence, bioaccessibility, and risk assessment for Serbian population // Food Additives & Contaminants: Part A. 2018. Vol. 35, № 5. PP. 985–995. doi: <https://doi.org/10.1080/19440049.2017.1419580>
78. Ratnasingham S., Hebert P.D. BOLD: The Barcode of Life Data System // Molecular Ecology Notes. 2007. Vol. 7, № 3. PP. 335–364.

79. Luque M.I., Córdoba J.J., Rodríguez A., Núñez F., Andrade M.A. Development of a PCR protocol to detect ochratoxin A producing moulds in food products // *Food Control*. 2013. Vol. 29, № 1. PP. 270–278. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2012.06.023>
80. Paterson R.R. Identification and quantification of mycotoxigenic fungi by PCR // *Process Biochemistry*. 2006. Vol. 41, № 7. PP. 1467–1474.
81. Atoui A., Khoury A.I., Kallassy M., Lebrhi A. Quantification of *Fusarium graminearum* and *Fusarium culmorum* by real-time PCR system and zearalenone assessment in maize // *International Journal of Food Microbiology*. 2012. Vol. 154, № 1–2. PP. 59–65.

Поступила в редакцию 23.07.2018 г.; повторно 25.09.2018 г.; 01.02.2019 г.
принята 15.02.2019 г.; опубликована 21.03.2019 г.

Авторский коллектив:

Ефимочкина Наталья Рамазановна – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории биобезопасности и анализа нутримикробиома, ФГБУН «ФИЦ питания и биотехнологии» (Россия, 109240, г. Москва, Устьинский проезд, дом 2/14).

E-mail: karlikanova@ion.ru

Седова Ирина Борисовна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории энзимологии питания ФГБУН «ФИЦ питания и биотехнологии» (Россия, 109240, г. Москва, Устьинский проезд, дом 2/14).

E-mail: isedova1977@mail.ru

Шевелева Светлана Анатольевна – д-р мед. наук, зав. лабораторией биобезопасности и анализа нутримикробиома ФГБУН «ФИЦ питания и биотехнологии» (Россия, 109240, г. Москва, Устьинский проезд, дом 2/14).

E-mail: sheveleva@ion.ru

Тутельян Виктор Александрович – академик РАН, профессор, научный руководитель ФГБУН «ФИЦ питания и биотехнологии» (Россия, 109240, г. Москва, Устьинский проезд, дом 2/14).

E-mail: tutelyan@ion.ru

For citation: Efimochkina NR, Sedova IB, Sheveleva SA, Tutelyan VA. Toxigenic properties of mycotoxin-producing fungi. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:6-33. doi: 10.17223/19988591/45/1 In Russian, English Summary

Natalia R. Efimochkina, Irina B. Sedova, Svetlana A. Sheveleva, Viktor A. Tutelyan

Federal Research Center for Nutrition, Biotechnology and Food Safety, Moscow, Russian Federation

Toxigenic properties of mycotoxin-producing fungi

Microscopic fungi that infect plants during the growing season and agricultural products during storage can get into food and animal feed and pollute them with their toxic metabolites – mycotoxins. The species composition and proportion of each species in the complex of fungi may vary with changes in growing or storage conditions, which is accompanied by changes in the spectrum of mycotoxins. In addition to known and controlled pollutants of this kind, the levels of previously unaccounted toxic fungal metabolites may increase, requiring a further study and assessment of the risk of their occurrence in food. The review is devoted to the consideration of fungi from the genera *Fusarium*, *Aspergillus* and *Penicillium*, whose representatives can produce mycotoxins both already regulated in plant products and predicted. The review also includes species *Alternaria* spp., the study of which revealed a frequent occurrence and a wide range of produced toxic metabolites, not yet normalized in food.

Most mycotoxic fungi can multiply and accumulate toxic metabolites in a wide range of habitats of these microorganisms. We showed that microorganisms are extremely widespread in nature, and under favorable conditions with high humidity

and optimal temperature (See Table 1) can affect various food products, animal feed and vegetable resources causing significant economic damage. Since it is difficult to identify toxin-producing fungi contaminating different substrates including food products and animal feed, mycotoxinology studies are conducted in accordance with a strict procedure including detection of species composition of fungi and their distribution by geographical zones, and determination of substrates contaminated with mycotoxins, as well as the composition of mycotoxins and the mechanism of their action on humans and animals.

The paper presents data on the properties of toxigenic fungi of the genera *Aspergillus*, *Alternaria*, *Fusarium* and *Penicillium*, the most important from the point of view of food and animal feed safety. A special attention is paid to the problem of detecting producers of emerging mycotoxins among these fungi (See Table 2), which include fusaproliferin, beauvericin, enniatins, moniliformin, tenuazonic acid, tentoxin, alternariol and its methyl ether, mycophenolic acid, citrinin, fusaric acid, sterigmatocystin, emodin and asperglaucid (Gruber-Dorninger C et al., 2017, Jestoi M, 2008, Fraeyman S et al., 2017, Serrano AB, 2015).

The review discusses the problems and prospects of applying the methods of DNA-identification of toxigenic fungi, touched upon in works of Gagkaeva TYu et al., 2017, Stakheev AA et al., 2018, Dupont J, 2010, Gromovykh TI et al., 2014, Rodríguez A et al., 2011. We enumerate the difficulties that prevent a widespread introduction of PCR- diagnostics including the specifics of fungal DNA extraction, peculiarities of qualitative PCR for multinuclear cells of filamentous fungi, and the necessity to differentiate inactivated and viable mold forms. We showed that molecular methods of micromycete identification should be improved in order to search for target DNA sequences and markers which correlate with mycotoxigenic strains in the studied substrate. An important part of the research was to identify mycotoxin biosynthesis genes and evaluate their expression. Selection and improvement of DNA methods of food control for toxigenic fungi are needed for adequate risk evaluation of food contamination with mycotoxins, ensuring its safety and preventing mycotoxicosis.

The paper contains 2 Tables and 81 References.

Key words: microscopic fungi; *Fusarium*; *Alternaria*; *Aspergillus*; *Penicillium*; mycotoxins; food products.

Funding: This work was supported by the Russian Science Foundation (Grant No 18-16-00077).

References

1. Tutelyan VA, Kravchenko LV. Mikotoksiny (Meditsinskie i biologicheskie aspekty) [Mycotoxins (Medical and biological aspects)]. Moscow: Meditsina Publ.; 1985. 320 p. In Russian
2. Pokrovskiy AA, Kravchenko LV, Tutelyan VA. Aflatoksiny [Aflatoxins]. Moscow: VINITI AN SSSR Toksikologiya Publ.; 1977. Vol. 8. 107 p. In Russian
3. Bilay VI, Pidoplichko NM. Toksinoobrazuyushchie mikroskopicheskie griby [Toxin-forming microscopic fungi]. Kiev: Naukova Dumka Publ.; 1970. 291 p. In Russian
4. Cousin MA, Riley RT, Pestka GG. Foodborne mycotoxins: chemistry, biology, ecology and toxicology. In: *Foodborne Pathogens: Microbiology and Molecular Biology*. Fratamico PM, Bhunia AK and Smith JL, editors. Norfolk, UK: Caister Academic Press; 2005. pp. 163-226.
5. Papunidi KKh, Tremasov MYa, Fisinin VI, Nikitin AI, Semenov EI. Mikotoksiny (v pishchevoy tsepi) [Mycotoxins (in food chain)]. 2nd ed. Kazan': FTsTRB-VNIVI Publ.; 2017. 188 p. In Russian

6. Kravchenko LV, Tutelyan VA. Biosafety. Mycotoxins are natural food contaminants. *Voprosy pitaniya = Problems of Nutrition*. 2005;74(3):3-13.
7. Alshannaq A, Yu J-H. Occurrence, toxicity, and analysis of major mycotoxins in food. *Int J Environ Res Public Health*. 2017;14:E632. doi: [10.3390/ijerph14060632](https://doi.org/10.3390/ijerph14060632)
8. Richard JL. Some major mycotoxins and their mycotoxicoses - An overview. *Int J Food Microbiol*. 2007;119:3-10. doi: [10.1016/j.ijfoodmicro.2007.07.019](https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2007.07.019)
9. van Egmond HP, Schothorst RC, Jonker MA. Regulations relating to mycotoxins in food. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*. 2007;389:147-157. doi: [10.1007/s00216-007-1317-9](https://doi.org/10.1007/s00216-007-1317-9)
10. Gruber-Dorninger C, Novak B, Nagl V, Berthiller F. Emerging mycotoxins: Beyond traditionally determined food contaminants. *J Agric Food Chem*. 2017;65(33):7052-7070. doi: [10.1021/acs.jafc.6b03413](https://doi.org/10.1021/acs.jafc.6b03413)
11. Marroquín-Cardona AG, Johnson NM, Phillips TD, Hayes AW. Mycotoxins in a changing global environment. *Food and Chemistry Toxicology*. 2014;69:220-230. doi: [10.1016/j.fct.2014.04.025](https://doi.org/10.1016/j.fct.2014.04.025)
12. Medina A, Rodríguez A, Magan N. Climate change and mycotoxigenic fungi: impacts on mycotoxin production. *Current Opinion in Food Science*. 2015;5:99-104. doi: [10.1016/j.cofs.2015.11.002](https://doi.org/10.1016/j.cofs.2015.11.002)
13. Jestoi M. Emerging Fusarium - mycotoxins fusaproliferin, beauvericin, enniatins, and moniliformin. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2008;48(1):21-49. doi: [10.1080/10408390601062021](https://doi.org/10.1080/10408390601062021)
14. Zinedine A, Fernandez-Franzon M, Manes J, Manyes L. Multi-mycotoxin contamination of couscous semolina commercialized in Morocco. *Food Chemistry*. 2017;214:440-446. doi: [10.3390/toxins9070228](https://doi.org/10.3390/toxins9070228)
15. Juan C, Covarelli L, Beccari G, Colasante V, Manes J. Simultaneous analysis of twenty-six mycotoxins in durum wheat grain from Italy. *Food Control*. 2016;62:322-329. doi: [10.1016/j.foodcont.2015.10.032](https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2015.10.032)
16. Fraeyman S, Croubels S, Devreese M, Antonissen G. Emerging *Fusarium* and *Alternaria* mycotoxins: Occurrence, toxicity and toxicokinetics. *Toxins*. 2017;9:228-257. doi: [10.3390/toxins9070228](https://doi.org/10.3390/toxins9070228)
17. Serrano AB, Capriotti AL, Cavaliere C, Piovesana S, Samperi R, Ventura S, Laganà A. Development of a Rapid LC-MS/MS Method for the determination of emerging *Fusarium* mycotoxins enniatins and beauvericin in human biological fluids. *Toxins*. 2015;7:3554-3571. doi: [10.3390/toxins7093554](https://doi.org/10.3390/toxins7093554)
18. Varga E, Wiesenberger G, Hametner C, Ward TJ, Dong Y, Schöfbeck D, McCormick S, Broz K, Stückler R, Schuhmacher R, Krska R, Kistler HC, Berthiller F, Adam G. New tricks of an old enemy: Isolates of *Fusarium graminearum* produce a type A trichothecene mycotoxin. *Environ Microbiol*. 2015;17:2588-2600. doi: [10.1111/1462-2920.12718](https://doi.org/10.1111/1462-2920.12718)
19. Lofgren L, Riddle J, Dong Y, Kuhnem PR, Cummings JA, Del Ponte EM, Bergstrom GC, Kistler HC. A high proportion of NX-2 genotype strains are found among *Fusarium graminearum* isolates from northeastern New York State. *Eur J Plant Pathol*. 2018;150(3):791-796. doi: [10.1007/s10658-017-1314-6](https://doi.org/10.1007/s10658-017-1314-6)
20. O'Donnell K, Rooney AP, Proctor RH, Brown DW, McCormick SP, Ward TJ, Frandsen RJN, Rehner SA. Phylogenetic analyses of RPB1 and RPB2 support a middle Cretaceous origin for a clade comprising all agriculturally and medically important fusaria. *Fungal Genetics and Biology*. 2013;52:20-31. doi: [10.1016/j.fgb.2012.12.004](https://doi.org/10.1016/j.fgb.2012.12.004)
21. Leggieri MC, Decontardi S, Bertuzzi T, Pietri A, Battilani P. Modeling growth and toxin production of toxigenic fungi signaled in cheese under different temperature and water activity regimes. *Toxins*. 2017;9(1):4-21. doi: [10.3390/toxins9010004](https://doi.org/10.3390/toxins9010004)
22. Perrone G, Gallo A, Susca A. *Aspergillus*. In: *Molecular Detection of Foodborne Pathogens*. Dongyou L, editor. USA: CRC Press, Taylor & Francis Group Publ.; 2010. 879 p.

23. Levasseur-Garcia C. Updated overview of infrared spectroscopy methods for detecting mycotoxins on cereals (corn, wheat, and barley). *Toxins*. 2018;10(1):3-51. doi: [10.3390/toxins10010038](https://doi.org/10.3390/toxins10010038)
24. Mayer Z, Bagnara A, Farber P, Geisen R. Quantification of the copy number of *nor-1*, a gene of the aflatoxin biosynthetic pathway by real-time PCR, and its correlation to the cfu of *Aspergillus flavus* in foods. *Int J Food Microbiol*. 2003;82(2):143-151.
25. Mayer Z, Farber P, Geisen R. Monitoring the production of aflatoxin B1 in wheat by measuring the concentration of *nor-1* mRNA. *Appl Environ Microbiol*. 2003;69(2):1154-1158. doi: [10.1128/AEM.69.2.1154-1158.2003](https://doi.org/10.1128/AEM.69.2.1154-1158.2003)
26. European Food Safety Authority. EFSA on Contaminants in the Food Chain (CONTAM): Scientific Opinion on the risks for animal and public health related to the presence of *Alternaria* toxins in feed and food. *EFSA Journal*. 2011;9(10):2407-2504. doi: [10.2903/j.efsa.2011.2407](https://doi.org/10.2903/j.efsa.2011.2407)
27. Liu D, Pruett SB, Coyne C. *Alternaria*. In: *Molecular Detection of Foodborne Pathogens*. Dongyou L, editor. USA: CRC Press, Taylor & Francis Group Publ.; 2010. 879 p.
28. Gannibal PhB. Species of the genus *Alternaria* revealed in Russia and some neighboring territories. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2015;49(6):374-385. In Russian, English Summary
29. Solfrizzo M. Recent advances on *Alternaria* mycotoxins. *Current Opinion in Food Science*. 2017;17:57-61. doi: [10.1016/j.cofs.2017.09.012](https://doi.org/10.1016/j.cofs.2017.09.012)
30. Müller MEH, Korn U. *Alternaria* mycotoxins in wheat - A 10 years survey in the Northeast of Germany. *Food Control*. 2013;34(1):191-197.
31. Romano C, Vanzi L, Massi D, Difonzo EM. Subcutaneous alternariosis. *Mycoses*. 2005;48(6):408-412. doi: [10.1016/j.foodcont.2013.04.018](https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2013.04.018)
32. Robertshaw H, Higgins E. Cutaneous infection with *Alternaria tenuissima* in an immunocompromised patient. *British J Dermatology*. 2005;153(5):1047-1049. doi: [10.1111/j.1365-2133.2005.06833.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2133.2005.06833.x)
33. Sood N, Gugnani HC, Guarro J, Palival-Joshi A, Vijayan VK. Subcutaneous phaeohyphomycosis caused by *Alternaria alternata* in an immunocompetent patient. *Int J Dermatology*. 2007;46(4):412-413. doi: [10.1111/j.1365-4632.2006.03053.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-4632.2006.03053.x)
34. López P, Venema D, Rijk T, Kok A, Scholten JM, Hans GJ, Nijs MM. Occurrence of *Alternaria* toxins in food products in the Netherlands. *Food Control*. 2016;60:196-204.
35. Hickert S, Bergmann M, Ersen S, Cramer B, Hump H-U. Survey of *Alternaria* toxin contamination in food from the German market, using a rapid HPLC-MS/MS approach. *Mycotoxin Research*. 2016;32(1):7-18. doi: [10.1007/s12550-015-0233-7](https://doi.org/10.1007/s12550-015-0233-7)
36. Walravens J, Micula H, Rychlik M, Asam S, Devos T, Ediage EN, Mavungu JDD, Jacxsens L, Van Landschoot A, Vanhaecke L, De Saeger S. Validated UPLC-MS/MS methods to quantitate free and conjugated *Alternaria* toxins in commercially available tomato products and fruit and vegetable juices in Belgium. *J Agric Food Chem*. 2016;64(24):5101-5109. doi: [10.1021/acs.jafc.6b01029](https://doi.org/10.1021/acs.jafc.6b01029)
37. Iram S, Ahmad I. Analysis of variation in *Alternaria alternata* by pathogenicity and RAPD study. *Polish J Microbiol*. 2005;54(1):13-19.
38. Andersen B, Smedsgaard J, Jørring I, Skouboe P, Pedersen LH. Real-time PCR quantification of the AM-toxin gene and HPLC qualification of toxigenic metabolites from *Alternaria* species from apples. *Int J Food Microbiol*. 2006;111(2):105-111. doi: [10.1016/j.ijfoodmicro.2006.04.021](https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2006.04.021)
39. *Tekhnicheskij reglament Tamozhennogo soyuza «O bezopasnosti pishchevykh dobavok, aromatizatorov i tekhnologicheskikh vspomogatel'nykh sredstv»* (TR TS 029/2012) [Technical regulations of the Customs Union “On the safety of food additives, flavorings and technological auxiliary means” (TR CU 029/2012). [Electronic resource]. Available at: http://www.eurasiancommission.org/ru/act/teknreg/deptexreg/tr/Documents/P_58.pdf (assessed at 20.07.2012)

40. Andersen B, Thrane U. Foodborne fungi in fruit and cereals and their production of mycotoxins. In: *Advances in Food Mycology*. Hocking AD, Pitt JI, Samson RA and Thrane U, editors. New York: Springer Publ.; 2006. pp. 137-152.
41. Vorob'ev AA. Mikrobiologiya i immunologiya [Microbiology and immunology]. Vorob'ev AA, editor. Moscow: Meditsina Publ.; 1999. 464 p. In Russian
42. Varga J, Juhasz A, Kevei F, Kozakiewich Z. Molecular diversity of agriculturally important *Aspergillus* species. *European J Plant Pathology*. 2004;110:627-640. doi: [10.1023/B:EJPP.0000032402.36050.df](https://doi.org/10.1023/B:EJPP.0000032402.36050.df)
43. Kensler TW, Roebuck BD, Wogan GN, Groopman JD. Aflatoxin: A 50-year odyssey of mechanistic and translational toxicology. *Toxicology Sciences*. 2011;120(Suppl. 1):28-48. doi: [10.1093/toxsci/kfq283](https://doi.org/10.1093/toxsci/kfq283)
44. Sedova IB, Zakharova LP, Kiseleva MG, Chaly ZA, Tutelyan VA. The *Fusarium* mycotoxins and aflatoxin B1 in grain maize in Russia. *Nauchnye trudy Severo-Kavkazskogo federal'nogo nauchnogo centra sadovodstva, vinogradarstva, vinodeliya*. 2018;21:129-137. In Russian
45. *RASFF Annual Report 2016*, European Union, 2017. 64 P. [Electronic resource]. Available at: https://ec.europa.eu/food/sites/food/files/safety/docs/rasff_annual_report_2016.pdf (assessed at 20.07.2012)
46. *RASFF Preliminary Annual Report 2017*, European Union, 2018. 58 p. [Electronic resource]. Available at: https://ec.europa.eu/food/sites/food/files/safety/docs/rasff_annual_report_2017.pdf (assessed at 20.07.2012)
47. Gul O, Dervisoglu M. Occurrence of Aflatoxin M1 in vacuum packed kashar cheeses in Turkey. *Int J Food Properties*. 2014;17(2):273-282. doi: [10.1080/10942912.2011.631247](https://doi.org/10.1080/10942912.2011.631247)
48. Taniwaki MH, van Dender AGF. Occurrence of toxigenic molds in Brazilian cheeses. *J Food Protection*. 1992;55(3):187-191.
49. Malir F, Ostry V, Pfohl-Leszkowicz A, Malir J, Jakub T. Ochratoxin A: 50 Years of Research. *Toxins*. 2016;8(7):E191. doi: [10.3390/toxins8070191](https://doi.org/10.3390/toxins8070191)
50. Sedova IB, Kiseleva MG, Chaly ZA, Aksenov IV, Zakharova LP, Tutelyan VA. Analiz rezul'tatov monitoringa zagryazneniya mikotoksinami prodovol'stvennogo zerna urozhaev 2005-2016 gg [Analysis of result monitoring of mycotoxin contamination of food grain in 2005-2016]. *Uspekhi meditsinskoj mikologii = Advances in Medical Mycology*. 2018;19:329-330. In Russian
51. Aksenov IV. Izuchenie soderzhaniya mikotoksina ochratoxina A v vinogradnyh vinah [Study of the content of mycotoxin ochratoxin A in grape wines]. *Voprosy pitaniya = Problems of Nutrition*. 2018;87(S5):174. In Russian
52. *European Food Safety Authority*. Opinion of the Scientific panel on contaminants in the Food Chain of the EFSA on the request from the Commission related to ochratoxin A in food. *EFSA Journal*. 2006;365:1-56. doi: [10.2903/j.efsa.2006.365](https://doi.org/10.2903/j.efsa.2006.365)
53. Morello LG, Sartori D, de Oliveira Martinez AL, Vieira MLC, Taniwaki MH, Pelegrinelli Fungaro MH. Detection and quantification of *Aspergillus westerdijkiae* in coffee beans based on selective amplification of β -tubulin gene by using real-time PCR. *Int J Food Microbiology*. 2007;119(3):270-276. doi: [10.1016/j.ijfoodmicro.2007.08.009](https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2007.08.009)
54. Sartori D, Furlaneto MC, Martins MK, Ferreira de Paula MR, Pizzirani-Kleiner AA, Taniwaki MH, Pelegrinelli Fungaro MH. PCR method for the detection of potential ochratoxin-producing *Aspergillus* species in coffee beans. *Research in Microbiology*. 2006;157(4):350-354. doi: [10.1016/j.resmic.2005.09.008](https://doi.org/10.1016/j.resmic.2005.09.008)
55. Rodríguez A, Rodríguez M, Luque MI, Justesen AF, Córdoba JJ. Quantification of ochratoxin A-producing molds in food products by SYBR Green and TaqMan real-time PCR methods. *Int J Food Microbiology*. 2011;149(3):226-235. doi: [10.1016/j.ijfoodmicro.2011.06.019](https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2011.06.019)
56. Stakheev AA, Samokhvalova LV, Ryazantsev DYu, Zavriev SK. Molecular genetic approaches for investigation of taxonomy and specific identification of toxin-producing *Fusarium* species: Achievements and problems (Review). *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya =*

- Agricultural Biology*. 2016;51(3):275-284. doi: [10.15389/agrobiol.2016.3.275rus](https://doi.org/10.15389/agrobiol.2016.3.275rus) In Russian, English Summary
57. Stakheev AA, Ryazantsev DYu, Gagkaeva TYu, Zavriev SK. PCR detection of *Fusarium* fungi with similar profiles of the produced mycotoxins. *Food Control*. 2011;22:462-468.
58. Waalwijk C. Quantitative detection of *Fusarium* spp. and its correlation with fumonisin content in maize from South African subsistence farmers. *World Mycotoxin J*. 2008;1(1):39-47. doi: [10.3920/WMJ2008.x005](https://doi.org/10.3920/WMJ2008.x005)
59. Minaeva LP, Korotkevich YuV, Zakharova LP, Sedova IB, Sheveleva SA. Direct detection of T-2 and HT-2-Mycotoxins producers of fungi the genus *Fusarium* in food grain by PCR (report 2)]. *Voprosy pitaniya = Problems of Nutrition*. 2013;82(34):48-54. In Russian, English summary.
60. Moss MO, Thrane U. *Fusarium* taxonomy with relation to trichothecene formation. *Toxicology Letters*. 2004;153:23-28. doi: [10.1016/j.toxlet.2004.04.021](https://doi.org/10.1016/j.toxlet.2004.04.021)
61. Sokolova GD. Intraspecific diversity of phytopathogenic fungus *Fusarium graminearum*. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2015;49(2):71-79. In Russian
62. Gale LR, Harrison SA, Ward TJ, O'Donnell K, Milus EA, Gale SW, Kistler HC. Nivalenol-type populations of *Fusarium graminearum* and *F. asiaticum* are prevalent on wheat in Southern Louisiana. *Phytopathology*. 2011;101:124-134. doi: [10.1094/PHYTO-03-10-0067](https://doi.org/10.1094/PHYTO-03-10-0067)
63. Kongkapan J, Polapothep A, Owen H, Giorgi M. A brief overview of our current understanding of nivalenol: A growing potential danger yet to be fully investigated. *Israel J Veterinary Medicine*. 2016;71(1):3-9.
64. Vanheule A, De Boevre M, Moretti A, Scaufflaire J, Munaut F, De Saeger S, Bekaert B, Haesaert G, Waalwijk C, van der Lee T, Audenaert K. Genetic divergence and chemotype diversity in the *Fusarium* head blight pathogen *Fusarium poae*. *Toxins*. 2017;9(9):E255. doi: [10.3390/toxins9090255](https://doi.org/10.3390/toxins9090255)
65. Kelly A, Proctor RH, Belzile F, Chulze SN, Clear RM, Cowger C, Elmer W, Lee T, Obanor F, Waalwijk C, Ward TJ. The geographic distribution and complex evolutionary history of the NX-2 trichothecene chemotype from *Fusarium graminearum*. *Fungal Genet Biol*. 2016;95:39-48. doi: [10.1016/j.fgb.2016.08.003](https://doi.org/10.1016/j.fgb.2016.08.003)
66. SCOOP Task 3.2.10. Collection of occurrence data of *Fusarium* toxins in food and assessment of dietary intake by the population of EU Member States. Opinion on *Fusarium* Toxins, Pt. 5: T-2 toxin and HT-2 toxin. Scientific Committee on Food, 2005. [Electronic resource]. Available at: https://ec.europa.eu/food/sites/food/files/safety/docs/cs_contaminants_catalogue_fusarium_task3210.pdf (assessed at 20.07.2012)
67. Ferrigo D, Raiola A, Causin R. *Fusarium* toxins in cereals: occurrence, legislation, factors promoting the appearance and their management. *Molecules*. 2016;21(5):E627. doi: [10.3390/molecules21050627](https://doi.org/10.3390/molecules21050627)
68. Shi W, Tan Y, Wang S, Gardiner DM, De Saeger S, Liao Y, Wang C, Fan Y, Wang Z, Wu A. Mycotoxigenic potentials of *Fusarium* species in various culture matrices revealed by mycotoxin profiling. *Toxins*. 2017;9(1):E6. doi: [10.3390/toxins9010006](https://doi.org/10.3390/toxins9010006)
69. Gavrilova O, Skritnik A, Gagkaeva T. Identification and characterization of spontaneous auxotrophic mutants in *Fusarium langsethiae*. *Microorganisms*. 2017;5(2):E14. doi: [10.3390/microorganisms502001](https://doi.org/10.3390/microorganisms502001)
70. Stakheev A, Khairulina DR, Zavriev SK. Four-locus phylogeny of *Fusarium avenaceum* and related species and their species-specific identification based on partial phosphate permease gene sequences. *Int J Food Microbiol*. 2016;225:27-37. doi: [10.1016/j.ijfoodmicro.2016.02.012](https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2016.02.012)
71. Minaeva LP, Korotkevich YuV, Sheveleva SA. Rapid determination of food grain infection by fungi *Fusarium* and their species detection (part 1). *Voprosy pitaniya = Problems of Nutrition*. 2013;82(3):61-66. In Russian, English Summary

72. Gagkaeva TYu, Gavrilova OP, Orina AS, Kazartsev IA, Gannibal FB. Comparison of methods for identification of toxin-producing *Fusarium* fungi in the cereal grain. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2017;51(5):292-298. In Russian, English Summary
73. Stakheev AA, Zvezdina YuK, Mikityuk OD, Zavriev SK. Izuchenie toksinoobrazovaniya i polimorfizma trikho-tetsenovykh genov u gribov roda *Fusarium* rossiyskikh kollektсий. [Study of toxin production and trichothecene gene polymorphism in fungi of the genus *Fusarium* in Russian collections]. *Uspekhi meditsinskoy mikologii = Advances in Medical Mycology*. 2018;19:337-343. In Russian
74. Dupont J. *Penicillium*. In: *Molecular detection of foodborne pathogens*. Dongyou L, editor. USA: CRC Press, Taylor & Francis Group Publ.; 2010. 879 p.
75. Gromovykh TI, Kuznetsova LS, Zhilinskaya NV, Lushina KV. Estimation of fungicidal activity of basidiomycetes strains against mould *Penicillium* species Link in food. *Problemy meditsinskoy mikologii*. 2014;16(1):40-45. In Russian
76. Kuznetsova LS, Mikheeva NV, Kazakova EV, Ozerskaya SM, Ivanushkina NE. Sostav plesnevyykh gribov, porazhayushchikh poverkhnost' myasnoy produktsii [Composition of mold fungi affecting the surface of meat products]. *Myasnaya industriya = Meat Industry*. 2009;3:28-30. In Russian
77. Torović L, Dimitrov N, Lopes A, Martins C, Alvito P, Assunção R. Patulin in fruit juices: occurrence, bioaccessibility, and risk assessment for Serbian population. *Food Additives & Contaminants: Pt. A*. 2018;35(5):985-995. doi: [10.1080/19440049.2017.1419580](https://doi.org/10.1080/19440049.2017.1419580)
78. Ratnasingham S, Hebert PD. BOLD: The Barcode of Life Data System. *Molecular Ecology Notes*. 2007;7(3):335-364. doi: [10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x](https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x)
79. Luque MI, Córdoba JJ, Rodríguez A, Núñez F, Andrade MA. Development of a PCR protocol to detect ochratoxin A producing moulds in food products. *Food Control*. 2013;29(1):270-278. doi: [10.1016/j.foodcont.2012.06.023](https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2012.06.023)
80. Paterson RR. Identification and quantification of mycotoxigenic fungi by PCR. *Process Biochemistry*. 2006;41(7):1467-1474.
81. Atoui A, Houry AI, Kallassy M, Lebrhi A. Quantification of *Fusarium graminearum* and *Fusarium culmorum* by real-time PCR system and zearalenone assessment in maize. *Int J Food Microbiology*. 2012;154(1-2):59-65. doi: [10.1016/j.ijfoodmicro.2011.12.022](https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2011.12.022)

Received 23 July 2018; Revised 25 September 2018 and 01 February 2019;
Accepted 15 February 2019; Published 21 March 2019

Author info:

Efimochkina Natalia R, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Biosafety and Nutrimicrobiome Analysis, Federal State Budgetary Institution of Science "Federal Research Center for Nutrition, Biotechnology and Food Safety", 2/14 Ustyinsky proezd, Moscow 109240, Russian Federation.

E-mail: karlikanova@ion.ru

Sedova Irina B, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Enzymology of Nutrition, Federal State Budgetary Institution of Science "Federal Research Center of Nutrition, Biotechnology and Food Safety", 2/14 Ustyinsky proezd, Moscow 109240, Russian Federation.

E-mail: isedova1977@mail.ru

Sheveleva Svetlana A, Dr. Sci. (Med.), Head of the Laboratory of Biosafety and Nutrimicrobiome Analysis, Federal State Budgetary Institution of Science "Federal Research Center of Nutrition, Biotechnology and Food Safety", 2/14 Ustyinsky proezd, Moscow 109240, Russian Federation.

E-mail: sheveleva@ion.ru

Tutelyan Victor A, Academician, Professor, Scientific Director of the Federal State Budgetary Institution of Science "Federal Research Center of Nutrition, Biotechnology and Food Safety", 2/14 Ustyinsky proezd, Moscow 109240, Russian Federation.

E-mail: tutelyan@ion.ru

БОТАНИКА

UDC 615.322:582.998.1:581.4/9

doi: 10.17223/19988591/45/2

Margarita N. Shurupova¹, Evgeniya P. Parshina¹, Yaroslav E. Reshetov²,
Alina A. Krasnobaeva², Elena Yu. Avdeeva², Mikhail V. Belousov²

¹Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

²Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation

Population structure, resource potential and diagnostic features of raw materials of *Saussurea controversa* DC.*

The life form and the ontogenesis of the perspective medicinal plant *Saussurea controversa* DC. (Asteraceae) are described. The species is considered as polycentric, perennial, summer-green, herbaceous polycarpic half-rosette plant with rhizome. The aerial part of the plant includes the polycyclic rosette vegetative and elongated generative shoots. In the ontogenesis, four periods and nine ontogenetic states are distinguished. The ontogenetic and vital structures of four populations were studied in the vicinity of Efremkino village (Republic of Khakassia). Populations are incomplete with accumulation of virginal individuals and predominance of individuals of intermediate and high classes of vitality. Analysis of the distribution and resource research in the population with the highest density and area makes it possible to classify the species as the 3rd category of resource species due the necessity to observe the regime of sustainable use. The diagnostic features of the *S. controversa*'s raw material are the structure of the middle vein of the leaf which includes a large number of vascular-fibrous beams and the abaxial epidermis containing stomata of the anomocytous type and 4 types of trichomes.

The paper contains 3 Figures and 27 References.

Key words: *Saussurea*; medicinal plant; life form; resource; epidermis.

Acknowledgments: This study was supported by the Tomsk State University competitiveness improvement programme.

Introduction

Genus *Saussurea* DC. of Asteraceae family includes 350-410 species according to various sources [1, 2]. Many of them are widely used in Siberian, Chinese, Indian, Mongolian and Tibetan traditional medicine [3], and are characterized by a high content of terpenoids and flavonoids [4-7]. For example, *S. controversa* DC. has been used in folk medicine for a long time: the decoction was used against glaucoma, pulmonary diseases, as a hemostatic, antirheumatic and for gastrointestinal diseases; water infusion of roots was drunk against headache and as a hemostatic agent for uterine bleeding. Fresh leaves have a wound-healing effect, especially with purulent wounds; ethereal root extract exhibits antibacterial activity. Vitamin C, caffeic acid, flavonoids, rubber, triterpenic saponins are found

* The paper was translated by the authors.

in the aerial parts of *S. controversa* plants [8]. The raw materials of this species are the leaves collected during the flowering period.

Currently, researchers of Siberian State Medical University are investigating the ability of medicine from *S. controversa* to positively influence bone repair processes in osteomyelitis. Leaves of *S. controversa* contain a large number of different biologically active substances (BAS): flavonol glycosides-querctin-7-O- α -L-rhamnoside-3-O- β -D-glucoside, quercetin-3-O- β -D-diglucoside-O- α -L-rhamnoside, rutin and others; oxycinnamic and oxybenzoic acids - chlorogenic, cinnamic, syringic; phenylpropanoids - syringin, syringorezinol; macronutrients: Ca, K, Mg, P [4, 9]. The polysaccharide complex is represented by water-soluble polysaccharides, pectin substances and hemicelluloses [4]. These BAS are molecular carriers of antioxidant, membrane protective, antimicrobial, anti-inflammatory, and immunomodulating activity [10]. Thus, the raw material of this type is a promising candidate for the development of plant-based products that are effective in the pathologies of bone tissue, including infectious genesis [11].

Saussurea controversa is a boreal mountainous Ural-Siberian species with a disjunctive geographical range. The species is common in the Urals; it is marked on the eastern limit of the Ural fragment of the range near Chelyabinsk and near Kamensk-Uralsky. The Siberian part of the range covers the south-east of Western Siberia (Tomsk Region, Novosibirsk Region, Kemerovo Region, Altai Republic), the south of Eastern Siberia and the north of Mongolia [12]. The species grows mainly in the forest area on the meadow-steppe, gravelly, stony slopes of different exposures, in the forests, on the meadows, sometimes rises to the subalpine zone. *S. controversa* confines to specific habitats while forms abundant populations [13]. This suggests that the species can be attributed to the category of resource species, and its harvesting is permissible. *S. controversa* is planned to be included in the pharmacopeia [11]. Therefore, it is important to assess the state of natural populations as well as to screen the approximate reserves of this species to provide the pharmacological industry with high-quality raw materials and to conserve the natural habitats.

Collection of medicinal plants often cause depletion of their populations and lead to species extinction and biodiversity reduction [14, 15]. To avoid local extinction of medicinal plants, one should cultivate target species or conduct harvesting with rules of sustainable use [16, 17]. It is possible after investigation of plant life history and population ecology [18-20]. The aim of this work is to estimate the state of natural populations, to assess the resource potential of *S. controversa*, and to identify the diagnostic features of this type of raw material for further use in medicine.

Materials and methods

The description of the life form and the study of the ontogenesis of *S. controversa* were carried out in the field. We dug, examined, and laid in the morphological herbarium all the individuals from counting plots for further

study in the laboratory [21, 22]. In total, about 350 specimens of individuals in all ontogenetic conditions were collected in the studied habitats. We additionally studied specimens stored in the P.N. Krylov Herbarium (TK).

The material for the study of the ontogenetic and vital structure was collected in the Republic of Khakassia (Shirinsky district, vicinity of Efremkino village (N 54.4669527°, E 89.445091°) in four populations (P) of *S. controversa* under different environmental conditions in 2017 (Table 1). We consider that a coenotic population is the one located within the limits of a sustainable biocenosis. The ontogenetic structure of populations was considered as the percentage ratio of groups of individuals at different ontogenetic states for which ontogenetic spectra were compiled. For the compilation of these spectra, the assessment of vitality and the calculation of the density of populations in plant communities, transects were laid in a regular way and divided into counting plots of 1/16 to 1 m² depending on the density of populations. We analyzed the vitality structure according to the method of YA Zlobin [23, 24]. We selected characters that most fully revealed the vitality of the individual. Then, limits of the intermediate class were determined, so the individuals were divided into 3 classes of vitality (a - high, b - intermediate and c - low).

On the basis of the division into classes, histograms of the vital spectra were constructed. The following indicators were taken from each individual: the number of leaves, the length and width of the leaf blade, the length of the stem, the caudex dimensions (length and width). To assess the vitality of *S. controversa*, we used features of virginal (sterile fertile) individuals: length, width of the leaf blade, and the number of leaves. The intermediate class of vitality was distinguished by establishing the upper and lower limits of each of the features used to assess vitality.

Table 1

Habitat characteristics of *Saussurea controversa*

P	Altitude, m / exposure	Phytocenosis features
1	580 / SE	Left bank of the Belyi Iyus river. Edge of the birch-aspen forest (<i>Betula pendula</i> Roth + <i>Populus tremula</i> L.). Motley grass meadow. TPC = 100%. Slope angle $\approx 3^\circ$. <i>Rubus saxatilis</i> L., <i>Vicia cracca</i> L. and other species prevail in the herbal cover
2	624 / NE	Right bank of the Belyi Iyus river. Edge of the larch forest (<i>Larix sibirica</i> Ledeb.). TPC $\approx 70\%$. Slope angle $\approx 2^\circ$. Both <i>Fragaria vesca</i> L. and <i>Carex duriuscula</i> C.A. Mey. prevail in the grassy cover
3	527 / NE	Left bank of the Belyi Iyus river. Edge of the birch and larch forest (<i>B. pendula</i> , <i>L. sibirica</i>). TPC $\approx 80\%$. <i>Padus avium</i> Mill and <i>Salix</i> sp. are in the undergrowth. Slope angle $\approx 2^\circ$. <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey. prevails in the grassy cover
4	749 / NW	Right bank of the Belyi Iyus river. Edge of the birch and larch forest. TPC $\approx 60\%$. Slope angle $\approx 7^\circ$. <i>S. controversa</i> and <i>Bupleurum multinerve</i> L. prevail in the grassy cover

Note. TPC - Total projective cover.

The key plot for the calculation of resource indicators was laid in P4. 100 virginal specimens were collected and weighed in fresh and dried state, and then the coefficient of drying of the raw material was calculated. With the help of the Garmin ETREX 10 GPS navigator, we measured the area of the key plot. By extrapolating the mean yield (dry mass of virginal individuals per 1 m²) to the obtained area of the population, we calculated the biological reserves of raw materials in this population.

The study of diagnostic features of *S. controversa*'s raw materials was carried out on dried material collected in 2016 and 2017 in various geographic locations: 1) Irkutsk region, vicinity of Nizhniy Cochergat village (N 52.1353794°, E 105.2810168°); 2) Republic of Khakassia, vicinity of Mendol village (N 54.290370°, E 89.660009°); 3) Krasnoyarsk Region, vicinity of Ingol Lake (N 55.545632°, E 88.860249°). In the laboratory of structural and molecular analysis of plants (TSU), 90 temporary preparations of the adaxial and abaxial epidermis of the leaf were prepared, as well as cross sections of 70 µm in thickness through the leaf blade and leaf stalk. We clarified preparations with glycerol and examined using Zeiss Lab A1 with a 5-megapixel color photo/video camera Axio Cam ERc 5s. Description of the epidermis was carried out according to the classification by NA Aneli [25]. The stomatal index was calculated by the formula:

$$I_s = N_s \times 100\% / (N_e + N_s),$$

where N_s is the number of stomata on the area unit, N_e is the number of main cells of the lower epidermis per unit area.

Results and discussion

We consider *S. controversa* as the polycentric perennial summer-green herbaceous semi-rosette polycarpic plant with polycyclic rosette vegetative and elongated generative shoots. The underground shoot system is represented by a short rhizome forming epigeogenically after the pulling of the basic part of the rosette shoot into the soil by the taproot or adventitious roots. Young adult individuals sometimes form elongated rhizomes from the buds on maternal rhizomes. These rhizomes are situated under the soil surface at the depth of 5-10 cm. When their apical buds reach the soil surface, the above ground parts of individuals are formed. Such individuals correspond with the immature and virginal individuals of the seed origin. As a result, the clone including the vegetative progenies forms after their separation from maternal individuals. Four periods (latent, pre-fertile, fertile, and post-fertile) and nine ontogenetic states – seedlings (s), juvenile (j), immature (im), virginal (v), young fertile (f1), middle-aged fertile or mature (f2), old fertile (f3), subsenile (ss), and senile (s) were distinguished in the ontogenesis (Fig. 1). The marks of ontogenetic states are the following: the presence of cotyledons, the length and width of the primary or secondary taproot, the presence, number and size of adventitious roots on the rhizome; the degree of necrosis of the secondary taproot and rhizome, the number

and location of rosette vegetative and semi-rosette (elongated) generative shoots, the number, size and shape of the leaves, the number of anthodia in a complex inflorescence.

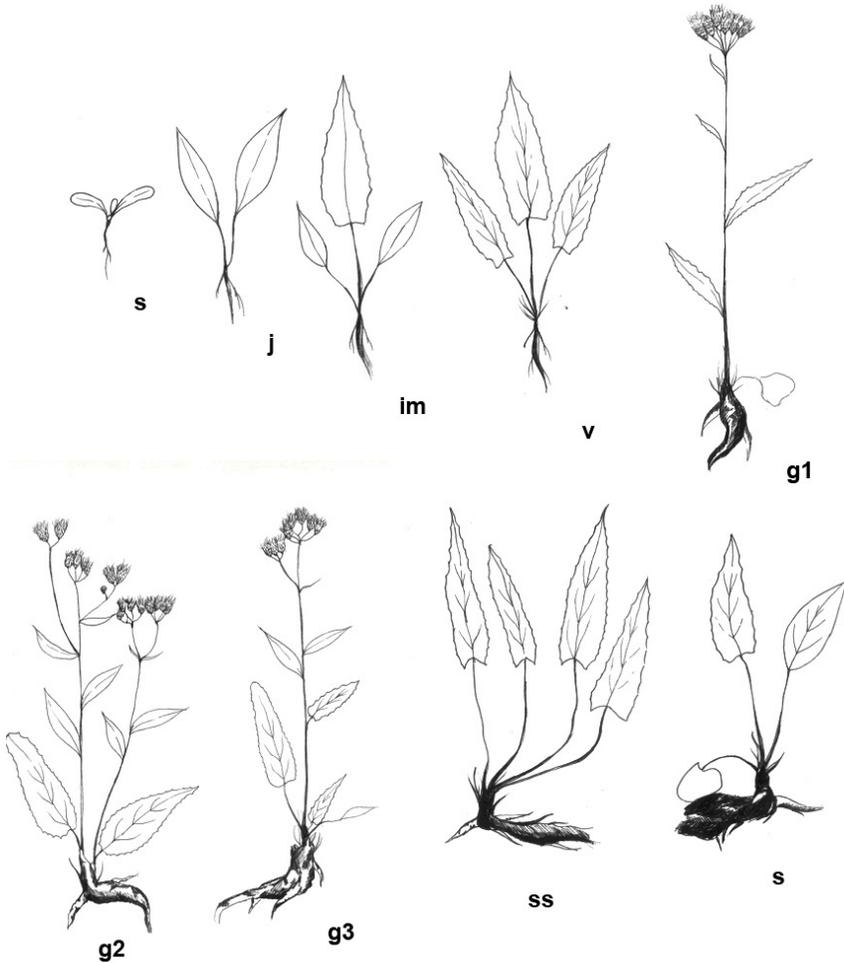


Fig. 1. Ontogenesis of *Saussurea controversa* with seed origin (s - seedling; j - juvenile; im - immature; v - virginal; g1 - young fertile; g2 - middle-aged fertile; g3 - old fertile; ss - sub-senile; s - senile)

Seedlings (s) are characterized by the presence of two obovate cotyledons, about 5 mm long and 4 mm wide.

Juvenile individuals (j) have 2-3 true lanceolate leaves of juvenile type, 2-3 cm long and about 1.5 cm wide. It is characterized by loss of connection with the seed.

Immature individuals (*im*) are distinguished by the presence of traits and properties, transitional from juvenile plants to adults. An individual at this state has 2-3 leaves of lancet-shaped form (as in an individual at the juvenile state), and is also characterized by the presence of the adult leaves (narrower, obtuse, not heart-shaped at the base; 5 cm long and 2 cm wide).

Virginal individuals (*v*) are characterized by the appearance of basic features that are typical of adults (adult leaves, shoots, and root system). The processes of senescence are almost not expressed.

Young fertile individuals (*f1*) are distinguished by the appearance of the first generative organs. The number of anthodia in the inflorescence is about 7; the process of growth prevails over senescence (necrosis of the secondary taproot, adventitious roots and rhizome is not expressed). The number of leaves is about 6, they are 5.5 cm long and 2.5 cm wide.

Middle-aged fertile (mature) individuals (*f2*) are characterized by balancing the processes of growth and senescence. Rhizome starts branching by forming shoots from lateral buds. The number of shoots is 2-3 in average. There are about 8 leaf plates, their average length is about 7 cm and width is 2.5 cm. The number of anthodia is about 8-9.

Old fertile individuals (*f3*) are characterized by the predominance of senescence processes over the new growth. Generative function, root and shoot formation processes decrease sharply. The degree of necrosis of the rhizome is expressed moderately. The evidence of this state of individual is a great number of “stumps” being the remnants of last year’s generative shoots.

Sub-senile individuals (*ss*) are distinguished by predominance of the processes of senescence over the growth, the absence of generative shoots, and the simplification of the aerial parts to the immature state. The degree of necrosis of the rhizome is significant. When an individual consists of several shoots, its fragmentation sometimes occurs by splitting into separate particles.

Senile individuals (*s*) are characterized by the extreme simplification of the life form and the manifestation of juvenile features of the organization. New growth is completely absent.

Reproduction in *S. controversa* populations is supported both by the seed and vegetative methods. The fruit is single-seeded achene.

According to the average population density of *S. controversa*, relatively favorable conditions can be judged for the growth of this species (Table 2). Lower density of individuals is observed in P1 and P3. Ecological conditions of habitats and competition of related species do not contribute to successful seed reproduction of individuals.

Populations of *S. controversa* are incomplete. Spectra are bimodal (P1-P3) or with three “peaks” (P4). Virginal individuals predominate in all populations. Secondary “peaks” fall on sub-senile (P1, P2), juvenile (P3) and the old fertile ontogenetic states (P4) (Fig. 2). In P3, there is also an accumulation of old fertile individuals (a third-degree “peak”). This indicates that seed reproduction

in populations occurs irregularly, and the species is characterized by “waves of renewal”. The predominance of virginal individuals in populations with high abundance, apparently, is a consequence of vegetative propagation.

Table 2

Density of *Saussurea controversa* populations

P	<i>n</i>	$M \pm SE$	<i>ST</i>	S^2
1	6	2.8±0.4	1.0	1.0
2	28	123.4±0.9	4.9	24.5
3	40	1.3±0.4	2.6	6.6
4	29	113.6±0.8	4.2	17.7

Note. *n* - Sample, *M* – Mean, *SE* - Standard error, *SD* - Standard Deviation, S^2 - Dispersion.

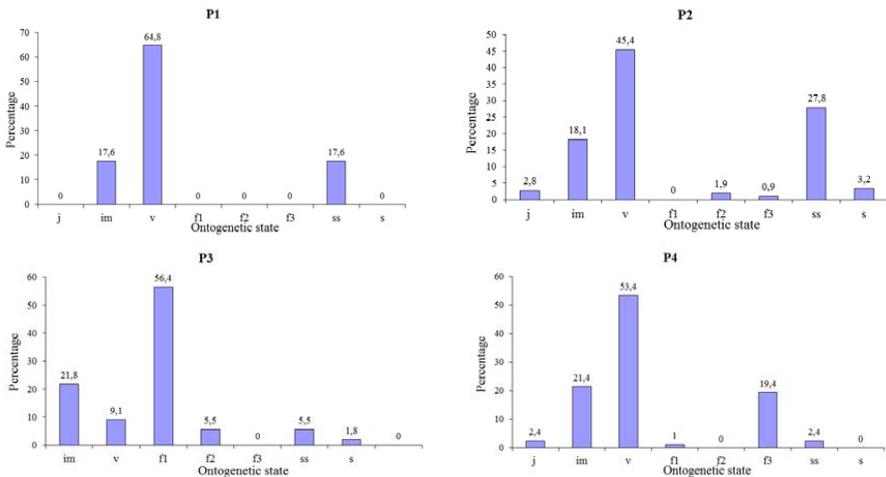


Fig. 2. Ontogenetic spectra of populations of *Saussurea controversa* (P - Population, s - seedling; j - juvenile; im - immature; v - virginal; g1 - young fertile; g2 - middle-aged fertile; g3 - old fertile; ss - subsenile; s - senile)

Senile individuals are represented only in P2. This indicates that the ecological conditions of the habitat are quite favorable, since the senile individual is characterized by the ultimate simplification of the life form, and survival in adverse conditions is difficult for it. Blooming fertile individuals were not detected; there are interruptions in flowering, which also contributes to the irregularity of seed production. Single blooming middle-aged fertile individuals were noted only in P2.

There is predominance of individuals of the intermediate class of vitality in P1 and P3 (Table 3 and Fig. 3). Despite the low density of these populations, indicating the high level of competition at the state of seedling fixation, the more adult individuals reach average size and do not experience oppression from one another.

Table 3

Borders of vitality classes for features of virginal individuals of *Saussurea controversa*

Character	Vitality class		
	low	intermediate	high
P1			
Length of the greatest leaf blade, cm	≥7.0	10.11-7.10	≤10.2
Width of the greatest leaf blade, cm	≥3.54	4.92-3.55	≤4.93
Number of leaves	≥2.28	2.27-3.97	≤3.98
P2			
Length of the greatest leaf blade, cm	≥9.81	10.53-9.82	≤10.54
Width of the greatest leaf blade, cm	≥3.12	3.38-3.13	≤3.39
Number of leaves	≥2.01	2.33-2.02	≤2.34
P3			
Length of the greatest leaf blade, cm	≥8.66	10.93-8.67	≤10.94
Width of the greatest leaf blade, cm	≥3.18	3.96-3.19	≤3.97
Number of leaves	≥1.88	2.43-1.89	≤2.44
P4			
Length of the greatest leaf blade, cm	≥9.21	10.11-9.22	≤10.12
Width of the greatest leaf blade, cm	≥2.78	3.03-2.79	≤3.04
Number of leaves	≥2.11	2.41-2.12	≤2.42

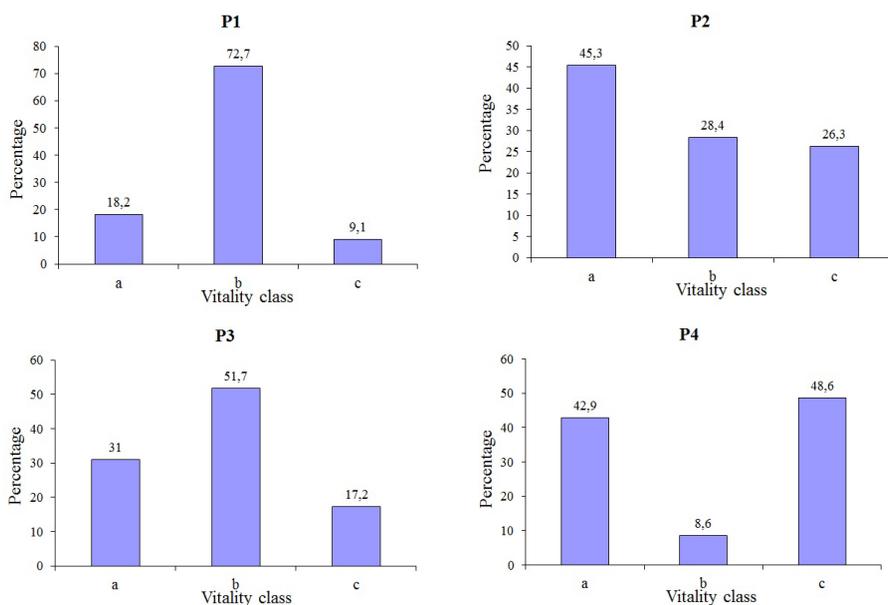


Fig. 3. Vitality structure of populations of *Saussurea controversa*
(P - Population, vitality classes: a - High, b - Intermediate, c - Low)

P2 is characterized by the predominance of individuals of high vitality class. Consequently, the maximum ecological density of this population has not yet been reached. Habitat conditions contribute to successful competition with other species in this phytocenosis and propagation of seedlings.

In P4 (key plot), individuals of both high and low vitality classes prevail. This suggests that in this population the maximum ecological density has been reached for the species, habitat resources are used most fully and efficiently, and the size is reduced in some individuals. This is a case of intraspecific competition.

The area of the key plot is 2666 m². Interest in the quality of medicinal raw materials are the most abundant adult (here virginal) individuals. With a population density of 113.6 pcs/m² and a share of virginal individuals of 45%, the biological reserve of raw materials in the key plot was 56 kg. It is obvious that a one-time collection of such a quantity of raw materials from this population is unacceptable since this will lead to irreversible changes in its composition and size. We assume that the frequency of harvesting should be no less than 3-4 years, and we recommend harvesting 25% of adult (virginal) individuals of the population. Thus, one time in 3-4 years from the key area one can get 14 kg of dry raw material. At the moment, it can be argued that *S. controversa* belongs to the 3rd category of resource species. Strict observance of the regime of sustainable use is necessary for the harvesting of such species [26]. Raw material of *S. controversa* can also be obtained on plantations since the results of a long-term introduction experiment with this species conducted in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University indicate the possibility of its successful cultivation in the south of Tomsk Region [27].

The anatomical structure of *S. controversa* leaves indicates xerophytization. The leaves on the abaxial side are densely covered with trichomes which form white-felt fluff. The outer walls of the cells of the adaxial epidermis are thickened and covered with a thick layer of wrinkled cuticle. Hypostomatic dorsoventral leaves have a single-rowed well distinguishable palisade and 5-6-rowed spongy mesophyll (Fig. 4, A).

In the spongy mesophyll, the intercellular spaces are placed. There are 4 types of trichomes on the abaxial epidermis:

- 1) Long 2-cell scrawny trichomes consisting of one small cell at the base and the second main long cell. These trichomes make up the pubescence on the abaxial epidermis (Fig. 4, A, F);

- 2) 2- and 3-celled capitate trichomes (Fig. 4, A);

- 3) 4-celled trichomes with three rounded cells at the base with inclusions and one apical long plaque-shaped cell (Fig. 4, C);

- 4) multicellular fragile trichomes with pedestal or barrel-shaped base consisting of 4-7 cells (Fig. 4, E).

The collateral conductive bundles are reinforced from the upper and lower sides by sclerenchyma strands. Up to 14 conductive bundles pass in the leaf stalk. The main vein of the leaf on the underside is reinforced with collenchyma (Fig. 4, B).

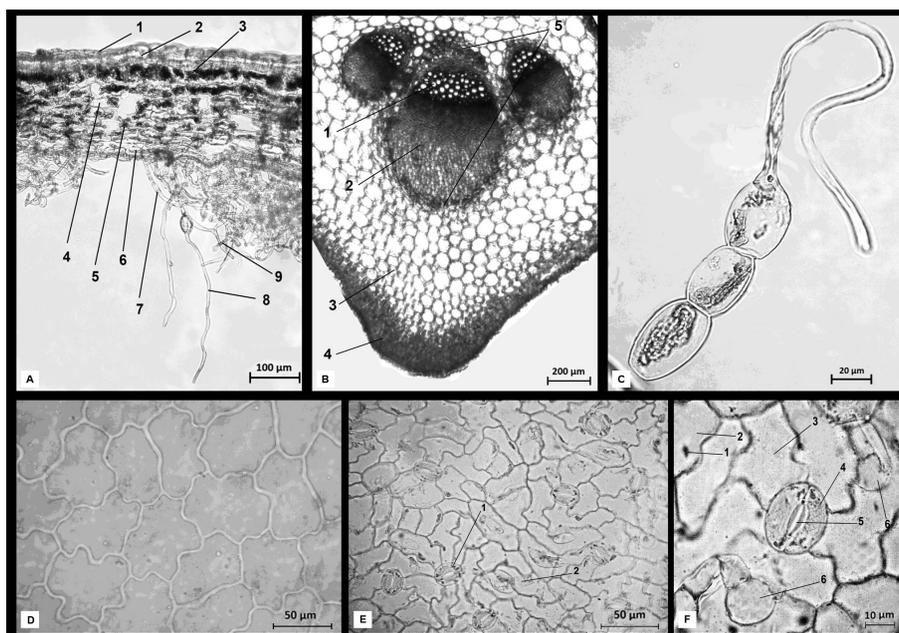


Fig. 4. Anatomical structure of the leaf of *Saussurea controversa*

(A. Cross-section through the leaf blade *Saussurea controversa* ($\times 10$): 1 - Cuticle, 2 - Adaxial epidermis, 3 - Palisade mesophyll, 4 - Intercellular spaces, 5 - Spongy mesophyll, 6 - Abaxial epidermis, 7 - Covering scrawny trichome, 8 - 4-celled trichomes with inclusions, 9 - Capitate trichome; B. Cross-section through the leaf stalk (a $\times 5$): 1 - Xylem, 2 - Phloem, 3 - Parenchyma, 4 - Collenchyma, 5 - Sclerenchyma of vascular fibrous bundles; C. 4-celled trichome with inclusions ($\times 40$); D. Adaxial epidermis ($\times 40$); E. Abaxial epidermis ($\times 40$): 1 - Stomatal apparatus, 2 - Pedestal base of trichome; F. Stomatum on the adaxial epidermis ($\times 100$): 1 - Nucleus, 2 - Main cell of the epidermis, 3 - Accompanying cells of stomata, 4 - Sniffing cells of stomata, 5 - Stomatal crack, 6 - Capitate) (Photo was made by MN Shurupova, 21.11.2018)

Cells of the adaxial and abaxial epidermis of the leaves are curtain-walled of the 1st order (Fig. 4, D, E) while the main cells of the adaxial epidermis are much larger (3-4 times) than the abaxial (Fig. 4, D, E). The stomata are anomocytic, multidirectional, wide-oval shaped, 23.6 ± 0.2 and 19.3 ± 0.2 μm in length and width (Fig. 4, F), respectively. The stomatal index is $25.8 \pm 0.6\%$.

Conclusion

Saussurea controversa belongs to polycentric perennial summer green herbaceous semi-rossette polycarpic plants with rhizomes. Reproduction occurs both by seeds and clone. Four periods and nine ontogenetic states were distinguished in ontogenesis. Populations of this species in the Republic of Khakassia are incomplete with the accumulation of virginal individuals and the predominance of

individuals of the intermediate and high classes of vitality. *Saussurea controversa* should be attributed to the 3rd category of resource species, harvesting of which requires strict adherence to the regime of sustainable use. The diagnostic features of the *S. controversa* raw material are the structure of the leaf stalk with a large number of vascular fibrous bundles, and the abaxial epidermis containing the stomata of anomocytic type and trichomes of four types.

References

1. Lipshits SYu. Rod *Saussurea* DC. [Genus *Saussurea* DC.]. Leningrad: Nauka Publ.; 1979. 282 p. In Russian
2. *Flora of China*. Vol. 20-21. Wu ZY, Raven PH and Hong DY, editors. St. Louis: Science Press (Beijing), Missouri Botanical Garden; 2011. 894 p.
3. Chik WI, Zhu L, Fan LL, Yi T, Zhu GY, Gou XJ, Tang YN, Xu J, Yeung WP, Zhao ZZ, Yu ZL, Chen HB. *Saussurea involucrata*: A review of the botany, phytochemistry and ethnopharmacology of a rare traditional herbal medicine. *J Ethnopharmacology*. 2015;172:44-60. doi: [10.1016/j.jep.2015.06.033](https://doi.org/10.1016/j.jep.2015.06.033)
4. Avdeeva EY, Reshetov YE, Shurupova MN, Zibareva LN, Borisova EA, Belousov MV. Chemical analysis of bioactive substances in seven siberian *Saussurea* species. *AIP Conference Proceedings*. 2017;1899(1):050001-1-050001-7. doi: [10.1063/1.5009864](https://doi.org/10.1063/1.5009864)
5. *Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie tsvetkovye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'*. Sem. Asteraceae (Compositae). Rody *Echinops-Youngia* [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Family Asteraceae (Compositae). Genera *Echinops-Youngia*]. Vol. 5, Pt. 2. Budantzev AA, editor. St. Petersburg, Moscow: KMK Publ.; 2013. 312 p. In Russian
6. Shurupova MN, Kukushkina TA, Petruk AA, Shchetinin PP. Content of biologically active substances in the raw materials of some siberian *Saussurea* species. *AIP Conference Proceedings*. 2016;1772:05000801-05000806. doi: [10.1063/1.4964578](https://doi.org/10.1063/1.4964578)
7. Pogodin IC, Luksha EA, Predeyn NA. Khimicheskiy sostav rasteniy roda *Saussurea* DC., proizrastayushchikh na territorii Sibiri [The chemical composition of plants of the genus *Saussurea* DC., growing over Siberian region]. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ya*. 2014;3:43-52. doi: [10.14258/jcprpm.1403043](https://doi.org/10.14258/jcprpm.1403043) In Russian
8. Bystrushkina EV, Alekseeva LI, Bystrushkin AG. Biochemical diversity of *Saussurea* from high altitudes of the Urals. *Turczaninowia*. 2012;15(2):114-119. In Russian, English Summary
9. Avdeeva EY, Shults EE, Skorokhodova MG, Reshetov YaE, Porokhova ED, Sukhodolo IV, Krasnov EA, Belousov MV. Flavonol glycosides from *Saussurea controversa* and their efficiency in experimental osteomyelitis. *Planta Medica International Open*. 2018;5:e24-e29. doi: [10.1055/s-0044-100799](https://doi.org/10.1055/s-0044-100799)
10. Wang YF, Ni ZY, Dong M, Cong B, Shi QW, Gua YC, Kiyota H. Secondary metabolites of plants from the genus *Saussurea*: chemistry and biological activity. *Chemistry and Biodiversity*. 2010;7(11):2623-2659. doi: [10.1002/cbdv.200900406](https://doi.org/10.1002/cbdv.200900406)
11. Avdeeva EYu, Saprykina EV, Slizovskiy GV, Krasnov EA, Stepanov MYu, Pechenko VG. Study of biochemical activities of extracts of *Saussurea controversa* DC. and *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. in experimental osteomyelitis. *Bulletin of Siberian Medicine*. 2016;15(2):5-12. doi: [10.20538/1682-0363-2016-2-5-12](https://doi.org/10.20538/1682-0363-2016-2-5-12) In Russian, English Summary
12. Naumenko NI. On sectoral floristic borders in the Southern Trans-Urals. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle = Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2016;26(2):71-80. In Russian

13. Shurupova MN, Zverev AA. Conservation categories and rarity types of siberian *Saussurea* species. *Int J Environmental Studies*. 2017;74(5):724-731. doi: [10.1080/00207233.2017.1283937](https://doi.org/10.1080/00207233.2017.1283937)
14. Ghimire SK, McKey D, Aumeeruddy-Thomas Y. Conservation of Himalayan medicinal plants: Harvesting patterns and ecology of two threatened species, *Nardostachys grandiflora* DC. and *Neopicrorhiza scrophulariiflora* (Pennell) Hong. *Biological Conservation*. 2005;124(4):463-475. doi: [10.1016/j.biocon.2005.02.005](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.02.005).
15. Schippmann U, Leaman D, Cunningham AB. A comparison of cultivation and wild collection of medicinal and aromatic plants under sustainability aspects. In: *Medicinal and Aromatic Plants: Agricultural, Commercial, Ecological, Legal, Pharmacological and Social Aspects*. Vol. 17. Bogers RJ, Craker LE, Lange D, Bogers RJ, Craker LE and Lange D, editors. Netherlands: Springer; 2006. 309 p.
16. Cunningham AB, Brinckmann JA, Schippmann U, Pyakurel D. Production from both wild harvest and cultivation: The cross-border *Swertia chirayita* (Gentianaceae) trade. *J Ethnopharmacology*. 2018;225:42-52. doi: [10.1016/j.jep.2018.06.033](https://doi.org/10.1016/j.jep.2018.06.033)
17. Van Wyk AS, Prinsloo G. Medicinal plant harvesting, sustainability and cultivation in South Africa. *Biological Conservation*. 2018;227:335-342. doi: [10.1016/j.biocon.2018.09.018](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.018)
18. Dyke FV. Conservation biology. Foundations, concepts, applications. Dordrecht: Springer Netherlands; 2008. 477 p.
19. Elzinga CL, Salzer DW, Willoughby JW. *Measuring and Monitoring Plant Populations*. CreateSpace Independent Publishing Platform; 2015. 492 p.
20. Castle LM, Leopold S, Craft R, Kindscher K. Ranking tool created for medicinal plants at risk of being overharvested in the wild. *Ethnobiology Letters*. 2014;5:77-88. doi: [10.14237/ebl.5.2014.169](https://doi.org/10.14237/ebl.5.2014.169)
21. Rabotnov TA. Structure and method of studying coenotic populations of perennial herbaceous plants. *Soviet J Ecology*. 1978;9(2):99-105.
22. Zaugolnova LB, Smirnova OV. Age structure of ceno-populations of perennial plants and its dynamics. *Zhurnal Obshchei Biologii*. 1978;39(6):849-858. In Russian
23. Zlobin YuA. On the levels of plant vitality. *Zhurnal Obshchei Biologii*. 1981;42(4):492-505. In Russian
24. Zlobin YuA, Sklyar AA, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical bases and methods of study]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian
25. Aneli NA. Atlas epidermy lista [Leaf epidermis atlas]. Tbilisi: Metsniereba Publ.; 1975. 108 p. In Russian
26. Fedorov NI, Zhigunova SN, Mihaylenko OI. The methodical approaches to the control of the dynamic of the resource herbs of the Republic of Bashkortostan. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2011;5(3):113-115. In Russian
27. Sviridova TP. Biological features of *Saussurea controversa* DC. (Asteraceae) when introduced in the south of the Tomsk Region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2012;356:176-178. In Russian

Received 05 December 2018; Revised 15 February 2019;

Accepted 12 March 2019; Published 21 March 2019

Author info:

Shurupova Margarita N, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Senior Researcher, Department of Botany, Institute of Biology, Laboratory "Herbarium", Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: rita.shurupova@inbox.ru

Parshina Evgeniya P, Student, Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: zhenya.parshina.96@mail.ru

Reshetov Yaroslav E, Postgraduate Student, Department of Pharmaceutical Analysis, Siberian State Medical University, 2 Moskovskiy Tr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: ferroplex2013@yandex.ru

Krasnobaeva Alina A, Student, Pharmaceutical Faculty, Siberian State Medical University, 2 Moskovskiy Tr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: alina.the.unicorn@qmail.com

Avdeeva Elena Yu, Cand. Sci. (Pharm.), Assoc. Prof., Department of Pharmaceutical Analysis, Siberian State Medical University, 2 Moskovskiy Tr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: elenaavdeev@yandex.ru

Belousov Mikhail V, Dr. Sci. (Pharm.), Professor, Department of Pharmaceutical Analysis, Siberian State Medical University, 2 Moskovskiy Tr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: mvb63@mail.ru

For citation: Shurupova MN, Parshina EP, Reshetov YaE, Krasnobaeva AA, Avdeeva EYu, Belousov MV. Population structure, resource potential and diagnostic features of raw materials of *Saussurea controversa* DC. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:34-46. doi: 10.17223/19988591/44/2

УДК 582.57:581.331:502
doi: 10.17223/19988591/45/3

В.Н. Годин, С.В. Дозорова, Т.В. Архипова

Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия

Андромоноэция у *Aegorodium podagraria* L. (Ariaceae) в Московской области

*Рассмотрены особенности проявления андромоноэции у длиннокорневищного травянистого поликарпического растения *Aegorodium podagraria*. Выявлено, что у *A. podagraria* в пределах одной особи образуются два типа цветков – обоеполые и тычиночные, которые имеют структурные и размерные отличия. В тычиночных цветках наблюдается полная редукция гинецея, от которого остались только стилоподии, выполняющие функции нектарников. Флоральные единицы у *A. podagraria* – двойные зонтики, состоящие из простых зонтиков. Синфлоресценции данного вида представлены кистями или метелками из двойных зонтиков. Простые зонтики могут включать только обоеполые цветки (на главном побеге у мощно развитых особей с разветвленными паракладиями), обоеполые и тычиночные цветки (последние всегда в центре зонтиков) или только тычиночные цветки (на побегах самых высоких порядков ветвления). Обсуждаются причины выявленных размерных различий обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках и двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления, тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления.*

Ключевые слова: андромоноэция; *Aegorodium podagraria*; синфлоресценция.

Введение

Андромоноэция – вид половой дифференциации цветковых растений, при которой каждая особь образует два морфологически различных типа цветков: тычиночные и обоеполые. Андромоноэция – сравнительно нечастый вариант половой экспрессии, встречается примерно у 2% цветковых растений [1, 2]. Чаще всего данная форма половой дифференциации распространена у представителей таких семейств, как Ariaceae [3, 4], Araliaceae [2, 5], Fabaceae [6], Poaceae, Solanaceae [7]. В пределах семейства Ariaceae многими исследователями выявлены общие закономерности пространственного взаимного расположения обоеполых и тычиночных цветков: с возрастанием порядка побега, на котором образуется зонтик, увеличивается доля тычиночных цветков и соответственно снижается доля обоеполых цветков [8–10]. По мнению целого ряда исследователей, сочетание андромоноэции и последовательности цветения цветков в двойных и простых зонтиках на побегах разного порядка ветвления обеспечивает высококую долю ксеногамии

у многих представителей данного семейства в умеренном поясе Северного полушария [10, 11]. Несмотря на многолетние и разносторонние исследования полового полиморфизма представителей семейства *Apiaceae*, остаются нерешенными многие вопросы половой дифференциации видов этого семейства.

В качестве объекта наших исследований выбрана *Aegopodium podagraria* L. (снять обыкновенная) – многолетнее травянистое длиннокорневищное поликарпическое растение [12]. *A. podagraria* – европейско-сибирский бореальный вид. Ареал вида охватывает всю Европу, за исключением Крайнего Севера и южной части, Кавказ, Малую Азию, некоторые районы Средней Азии и Сибири. В Европе *A. podagraria* тяготеет главным образом к широколиственным лесам, однако довольно часто входит под полог смешанных, хвойно-широколиственных и хвойных лесов, доходя до северной окраины материка.

В доступной нам литературе имеются немногочисленные сведения о структуре синфлоресценций *A. podagraria*. По данным Т.В. Кузнецовой и А.К. Тимониной [13], флоральная единица у данного вида – двойной зонтик, паракладии немногочисленные и неразветвленные, а синфлоресценция представляет собой закрытую кисть или дихазий из двойных зонтиков. Данные о половой дифференциации *A. podagraria* довольно фрагментарны. Согласно сводке Р. Knuth [8], терминальные двойные зонтики образуют обоеполые цветки, в то время как двойные зонтики на побегах второго порядка включают краевые обоеполые цветки и центральные тычиночные цветки. Б.К. Шишкин [14] сообщает о том, что у *A. podagraria* терминальный двойной зонтик образует семена (включает обоеполые цветки), боковые зонтики более мелкие и обыкновенно бесплодные (содержат тычиночные цветки). По данным J. Korta [15], помимо обоеполых цветков, в зонтиках встречаются и тычиночные цветки. Согласно данным А. Wróblewska [16], доля тычиночных цветков увеличивается при возрастании порядка побега, на котором они образуются, от 5,7% в терминальных двойных зонтиках до 48,3% в двойных зонтиках на побегах третьего порядка. Неоднозначность данных литературы о половой дифференциации данного вида и отсутствие сведений о структурных и размерных различиях тычиночных и обоеполых цветков у *A. podagraria* определили цель работы – выявление основных закономерностей половой дифференциации *A. podagraria*.

Материалы и методики исследования

Изучение особенностей половой дифференциации *A. podagraria* проводили в фазу массового цветения вида в 2016 и 2017 гг. в естественных условиях Московской области (Истринский район, окр. п. Павловская Слобода, 55°48'52"N, 37°05'16"E).

Мы вслед за рядом исследователей [13] используем единую терминологию и систему обозначения для всех зонтиков в пределах синфлоресценции

у представителей сем. Ариасеае: простой зонтик; сложный, или двойной, зонтик, состоящий из простых зонтиков; терминальный двойной зонтик заканчивает главный побег.

Для выявления особенностей строения синфлоресценций *A. podagraria* закладывали трансекты в местах массового произрастания вида. В районе исследования *A. podagraria* изучена в составе лесного суходольного разнотравно-снытевого луга. В конце активного цветения вида, когда все зонтики на побегах разных порядков полностью сформированы, у каждой особи на трансекте подсчитывали число двойных зонтиков на побегах разного порядка ветвления. У 10 особей с каждой трансекты, выбранных случайным образом, учитывали следующие параметры: число двойных зонтиков на побегах разного порядка ветвления, их диаметр, длину их лучей, число простых зонтиков в составе двойных зонтиков, диаметр простых зонтиков, длину цветоножек, число обоеполых и тычиночных цветков в простых зонтиках. Измерение метрических признаков проводили с помощью линейки со шкалой деления 1 мм. Заложено пять трансект. Полученные данные с разных трансект объединили для составления обобщенной характеристики счетных и метрических показателей зонтиков на побегах разного порядка у разных особей. Всего исследовано 50 терминальных зонтиков, 100 двойных зонтиков на побегах II порядка ветвления и 50 двойных зонтиков на побегах III порядка ветвления у 50 разных особей.

В связи с тем, что цветки *A. podagraria* характеризуются четко выраженной протандрией и неодновременностью цветения цветков в зонтиках на побегах разного порядка ветвления, сбор цветков для учета размеров различных частей цветка невозможно проводить однократно и одновременно в зонтиках на побегах разного порядка. Поэтому поступали следующим образом. До начала цветения этикетировали 5 особей, выбранных случайным путем. Затем в начале цветения первыми собирали цветки, находящиеся в мужской фазе развития, формирующиеся в двойных зонтиках на побеге I порядка ветвления. В пределах двойных зонтиков выбирали три крайних простых зонтика, их цветки фиксировали в марлевые мешочки и помещали в укушенный алкоголь для хранения. В камеральных условиях у этих цветков в тычиночной стадии развития измеряли параметры венчика и андрогцея. Далее аналогичным образом поступали с цветками, находящимися в пестичной фазе развития, которые также формировались там же в двойных зонтиках на побегах I порядка ветвления. В камеральных условиях у этих цветков в пестичной стадии развития измеряли параметры венчика и гинецея (к этому времени такие цветки обычно уже не имели тычинок и пыльников, которые подсыхали и не сохранялись в цветке). Дальнейшее сравнение параметров венчика у цветков, собранных в тычиночную и пестичную фазы развития, показало отсутствие достоверных различий по изучаемым признакам. Поэтому полученные выборки объединяли для обобщенной характеристики венчика и его частей у цветков двойных зонтиков на побегах I порядка

ветвления. Аналогично поступали с цветками, образующимися в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления. Однако объединение выборок признаков цветков на разных этапах цветения производили только в пределах двойного зонтика на побегах одного порядка ветвления. Таким образом, были получены средние значения следующих параметров цветка в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления: диаметр венчика, длина и ширина лепестков, длина тычинок, длина и ширина пыльников, длина и высота абаксиального стилоподия, длина завязи, длина столбика, диаметр рыльца. Последние три признака определяли только у обоеполых цветков. Размеры частей цветка измеряли с помощью стереоскопического микроскопа «Биомед МС-1» с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40 в зависимости от величины измеряемого органа. Морфологические особенности изучены у 100 обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках, 100 обоеполых цветков в двойных зонтиках на побегах II ветвления и 200 тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления у 25 разных особей.

Данные обработаны методами вариационной статистики [17]. Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования (min-max), среднее арифметическое значение (M), ошибку среднего (m). Сравнение средних арифметических проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента. Сравнение полученных результатов за два года исследования не выявило наличия статистически значимых различий по всем изучаемым параметрам, что позволило в дальнейшем объединить данные для обобщенной характеристики цветков и соцветий данного вида. Результаты вычислений представлены в табл. 1, 2.

Морфология цветков описана согласно «Атласу...» [18]. Для определения качества пыльцы использовали метод окрашивания ацетокармином. Для приготовления препаратов пыльцы использовали по 5 наиболее зрелых пыльников из каждого цветка. С каждой особи брали по 5 цветков из разных частей двойных зонтиков, расположенных на побегах разных порядков. Препарат изучали под микроскопом «Биомед-5» при увеличении 16×10 . Подсчёт пыльцевых зёрен проводили в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовали по 300–500 пыльцевых зёрен. Всего изучена пыльца 250 обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках, 250 обоеполых цветков в двойных зонтиках на побегах на побегах II ветвления и 500 тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления у 50 разных особей. Определение размеров пыльцевых зёрен осуществляли на тех же препаратах, измерение проводили с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца обоеполых и тычиночных цветков по трем признакам: экваториальный диаметр и полярная ось фертильных пыльцевых зёрен, мкм; фертильность пыльцы, %.

Результаты исследования и обсуждение

A. podagraria, как и другие представители семейства Ariaceae, интересна набором приспособлений для осуществления ксеногамии и предотвращения или значительного уменьшения вероятности автогамии, что проявляется, например, в наличии полового полиморфизма в форме андромоноэции. Наше внимание в первую очередь привлекли такие особенности половой дифференциации у *A. podagraria*, как наличие разных половых типов цветков и их пространственное расположение в пределах одной особи, анализ изменений размеров обоеполюх и тычиночных цветков в зависимости от их расположения на побегах разного порядка.

Наши исследования показали, что синфлоресценция у *A. podagraria* представляет собой закрытую кисть из двойных зонтиков, которые заканчивают главный и боковые побеги II порядка (паракладии неразветвленные) или метелку из двойных зонтиков (паракладии разветвленные). В последнем случае двойные зонтики заканчивают главный и боковые побеги II и III порядков. Другими словами, в естественных условиях Московской области у *A. podagraria* встречается два типа особей в зависимости от степени разветвления синфлоресценции: 1) особи с двойными зонтиками на главном и боковых побегах II порядка; 2) особи с двойными зонтиками на главном и боковых побегах II и III порядков. В обоих случаях флоральная единица у *A. podagraria* представляет собой двойной зонтик, который будет совершенным и открытым. Обёртки и обёрточки у простых и двойных зонтиков обычно отсутствуют. Простые зонтики, входящие в состав двойных зонтиков, у данного вида могут быть открытыми или закрытыми. Дело в том, что у *A. podagraria*, как и целого ряда представителей трибы Ariaceae семейства Ariaceae, в простых зонтиках может присутствовать терминальный цветок [12]: у *A. podagraria* терминальный цветок присутствует в части простых зонтиков, тогда как в других он отсутствует. Терминальный цветок у *A. podagraria* встречается у наиболее крупных и сильных экземпляров, причем главным образом в двойных зонтиках на главных побегах, а в его пределах – в периферических простых зонтиках. В дальнейшем выделенные два типа особей *A. podagraria* по степени разветвленности синфлоресценций мы будем рассматривать отдельно друг от друга, поскольку многие их морфометрические показатели будут значительно различаться (см. табл. 1).

Особи с двойными зонтиками на главном и боковых побегах II порядка – наиболее широко распространённый вариант у *A. podagraria* в изученных нами условиях, который встречается примерно у 98% особей. Характеристика морфометрических показателей зонтиков разных типов особей представлена в табл. 1. Синфлоресценция у особей данного типа представляет собой кисть из двойных зонтиков. Главный побег заканчивается крупным терминальным двойным зонтиком. На главном побеге может формироваться от 1 до 7 боковых побегов (паракладиев), также заканчивающихся двой-

ными зонтиками. Анализ данных показывает, что чаще всего встречаются особи с 2–4 двойными зонтиками на боковых побегах и значительно реже распространены другие варианты особей – с 1 или 5–7 зонтиками на побегах II порядка ветвления.

Таблица 1 [Table 1]

**Морфометрические показатели простых и двойных зонтиков
на побегах разного порядка у *Aegopodium podagraria*
[Morphological features of umbels and umbellets on shoots
of different orders in *Aegopodium podagraria*]**

Признак [Morphological features]	Min–max	M±m
Особи с зонтиками на побегах I и II порядков [Individuals with umbels on shoots of the first and second orders]		
Терминальные двойные зонтики [Terminal umbels] n=25		
Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm]	10,0–11,0	10,5±0,4
Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm]	2,5–5,0	4,6±0,4
Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.]	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.]	20–24	23,0±0,7
Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm]	1,3–2,5	2,3±0,2
Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm]	0,5–1,0	0,8±0,04
Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.]	14–30	20,1±1,0
Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], %	0–9,7	2,3±1,0
Двойные зонтики на побегах II порядка [Umbels on shoots of the second order] n=50		
Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm]	5,0–7,0	6,3±0,2
Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm]	1,7–3,5	2,6±0,2
Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.]	1–7	3,3±0,1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.]	18–25	21,7±0,6
Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm]	0,8–1,4	1,2±0,1
Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm]	0,2–0,7	0,5±0,05
Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.]	12–29	19,2±1,0
Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], %	15,3–96,9	52,7±1,9
Особи с зонтиками на побегах I, II и III порядков [Individuals with umbels on shoots of the first, second and third orders]		
Терминальные двойные зонтики [Terminal umbels] n=25		
Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm]	10,0–10,5	10,3±0,2
Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm]	2,3–5,0	4,5±0,4
Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.]	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.]	20–24	22,5±0,4
Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm]	1,0–2,5	2,0±0,2
Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm]	0,3–1,0	0,7±0,05
Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.]	18–32	24,9±1,0
Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], %	0	0

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Признак [Morphological features]	Min-max	M±m
Двойные зонтики на побегах II порядка [Umbels on shoots of the second order] n=50		
Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm]	4,0–5,5	4,6±0,3
Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm]	1,5–2,5	2,1±0,2
Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.]	5–8	6,8±1,0
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.]	19–23	21,0±0,1
Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm]	0,5–1,5	1,0±0,07
Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm]	0,2–0,8	0,5±0,05
Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.]	15–30	21,1±1,0
Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], %	0–26,3	9,2±1,5
Двойные зонтики на побегах III порядка [Umbels on shoots of the third order] n=50		
Диаметр двойного зонтика, см [Diameter of umbels, cm]	3,0–3,2	3,1±0,07
Длина лучей двойного зонтика, см [Length of rays of umbels, cm]	0,3–1,5	0,9±0,08
Число двойных зонтиков, шт. [Number of umbels, psc.]	2–6	5,6±1,0
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. [Number of umbellets, psc.]	10–12	11,0±0,7
Диаметр простого зонтика, см [Diameter of umbellets, cm]	0,3–1,2	0,9±0,08
Длина цветоножек, см [Length of pedicels, cm]	0,3–0,6	0,4±0,07
Число цветков в простых зонтиках, шт. [Number of flowers in umbellets, psc.]	4–12	9,1±0,6
Доля тычиночных цветков в простом зонтике [Portion of male flowers in umbellets], %	100	100

Примечание. Min-max – минимальные и максимальные значения признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – ошибка среднего арифметического значения, n – объем выборки.

[Note. Min-max - Minimum and maximum values of the feature; M - The arithmetic mean; m - The arithmetic mean error; n - Sample size].

Терминальные двойные зонтики на главном побеге – самые крупные из зонтиков всей особи, имеют диаметр от 10,0 до 11,0 см и состоят из 14–30 простых зонтиков, расположенных в 3–4 круга. Длина лучей двойных зонтиков постепенно уменьшается от периферии к центру зонтика и варьирует от 2,5 до 5,0 см.

Простые зонтики в составе терминального двойного зонтика могут формировать тычиночные цветки. У *A. podagraria* тычиночные цветки располагаются только в центре простых зонтиков и окружены периферическими обоеполыми цветками. Доля тычиночных цветков в простых зонтиках на главном побеге незначительна – 2,3% – и находится в прямой зависимости от числа двойных зонтиков, образуемых особью.

В наших исследованиях выявлено два типа особей в зависимости от наличия или отсутствия тычиночных цветков в простых зонтиках на главном побеге: 1) тычиночные цветки отсутствуют в простых зонтиках терминального зонтика. Такие особи характеризуются всегда образованием нескольких (3–7) двойных зонтиков на побегах II порядка. 2) Тычиночные цветки встречаются в простых зонтиках терминального зонтика. В данном случае

на особи формируются 1–2 двойных зонтика на побегах II порядка. Иными словами, при увеличении числа боковых побегов II порядка уменьшается вероятность образования тычиночных цветков в простых зонтиках терминального зонтика. В случае формирования тычиночных цветков в простых зонтиках они всегда будут располагаться в центре простого зонтика, а последние встречаются исключительно в центре двойных зонтиков.

Двойные зонтики на боковых побегах II порядка меньше, чем терминальные двойные зонтики (см. табл. 1): диаметр первых варьирует от 5,0 до 7,0 см. Средняя длина лучей и число простых зонтиков меньше, чем аналогичные признаки у терминальных двойных зонтиков. При этом простые зонтики располагаются обычно в 2–3 кругах в двойных зонтиках на побегах II порядка. Следовательно, все изученные показатели у двойных зонтиков на побегах II порядка меньше, чем у терминальных двойных зонтиков.

Тычиночные цветки в двойных зонтиках на побегах II порядка также располагаются в центре простых зонтиков. Однако число их возрастает при переходе от периферических простых зонтиков к центральным. Так, если средняя доля тычиночных цветков в периферических простых зонтиках составляет 26,2%, то у центральных простых зонтиков она увеличивается до 63,1%. Тем не менее наблюдается очень высокая степень варьирования участия тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II порядка, которая зависит от числа боковых побегов II порядка, которые образует особь. При формировании одного–двух двойных зонтиков на боковых побегах у особи доля тычиночных цветков значительна и может достигать 97%, при этом центральные простые зонтики могут состоять исключительно из тычиночных цветков. Иная ситуация наблюдается у особей, образующих несколько (3–7) двойных зонтиков на побегах II порядка ветвления. У таких особей участие тычиночных цветков заметно ниже и составляет в среднем 45,2%.

Подводя итог вышесказанному, можно констатировать следующие закономерности, проявляющиеся в особенностях строения синфлоресценций особей *A. podagraria*, когда образуются двойные зонтики только на побегах II порядка ветвления:

1. Средний диаметр двойных зонтиков, длина их лучей, общее число цветков в них уменьшаются по мере увеличения порядка зонтика.

2. Средний диаметр простых зонтиков, длина цветоножек, общее число цветков в них также уменьшаются по мере увеличения порядка двойного зонтика, а также по мере приближения их к центру двойного зонтика.

3. Доля тычиночных цветков напрямую зависит от мощности развития особи и числа образуемых ею двойных зонтиков на побегах II порядка: при увеличении числа боковых побегов II порядка число тычиночных цветков в простых и двойных зонтиках на главном и боковых побегах минимально.

Рассмотрим теперь особи, у которых степень разветвления синфлоресценции достигает III порядка ветвления и двойные зонтики располагаются на побегах не только II, но и III порядков ветвления. Доля таких особей в

изученных популяциях *A. podagraria* незначительна и составляет обычно 2%. У этих особей наблюдаются все те же закономерности изменения параметров простых и двойных зонтиков, что у ранее рассмотренных особей только с двумя порядками ветвления синфлоресценции. Однако имеются и некоторые отличия, самые главные из которых заключаются в следующем:

1. Простые зонтики терминального двойного зонтика никогда не образуют тычиночных цветков.

2. Доля тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления невелика (в среднем 9,2%) и менее вариабельна, чем доля тычиночных цветков у особей с двумя порядками ветвления синфлоресценции в аналогичных зонтиках.

3. Простые и двойные зонтики на побегах III порядка ветвления состоят исключительно из тычиночных цветков.

Перечисленные отличия напрямую связаны с увеличением степени разветвленности синфлоресценции у *A. podagraria*. Выше было показано, что участие тычиночных цветков в простых и двойных зонтиках зависит от мощности развития особей и числа образуемых ею паракладиев (побегов II порядка ветвления). Особи с разветвленными паракладиями и двойными зонтиками на побегах III порядка ветвления логически продолжают данную закономерность, поскольку у таких особей число двойных зонтиков на побегах II порядка, как правило, достаточно большое (от 5 до 8 шт.).

Сравнение полученных нами закономерностей взаимного пространственного расположения тычиночных и обоеполых цветков с имеющимися в литературе данными показывает следующее. Довольно неожиданными выглядят данные А. Wróblewska [16] о том, что в двойных зонтиках на побегах III порядка ветвления доля тычиночных цветков составляет 48,3%. По нашим данным, если у особей *A. podagraria* имеются двойные зонтики на побегах III порядка ветвления, то они состоят исключительно из тычиночных цветков. Чисто теоретически можно предположить, что у *A. podagraria* возможно образование двойных зонтиков на побегах IV порядка ветвления, однако таких данных А. Wróblewska не приводит и в наших исследованиях таких особей не выявлено. Поэтому факт такой высокой доли обоеполых цветков в двойных зонтиках на побегах III порядка ветвления пока объяснить не представляется возможным.

Морфология обоеполых и тычиночных цветков у *Aegopodium podagraria*. Цветки *A. podagraria*, как и цветки большинства представителей семейства *Apiaceae*, построены относительно однообразно. Обоеполые цветки *A. podagraria* полные, циклические, 4-круговые, с 5-членными (околоцветник и андроцей) или 2-членными (гинецей) кругами. Околоцветник двойной, прикрепленный, как и тычинки, к верхней части завязи.

Цветоножки очень длинные (в несколько раз превышают длину чашечки и венчика), длиной от 0,5 до 1,0 см, неравные в пределах простых зонтиков. Наиболее длинные цветоножки характерны для краевых цветков, наиболее

короткие – для центральных цветков простых зонтиков. Цветоножки тонкие, голые, гладкие, у краевых цветков они отклоненные, у центральных цветков простых зонтиков – прямостоячие.

Околоцветник. Чашечка незаметна. Венчик опадающий, образован из пяти свободных, белых, обратнойцевидной формы лепестков, с несколькими секреторными каналами, которые ветвятся. Диаметр венчика обоеполых цветков варьирует от 2,8 до 4,3 мм и зависит от положения цветка в простых и двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления.

Лепестки имеют довольно своеобразное строение: из узкого короткого ноготка они расширяются в пластинку лепестка, затем вновь суживаются и суженой частью загибаются внутрь цветка, производя впечатление двулопастных. Лепестки с коротким ноготком, горизонтальные, голые, гладкие. Длина лепестков обоеполых цветков варьирует от 1,1 до 1,8 мм, их ширина – от 1,3 до 1,6 мм.

Подавляющее большинство исследователей описывают цветки у видов зонтичных как актиноморфные или зигоморфные (вследствие увеличения лепестков у краевых цветков простых зонтиков). Однако актиноморфность цветков *A. podagraria*, как и целого ряда других представителей, проявляется исключительно в особенностях строения околоцветника и андроеца. Тем не менее в целом цветки *A. podagraria* можно охарактеризовать как зигоморфные, учитывая особенности строения гинецея.

Андроец. Андроец состоит из 5 тычинок, чередующихся с лепестками, гаплостемонный, свободный. Тычинки прикреплены к верхней части завязи своими основаниями. Тычиночные нити длинные, тонкие, голые, гладкие, свободные, равные, в бутоне загнутые внутрь цветка, в функционирующем состоянии слегка изогнуты внутрь. Тычинки в начале цветения равны по длине лепесткам, позднее – значительно длиннее их. Длина тычинок у обоеполых цветков варьирует от 1,8 до 2,8 мм и также зависит от положения цветков в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления.

Пыльники в очертании эллиптические, качающиеся, жёлтые, прикрепляются спинной стороной в своей средней части, длиной от 0,43 до 0,57 мм и шириной от 0,40 до 0,48 мм у обоеполых цветков. Теки пыльников сближенные (разделены очень узким связником).

Цветки протандрические (первыми созревают и вскрываются пыльники, позднее созревает гинецей). Пыльник 4-гнездный, раскрывается интрорзно, гнезда сближены попарно в две теки. Пыльники опадающие вскоре после раскрывания венчика цветков.

Пыльца. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, слегка сжатые с экватора, в очертании с полюса – треугольно-округлые, с вогнутыми сторонами. Полярная ось пыльцевых зерен у обоеполых цветков варьирует от 26,3 до 35,0 мкм, экваториальный диаметр – от 15,0 до 20,0 мкм. Фертильность пыльцы высокая и составляет в среднем 83,8%. Степень ее фертильности не зависит от полового типа цветка.

Гинецей. Гинецей синкарпный, с двугнездной завязью, содержащей в каждом гнезде по одному развитому анатропному семязачатку. Завязь, как и у других представителей сем. Ariaceae, образована двумя плодолистиками и приросшими к ним основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок, при незначительном участии оси, полунижняя, так как все части цветка прикреплены к ней ниже подстолбиев, составляющих верхушку завязи, длиной от 1,3 до 1,6 мм.

Стилодиев – два, свободные, длинные (превышают почти в 2 раза длину завязи), тонкие, нитевидной формы, голые, остаются на завязи и сохраняют свою форму после отцветания цветка, длиной от 2,5 до 2,9 мм. В зависимости от стадии развития цветка стилодии меняют своё пространственное расположение относительно вертикальной оси цветка. В недавно раскрывшемся цветке (тычиночная стадия развития) стилодии очень короткие, располагаются параллельно друг другу, прямостоячие. После опадения пыльников (пестичная стадия развития) стилодии заметно удлиняются, отклоняются на спинную сторону мерикарпиев. Завязи в поперечном сечении полукруглой формы, с 5 нитевидными слабо выступающими ребрами.

Рыльце верхушечное, незаметное, простое, полушаровидное или головчатое, голое, гладкое, прямое (расположено по вертикальной оси стилодия), диаметром от 0,15 до 0,18 мм. Стилодии совершенно независимы друг от друга и прикрепляются к завязи по внутреннему краю щели по её верхушке, сдвинутые (занимают нетерминальное положение).

Нектарники. Нектарники внутрицветковые, приурочены к гинецею. Подстолбия (стилоподии, железистый диск) представляют собой расширенную часть стилодия в месте прикрепления его к завязи, конической формы, выполняют функции нектарников. Длина адаксиальных стилоподиев варьирует от 0,60 до 0,70 мм, высота – от 0,60 до 0,75 мм.

Стилоподии в пределах одного цветка отличаются по размерам: более крупные стилоподии характерны для адаксиальных плодолистиков (обращенных к несущей цветков оси), более мелкие стилоподии выявлены у абаксиальных плодолистиков (обращённых к кроющему листу цветка). Так, длина абаксиального стилоподия составляет в среднем 0,65 мм, а адаксиального – 0,58 мм ($p = 4,2 \times 10^{-5}$), высота абаксиального стилоподия – 0,63 мм, адаксиального – 0,58 мм ($p = 0,016$).

Возвращаясь к симметрии цветков *A. podagraria*, необходимо отметить, что особенности пространственного расположения двух плодолистиков относительно элементов околоцветника и андроеца не позволяют считать цветки актиноморфными. В трансверсальной плоскости через цветок *A. podagraria*, как и у многих других представителей сем. Ariaceae, невозможно провести плоскость симметрии, поскольку при этом, во-первых, отсекаются несимметричные части двух лепестков и чашелистиков, а во-вторых, адаксиальные и абаксиальные стилоподии различаются своими размерами. Единственная плоскость симметрии может быть проведена только в

медианной плоскости. Следовательно, цветки *A. podagraria* следует считать медианно-зигоморфными.

Тычиночные цветки. Тычиночные цветки – в отличие от обоеполых цветков – неполные, циклические, 3-круговые, околоцветник и андроцей которых пятичленные. Структурных различий между обоеполыми и тычиночными цветками *A. podagraria* по особенностям строения околоцветника и андроеца не выявлено. В тычиночных цветках наблюдается редукция гинецея, что выражается в отсутствии плодолистиков и завязи. Однако в тычиночных цветках сохраняются стилоподии как структурные элементы гинецея, которые не подверглись редукции в связи с тем, что они выполняют функции нектарников. Как и у обоеполых цветков, в тычиночных цветках выявлены достоверные размерные различия абаксиальных и адаксиальных стилоподиев; так, длина абаксиального стилоподия в среднем составляет 0,56 мм, а адаксиального – 0,50 ($p = 0,001$). Кроме того, выявлены размерные различия между обоеполыми и тычиночными цветками по ряду признаков околоцветника, андроеца.

Сравнение обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках и двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления. По многим изученным признакам цветка (параметрам околоцветника, андроеца и гинецея) обоеполые цветки, расположенные в терминальных двойных зонтиках, всегда достоверно крупнее, чем обоеполые цветки, развивающиеся в двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления (см. табл. 2). Иными словами, при увеличении порядка ветвления побега, на котором формируются двойные зонтики с обоеполыми цветками, параметры последних уменьшаются. Исключение составляют параметры пыльцы и степени ее фертильности: размеры пыльцы и доля окрашенных пыльцевых зерен не зависели и были примерно одинаковыми у обоеполых цветков в двойных зонтиках на главном побеге и побегах I порядка ветвления.

Сравнение обоеполых и тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах II и III порядков ветвления. Большинство исследованных признаков тычиночных цветков меньше, чем у обоеполых цветков, развивающихся в двойных зонтиках на побегах II порядков ветвления. Однако данные различия не всегда достоверны, за исключением длины стилоподия. Обратную ситуацию можно видеть по такому признаку, как длина пыльников, которые достоверно крупнее у тычиночных цветков, чем у обоеполых. Интересно отметить тот факт, что степень фертильности пыльцы обоеполых и тычиночных цветков также достоверно не различались, как и параметры пыльцы из этих цветков. Отсутствие достоверных различий в размерах частей обоеполых цветков на побегах II порядков ветвления и тычиночных цветков на побегах II и III порядков ветвления, возможно, связано с меньшими изменениями в размерах цветков при переходе от побегов II порядка к побегам III порядка ветвления, чем при переходе от главного побега к побегам II порядка.

Таблица 2 [Table 2]

**Морфометрические показатели обоеполых и тычиночных цветков
в двойных зонтиках на побегах разного порядка у *Aegopodium podagraria*
[Morphological features of perfect and staminate flowers in umbels
on shoots of different orders in *Aegopodium podagraria*]**

Признаки [Morphological features]	Обоеполые цветки в терминаль- ных зонтиках [Perfect flowers in terminal um- bels] n = 100	t^*	Обоеполые цветки в зонтиках на побегах II порядка [Perfect flowers in umbels on shoots of the second order] n = 100	t^{**}	Тычиночные цветки в зонтиках на побегах II и III порядков [Staminate flow- ers in umbels on shoots of the second and third orders] n = 200
Диаметр венчика, мм [Corolla diameter, mm]	4,00±0,09	10,090	2,93±0,09	0,644	2,84±0,09
t^{***}			10,729		
Длина лепестков, мм [Length of petals, mm]	1,63±0,04	7,612	1,20±0,04	0,026	1,20±0,06
t			5,783		
Ширина лепестков, мм [Width of petals, mm]	1,47±0,03	4,217	1,23±0,05	0,990	1,18±0,03
t			6,371		
Длина тычинок, мм [Length of stamens, mm]	2,61±0,04	4,892	2,14±0,09	0,350	2,09±0,09
t			5,372		
Длина пыльников, мм [Length of anthers, mm]	0,52±0,01	5,557	0,44±0,01	5,527	0,53±0,01
t			0,461		
Ширина пыльников, мм [Width of anthers, mm]	0,44±0,01	2,373	0,42±0,01	1,789	0,44±0,01
t			0,374		
Длина полярной оси пыльцевых зерен, мкм [Length of the polar axis of pollen, mcm]	32,5±0,47	1,979	31,1±0,51	0,161	31,0±0,58
t			2,011		
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм [Equatorial diameter of pollen, mcm]	18,4±0,36	0,748	18,8±0,35	0,518	18,5±0,36
t			0,258		
Фертильность пыльцы [Fertility of pollen], %	83,8±3,43	1,741	74,2±4,37	2,059	84,3±2,27
t			0,115		
Длина абаксиально- го стилоподия, мм [Abaxial stylopo- dium length, mm]	0,71±0,01	4,344	0,64±0,01	3,084	0,56±0,02
t			5,439		
Высота абаксиально- го стилоподия, мм [Abaxial stylopo- dium height, mm]	0,68±0,02	2,191	0,63±0,05	0,184	0,62±0,02

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Признаки [Morphological features]	Обоеполые цветки в терминаль- ных зонтиках [Perfect flowers in terminal um- bels] n = 100	t^*	Обоеполые цветки в зонтиках на побегах II порядка [Perfect flowers in umbels on shoots of the second order] n = 100	t^{**}	Тычиночные цветки в зонтиках на побегах II и III порядков [Staminate flow- ers in umbels on shoots of the second and third orders] n = 200
t			2,808		
Длина завязи, мм [Ovary length, mm]	1,42±0,03	4,540	1,21±0,04	–	–
Длина столбика, мм [Stylodium length, mm]	2,74±0,04	26,282	1,63±0,02	–	–
Диаметр рыльца, мм [Diameter of stigma, mm]	0,17±0,04	4,698	0,14±0,01	–	–

Примечание. t – значения критерия Стьюдента при сравнении средних арифметических показателей обоеполых цветков в зонтиках на побегах I и II порядка (*), обоеполых цветков в зонтиках на побегах II порядка и тычиночных цветков (**), обоеполых цветков в зонтиках на побегах I и тычиночных цветков (***). n – объем выборки. Прочерк означает отсутствие данных. Статистически значимые значения критерия Стьюдента (t) выделены полужирным шрифтом.

[Note. t - values of Student's t-test when comparing the mean value of perfect flowers in umbels on shoots of the first and second orders (*), perfect flowers in umbels on shoots of the second order and staminate flowers (**), perfect flowers in umbels on shoots of the first order and staminate flowers (***). n - Sample size. A dash indicates the absence of data. Distinct differences of values of Student's t-test (t) are shown in bold].

Сравнение обоеполых цветков в терминальных двойных зонтиках и тычиночных цветков на побегах II и III порядков ветвления. За исключением размеров пыльников и пыльцы, а также ее фертильности, все остальные параметры тычиночных цветков всегда достоверно меньше, чем аналогичные признаки обоеполых цветков на главном побеге. Отсутствие различий в размерах пыльников в обоеполых цветках и тычиночных цветках, по нашему мнению, вряд ли можно связать с имеющимися в литературе гипотезами, объясняющими наличие различий размеров околоцветника, андроеца и гинецея у цветков диэцичных или гинодиэцичных растений [19, 20]. В случае андромоноэцичных видов обоеполые цветки и их части, как правило, крупнее, чем тычиночные. Основное объяснение этому – расположение тех и других на побегах разного порядка ветвления, что приводит к разной степени обеспеченности питательными веществами. В этом же кроется наблюдающийся переход обоеполых цветков в зонтиках на побегах низких порядков ветвления к тычиночным или иногда даже стерильным цветкам в зонтиках на побегах высоких порядков ветвления. Следовательно, при переходе от побегов I порядка к побегам III порядка ветвления наблюдается закономерное и последовательное уменьшение размеров цветков, за исключением длины и ширины пыльников, размеров пыльцы и ее фертильности.

Анализируя полученные данные о размерных различиях обоеполых и тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления, необходимо учитывать отдельно два аспекта: 1) сравнение обоеполых цветков на побегах разного порядка ветвления и 2) сравнение обоеполых и тычиночных цветков на побегах одного и разного порядков ветвления.

Рассмотрим сначала различия в размерах обоеполых цветков, формирующихся в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления. К большому сожалению, приходится констатировать, что многие исследователи, занимавшиеся изучением морфологических особенностей цветков представителей сем. Ариасеае, крайне редко приводят статистические данные о различиях параметров цветков и их частей в зонтиках на побегах разного порядка. В литературе общеизвестным фактом считается уменьшение размеров цветков и их составляющих при увеличении порядка ветвления побегов, на которых они образуются [8, 21, 22]. Рассматривая причины таких последовательных и закономерных изменений размеров цветков, многие авторы связывают их с неодинаковыми условиями для роста и развития цветков в целом на побегах разного порядка ветвления, которые в свою очередь приводят к оригинальным особенностям цветения многих представителей сем. Ариасеае. Именно отличия в степени доступности элементов питания обуславливают размерные различия обоеполых цветков, располагающихся в разных по положению простых зонтиках в составе двойных зонтиков на побеге одного порядка ветвления и обоеполых цветков в двойных зонтиках на главном побеге и побегах I порядка ветвления. Можно предположить, что степень размерных различий будет отличаться при переходе между двойными зонтиками на главном побеге и на побегах II порядка ветвления, с одной стороны, и двойными зонтиками на побегах II и III порядков ветвления – с другой. По всей видимости, наиболее четко размерные различия цветков проявляются между двойными зонтиками на главном побеге и на побегах II порядка ветвления, чем между двойными зонтиками на побегах II и III порядков ветвления. Однако высказанное предположение нуждается в экспериментальной проверке на других представителях сем. Ариасеае, у которых цветки одного полового типа формируются в зонтиках на побегах разного (III–V) порядка ветвления.

Анализу размерных различий обоеполых и тычиночных цветков у представителей разных семейств также посвящена немногочисленная литература. Ряд исследователей [23, 24] констатируют, что обоеполые цветки, располагающиеся на побегах низкого порядка ветвления, крупнее тычиночных цветков, формирующихся на побегах высокого порядка ветвления. Полученные нами данные полностью подтверждают имеющиеся в литературе сведения. Особенно отчетливо размерные различия двух половых типов цветков проявляются, если сравнивать усредненные данные по всем обоеполым цветкам (на главном побеге и на побегах II порядка ветвления) и тычиночным цветкам (на побегах II и III порядков ветвления). Однако в данной ситуации об-

наруженные размерные различия обусловлены, как нам представляется, не половым диморфизмом цветков, а исключительно различной топографией двух типов цветков на побегах разного порядка ветвления. Намного интереснее рассмотреть ситуацию, когда обоеполые и тычиночные цветки одновременно расположены в двойных зонтиках на побеге одного порядка ветвления, что встречается у *A. podagraria*. Из приведенного выше анализа ясно видно, что тычиночные цветки меньше обоеполых цветков, но различия эти недостоверны, когда оба типа цветков расположены в пределах двойных зонтиков на побегах II второго порядка ветвления. Тем не менее здесь, на наш взгляд, опять главенствующую роль играет топография цветков. Дело в том, что тычиночные цветки всегда располагаются в центре простого зонтика, получая меньше питательных веществ для своего роста и развития, чем краевые обоеполые цветки.

Анализ имеющихся немногочисленных литературных данных о сравнении размеров пыльцы обоеполых и тычиночных цветков у представителей сем. Ариáceае показывает следующее. Нам известны только данные М.Л. McKone и С.Л. Webb [25], которые показали, что объем пыльцевых зерен обоеполых цветков у *Lignocarpa diversifolia* (Cheeseman) J.W. Dawson и *Gingidia harveyana* (F. Muell.) J.W. Dawson достоверно больше, чем у тычиночных цветков. К сожалению, авторы не уточняют, располагаются ли обоеполые и тычиночные цветки в зонтиках на побегах одного или разного порядков ветвления, сообщая только, что тычиночные цветки располагаются у этих видов в центре простых зонтиков.

Выводы

1. Основная флоральная единица у *A. podagraria* представляет собой двойной зонтик, состоящий из простых зонтиков. Синфлоресценция у *A. podagraria* в зависимости от степени разветвленности может быть представлена закрытой кистью или метелкой из двойных зонтиков.

2. *A. podagraria* относится к андромоноэичным растениям, у которых на одной особи встречаются два половых типа цветков – тычиночные и обоеполые. Перечисленные два типа цветков могут встречаться в пределах как одного простого и двойного зонтика (на побегах низких порядков ветвления) или исключительно тычиночные цветки могут принимать участие в формировании простых и двойных зонтиков (на побегах самых высоких порядков ветвления). Тычиночные цветки, если они входят в состав двойных зонтиков, всегда занимают центральное положение в простых зонтиках. В пределах двойных зонтиков число тычиночных цветков увеличивается при переходе от краевых простых зонтиков к центральным. Участие тычиночных и обоеполых цветков в образовании простых зонтиков напрямую зависит от мощности развития особей (формирование побегов II и III порядков ветвления) и степени разветвленности синфлоресценции (образование разветвлен-

ных паракладиев). Минимальное участие тычиночных цветков (иногда даже их полное отсутствие) характерно для двойных зонтиков, расположенных на главном побеге у мощно развитых особей или у особей с разветвленными паракладиями.

3. У *A. podagraria* четко выделяются два половых типа цветков – обоеполые и тычиночные, которые характеризуются не только различной структурой, но и отражаются в размерных отличиях практически всех частей цветка. Обоеполые цветки у *A. podagraria* всегда крупнее, чем тычиночные цветки. Это проявляется в параметрах венчика и его частей, длины тычинок и параметрах стилоподия. Исключение составляют только параметры пыльников, которые примерно одинакового размера у обоеполых и тычиночных цветков. В тычиночных цветках отмечается полная редукция плодолистиков, за исключением одной их структурной части – стилоподиев, которые сохранились в тычиночных цветках из-за выполняемой ими функции нектаровыделения.

Литература

1. Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora // *Bibliotheca Genetica*. 1922. Vol. 3. PP. 1–62.
2. Schlessmann M.A. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned // *Plant Diversity and Evolution*. 2010. Vol. 128, № 1–2. PP. 233–245. doi: <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
3. Годин В.Н. Анализ полового полиморфизма растений подкласса Rosidae в Сибири // *Сибирский экологический журнал*. 2012. Т. 19, № 3. С. 453–460.
4. Годин В.Н. Половые формы и их экологические корреляции у цветковых растений Сибири // *Экология*. 2017. № 5. С. 357–364. doi: <https://doi.org/10.7868/S0367059717050055>
5. Torices R., Mendez M., Gomez J.M. Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms // *New Phytologist*. 2011. Vol. 190, № 1. PP. 234–248. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03609.x>
6. Casimiro-Soriguer R., Herrera J., Talave S. Andromonoecy in an Old World Papilionoid legume, *Erophaca baetica* // *Plant Biology*. 2013. Vol. 15, № 2. PP. 353–359. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00648.x>
7. Diggle P.K., Miller J.S. Developmental plasticity, genetic assimilation, and the evolutionary diversification of sexual expression in *Solanum* // *American Journal of Botany*. 2013. Vol. 100, № 6. PP. 1050–1060. doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.1200647>
8. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann. 1898. Bd. II, T. I. 696 s.
9. Bell C.R. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae, or evidence for specialization in unspecialized flowers // *The biology and chemistry of the Umbelliferae* / ed. by V.H. Heywood. London : Academic Press, 1971. PP. 93–108.
10. Reuther K., Claßen-Bockhoff R. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in *Apiaceae-Apioideae* // *Plant Diversity and Evolution*. 2010. Vol. 128, № 1-2. PP. 181–220. doi: <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
11. Годин В.Н., Перкова Т.В. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства *Apiaceae* (Московская область) // *Ботанический журнал*. 2017. Т. 102, № 1. С. 35–47.

12. Смирнова О.В. *Aegopodium podagraria* L. // Биологическая флора Московской области / отв. ред. Т.А. Работнов. М. : МГУ, 1974. Вып. 1. С. 131–141.
13. Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2017. 183 с.
14. Шишкин Б.К. Род 1018. Сныть – *Aegopodium* L. // Флора СССР / отв. ред. В.Л. Комаров. Т. 16 / ред. Б.К. Шишкин. М.; Л. : АН СССР, 1950. С. 451–458.
15. Korta J. *Aegopodium podagraria* L. Podagrycznik pospolity. L'Egopode podagraire. I. Analyse anatomique // Acta biologica Cracoviensia. Series botanica. 1962. Vol. 5, № 1. PP. 63–76.
16. Wróblewska A. Kwitnienie i pożytek pyłkowy wybranych gatunków z rodziny baldaszkowatych – Umbelliferae Juss. (Apiaceae Lindl.) w okolicach Lublina. Część I. Biologia i obfitość kwitnienia // Acta agrobotanica. 1992. Vol. 45, № 1–2. PP. 5–24. doi: <https://doi.org/10.5586/aa.1992.001>
17. Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. N. Y. : W.H. Freeman and Co, 2012. 937 p.
18. Федоров Ал.А., Аргюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. : Наука, 1975. 351 с.
19. Eckhart V.M. Sexual dimorphism in flowers and inflorescences // Geber M.A., Dawson T.E., Delph L.F. (eds.) Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin : Springer, 1999. PP. 123–148. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-662-03908-3_5
20. Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 12. С. 1465–1487.
21. Ajani Y., Bull-Hereñu K., Claßen-Bockhoff R. Patterns of flower development in Apiaceae–Apioidae // Flora. 2016. Vol. 221. PP. 38–45. doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.004>
22. Kirchoff V.K., Claßen-Bockhoff R. Inflorescences: concepts, function, development and evolution // Annals of Botany. 2013. Vol. 112, № 8. PP. 1471–1476. doi: <http://doi.org/10.1093/aob/mct267>
23. Pedersoli G.D., Teixeira S.P. Floral development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, two andromonoecious mimosoid trees (Leguminosae) // International Journal of Plant Sciences. 2016. Vol. 177, № 1. PP. 60–75. doi: <https://doi.org/10.1086/683845>
24. Krosnick S.E., Perkin J.S., Schroeder T.S., Campbell L.G., Jackson E.B., Maynard S.C., Waters C.G., Mitchell J.S. New insights into floral morph variation in *Passiflora incarnata* L. (Passifloraceae) in Tennessee, U.S.A. // Flora. 2017. Vol. 236–237. PP. 115–125. doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.10.005>
25. McKone M.J., Webb C.J. A difference in pollen size between the male and hermaphrodite flowers of two species of Apiaceae // Australian Journal of Botany. 1988. Vol. 36, № 3. PP. 331–337. doi: <https://doi.org/10.1071/BT9880331>

Поступила в редакцию 07.07.2018 г.; повторно 17.10.2018 г.;
принята 25.12.2018 г.; опубликована 21.03.2019 г.

Авторский коллектив:

Годин Владимир Николаевич – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники, Институт биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (Россия, 119435, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1, корп. 1).

E-mail: godinvn@yandex.ru

Дозорова Светлана Владимировна – магистр кафедры ботаники, Институт биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (Россия, 119435, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1, корп. 1).

E-mail: sveta_73_1993@mail.ru

Архипова Татьяна Валентиновна – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, Институт биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (Россия, 119435, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1, корп. 1). E-mail: tata50509@mail.ru

For citation: Godin VN, Dozorova SV, Arkhipova TV. Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:47–68. doi: 10.17223/19988591/45/3 In Russian, English Summary

Vladimir N. Godin, Svetlana V. Dozorova, Tatyana V. Arkhipova

Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russian Federation

Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region

In Apiaceae, hermaphroditism and andromonoecy are the most common sexual systems, especially in the northern hemisphere. The available literature contains little information about the structure of synflorescences in *Aegopodium podagraria* L. and the peculiarities of its sexual expression. The main aim of our research was to identify the sexual differentiation in perennial rhizomatous herb *A. podagraria*.

We observed natural populations near Pavlovskaya Sloboda village (Moscow region, 55°48'52"N, 37°05'16"E) in 2016 and 2017. We used standardised terminology and designation system for all umbels within the synflorescence in Apiaceae representatives [Kuznetzova TV and Timonin AC, 2017]: simple umbel; compound or double umbel composed of simple umbels; terminal double umbel ending the main shoot. We studied the structure of synflorescences in 50 *A. podagraria* individuals selected at random. For that, we investigated 50 terminal umbels, 100 umbels on shoots of the second order of branching and 50 umbels on shoots of the third order of branching. 8 quantitative traits of each individual characterizing the structure of umbels and umbellets were studied. The degree of andromonoecy was calculated as the percentage of staminate flowers in the terminal umbel and in one representative umbel of each shoot of different orders. The morphological features in 25 different individuals of 100 perfect flowers in terminal umbels, 100 perfect flowers in umbels on shoots of the second order and 200 staminate flowers in the umbels on shoots of the second and third orders of branching were analysed. 11 quantitative traits of each individual characterizing the structure of flowers of different sex types on shoots of different orders were studied. The sizes of flower parts were measured using a stereoscopic microscope with an eyepiece micrometre with $\times 20$ or $\times 40$ magnification depending on the size of the measured organ. The morphology of the flowers was described according to the “Atlas.....” [AIA Fedorov and ZT Artyushenko, 1975]. To determine the quality of pollen, we used the method of acetocarmine staining. The sizes of pollen grains and the quality of pollen from perfect and staminate flowers were analysed according to three quantitative traits in 50 different individuals selected at random. To produce pollen, 5 most mature anthers from each flower were used. For each individual, we took 5 flowers from different parts of double umbels located on shoots of different orders. The pollen was studied under the microscope with magnification of 16×10 . Pollen grains were counted in 30 fields of view. 300-500 pollen grains were examined in each flower. In total, we studied pollen of 250 perfect flowers in terminal double umbels, 250 perfect flowers in double umbels on shoots of the second order of branching and 500 staminate flowers in double umbels on shoots of the second and third orders of branching in 50 different individuals. The pollen of perfect and staminate flowers was studied according to 3 characteristics: equatorial diameter and polar axis of fertile pollen grains, μm , and pollen fertility, %.

We found that the main flowering units of *A. podagraria* are compound umbels that are composed of umbellets. Our data allow us to determine that synflorescences of *A. podagraria* are racemes or panicles composed of compound umbels. According to our records, the remaining branches repeat the pattern of the main axis and produce lateral umbels up to the third order. Umbellets in *A. podagraria* can have terminal flowers (in large and branched individuals) or lack terminal flowers (in unbranched individuals). The compound umbels can be terminal and lateral. We showed that up to 8 compound umbels are produced per individual. The umbels bear 18-25 umbellets with 4-32 flowers each. We conclude that a clear size gradient is observed between the umbels. The terminal umbel is dominant. Terminal umbels [Ø 10-11 cm] are always bigger than lateral umbels [Ø 3-7 cm] of the second and third orders of branching (See Table 1). Individuals are clearly andromonoecious, producing up to 4000 flowers with 20% of them being staminate. Umbellets can have marginal hermaphrodite flowers and central staminate flowers. Staminate sterile flowers are located in the centre of the umbellets and more frequently in the inner umbellets of an umbel. Finally, our results suggest that with the increasing order of branching the number of outer perfect flowers declines and the proportion of staminate flowers increases leading to completely staminate umbellets in the centre of the umbels and to completely (functionally) staminate umbels in the highest order of branching. In this research, we established that two types of flowers (hermaphrodite and staminate) are clearly different in structure and size. Both types of flowers are zygomorphic, cyclic and 4-circular, with double perianth. The gynoeceum of hermaphrodite flowers is bicarpelate and united, two styles that are fused at their base forming a nectar-secreting disc (stylopodium). In staminate flowers, we registered a total reduction of styles and carpels except for stylopodium that produces nectar. Perfect flowers and their parts are bigger than staminate flowers except for the size of anthers that are equal in those types of flowers (See Table 2). We found that the sizes of hermaphrodite flowers and their parts (except for the sizes of anthers and pollen fertility) regularly decrease in the direction from terminal double umbels to double umbels on shoots of the second and third order of branching. A similar situation is observed in staminate flowers located in double umbels along shoots of the second and third order of branching. We assumed that the differences in degree of nutrient availability determine the size differences of hermaphrodite and staminate flowers, which are located in different position of umbellets in the composition of double umbels on a shoot of the same order of branching and in double umbels on shoots of different orders of branching.

The paper contains 2 Tables and 25 References.

Key words: andromonoecy; *Aegopodium podagraria*; synflorescence.

References

1. Yampolsky C, Yampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*. 1922;3:1-62.
2. Schlessmann MA. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. *Plant Diversity and Evolution*. 2010;128(1-2):233-245. doi: [10.1127/1869-6155/2010/0128-0011](https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011)
3. Godin VN. Analysis of sexual polymorphism of the plant from subclass Rosidae in Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5(3):337-342. doi: [10.1134/S1995425512030067](https://doi.org/10.1134/S1995425512030067)
4. Godin VN. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48(5):433-439. doi: [10.1134/S1067413617050058](https://doi.org/10.1134/S1067413617050058)

5. Torices R, Mendez M, Gomez JM. Where do monomorphic sexual systems fit in the evolution of dioecy? Insights from the largest family of angiosperms. *New Phytologist*. 2011;190(1):234-248. doi: [10.1111/j.1469-8137.2010.03609.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03609.x)
6. Casimiro-Soriguer R, Herrera J, Talave S. Andromonoecy in an Old World Papilionoid legume, *Erophaca baetica*. *Plant Biology*. 2013;15(2):353-359. doi: [10.1111/j.1438-8677.2012.00648.x](https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00648.x)
7. Diggle PK, Miller JS. Developmental plasticity, genetic assimilation, and the evolutionary diversification of sexual expression in *Solanum*. *American Journal of Botany*. 2013;100(6):1050-1060. doi: [10.3732/ajb.1200647](https://doi.org/10.3732/ajb.1200647)
8. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II, T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 696 S. In German
9. Bell CR. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae, or evidence for specialization in unspecialized flowers. In: *The biology and chemistry of the Umbelliferae*. Heywood VH, editor. London: Academic Press; 1971. pp. 93-108.
10. Reuther K, Claßen-Bockhoff R. Diversity behind uniformity - inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. *Plant Diversity and Evolution*. 2010;128(1-2):181-220. doi: [10.1127/1869-6155/2010/0128-0009](https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009)
11. Godin VN, Perkova TV. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2017;102(1):35-47. In Russian, English Summary
12. Smirnova OV. *Aegopodium podagraria* L. In: *Biological flora of Moscow region*. Rabotnov TA, editor. Pt. 1. Moscow: MSU Press; 1974. pp. 131-141. In Russian
13. Kuznetzova TV, Timonin AC. Inflorescence: morphology, evolution, and taxonomic importance (considered in the light of Bohr's principle of complementarity). Moscow: KMK Scientific Press; 2017. 183 p. In Russian
14. Shishkin BK. Gen. 1018. *Aegopodium* L. In: *Flora of the USSR*. Komarov VL, editor-in-chief. Vol. 16. Shishkin BK, editor. Moscow, Leningrad; 1950. pp. 451-458. In Russian
15. Korta J. *Aegopodium podagraria* L. Podagrycznik pospolity. L'Egopode podagraire. I. Analyse anatomique. *Acta biologica Cracoviensia. Series botanica*. 1962;5(1):63-76. In French
16. Wróblewska A. Kwitnienie i pożytek pyłkowy wybranych gatunków z rodziny baldaszkowatych – Umbelliferae Juss. (Apiaceae Lindl.) w okolicach Lublina. Część I. Biologia i obfitość kwitnienia. *Acta agrobotanica*. 1992;45(1-2):5-24. doi: [10.5586/aa.1992.001](https://doi.org/10.5586/aa.1992.001) In Polish
17. Sokal RR, Rohlf FJ. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 4th ed. New York: WH Freeman and Co; 2012. 937 p.
18. Fedorov AIA, Artyushenko ZT. Atlas po opisatelnoy morfologii vysshih rasteniy. Cvetok [Atlas of the descriptive morphology of higher plants. Flower]. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 351 p. In Russian
19. Eckhart VM. Sexual dimorphism in flowers and inflorescences. In: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. Geber MA, Dawson TE and Delph LF, editors. Berlin: Springer Publ.; 1999. pp. 123-148. doi: [10.1007/978-3-662-03908-3_5](https://doi.org/10.1007/978-3-662-03908-3_5)
20. Godin VN, Demyanova EI. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal*. 2013;98(12):1465-1487. In Russian
21. Ajani Y, Bull-Hereñu K, Claßen-Bockhoff R. Patterns of flower development in Apiaceae–Apioidae. *Flora*. 2016;221:38-45. doi: [10.1016/j.flora.2016.02.004](https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.004)
22. Kirchoff BK, Claßen-Bockhoff R. Inflorescences: concepts, function, development and evolution. *Annals of Botany*. 2013;112(8):1471-1476. doi: [10.1093/aob/mct267](https://doi.org/10.1093/aob/mct267)
23. Pedersoli GD, Teixeira SP. Floral development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, two andromonoecious mimosoid trees (Leguminosae). *International Journal of Plant Sciences*. 2016;177(1):60-75. doi: [10.1086/683845](https://doi.org/10.1086/683845)

24. Krosnick SE, Perkin JS, Schroeder TS, Campbell LG, Jackson EB, Maynard SC, Waters CG, Mitchell JS. New insights into floral morph variation in *Passiflora incarnata* L. (Passifloraceae) in Tennessee, U.S.A. *Flora*. 2017;236-237:115-125. doi: [10.1016/j.flora.2017.10.005](https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.10.005)
25. McKone MJ, Webb CJ. A difference in pollen size between the male and hermaphrodite flowers of two species of Apiaceae. *Australian Journal of Botany*. 1988;36(3):331-337. doi: [10.1071/BT9880331](https://doi.org/10.1071/BT9880331)

*Received 07 July 2018; Revised 17 October 2018;
Accepted 25 December 2018; Published 21 March 2019*

Author info:

Godin Vladimir N, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 1 bldg. 1 Malaya Pirogovskaya Str., Moscow 119435, Russian Federation. E-mail: godinvn@yandex.ru

Dozorova Svetlana V, Master, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 1 bldg. 1 Malaya Pirogovskaya Str., Moscow 119435, Russian Federation. E-mail: sveta_73_1993@mail.ru

Arhipova Tatyana V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University, 1 bldg. 1 Malaya Pirogovskaya Str., Moscow 119435, Russian Federation. E-mail: tata50509@mail.ru

УДК 574.472

doi: 10.17223/19988591/45/4

Н.Н. Лашинский, М.П. Тищенко, А.Ю. Королук

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

Количественный анализ локальных ценофлор степной зоны Северного Казахстана

Исследование выполнено в рамках государственного задания
Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ гос. регистрации
AAAA-A17-117012610052-2), а также при частичной финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-05-00908).

Проведен количественный анализ локальных ценофлор трех основных типов растительности дренированных местообитаний на трансекте в широтном направлении через степную зону Северного Казахстана. Для оценки степени сходства / различия локальных ценофлор использовались показатели встречаемости и активности видов. Применены методики расчета коэффициента Серенсена–Чекановского, кластерного анализа и непрямого ДСА-ординации. Полученные данные свидетельствуют о значительной обособленности степных локальных ценофлор от лесных и луговых. Последние две хорошо различаются с учетом активности видов, т.е. более не качественным видовым составом, а фитоценотической ролью конкретных видов. На долготном градиенте степные ценофлоры показывают наибольшие различия между собой. Вероятно, для лесных и луговых ценофлор разница макроклимата нивелируется локальными экологическими условиями.

Ключевые слова: биоразнообразие; ценофлора; ординация растительности; активность видов.

Введение

Поддержание биоразнообразия естественных экосистем – одна из актуальных задач современности как на региональном, так и на планетарном уровне [1]. Наиболее эффективным методом решения этой задачи является ландшафтный подход, когда на определенной территории предметом охраны является вся совокупность экосистем, объединенных макроклиматическими условиями и общностью литогенной основы и закономерно сменяющих друг друга в соответствии с разностями рельефа и напряженностью локальных экологических факторов [2, 3]. Для оптимизации региональной охраны необходима информация не только об общем видовом и экосистемном разнообразии определенной территории, но и о вкладе конкретных экосистем в совокупное биоразнообразие.

Другим аспектом оптимизации территориальной системы особо охраняемых природных территорий в случае широко распространенных биомов является оценка их гомогенности / гетерогенности на долготных и широтных градиентах. При значительной протяженности биома вдоль одного из этих градиентов, особенно в случае отсутствия явных барьеров (крупные водные артерии, горные сооружения и т.п.), возможны два основных сценария. Либо основные характеристики биома остаются неизменными на всем протяжении градиента и любая территория внутри этого ареала будет репрезентативной для всего биома, либо характеристики биома или отдельных его компонентов будут существенно меняться вдоль градиента, так что для сохранения разнообразия экосистем биома потребуется несколько ключевых участков, различных по географическому положению.

Степной биом Северной Евразии претерпел наиболее значительную антропогенную трансформацию на протяжении последних двух столетий [4–6]. Вследствие освоения целинных и залежных земель в середине прошлого века некогда сплошной ареал равнинных степей, особенно в северной части зоны, разбит на множество небольших фрагментов, разделенных обширными пашнями. Трансформации, а то и полному уничтожению, подверглись не только зональные типы растительности, но и весь ландшафтный комплекс, включая растительность интразональных местообитаний. Сохранение последних участков малонарушенных степных ландшафтов и реставрация степей – первостепенные задачи природоохранной деятельности – должны быть основаны на всестороннем исследовании структуры степного ландшафта, его пространственной организации и географической изменчивости [4].

Цель исследования – сравнительная оценка ценофлор различных типов растительности дренированных местообитаний степной зоны Северного Казахстана с помощью количественных методов.

Материалы и методики исследования

Сравнительный анализ ценофлор является одним из методов исследования растительных сообществ, который позволяет установить степень изменения их флористического состава в зависимости от эколого-ценотической обстановки и показать сходство и своеобразие разных ценофлор, развивающихся в сходных климатических условиях [7–10]. Под ценофлорой понимается объединение полных территориальных совокупностей видов растений флористически и экологически однотипных растительных сообществ [11]. По определению В.П. Седельникова [12], ценофлора представляет собой комплекс видов, сформировавшихся и длительное время совместно развивающихся в определенных эколого-ценотических условиях.

Наши исследования проводились в степной зоне Северного Казахстана, в равнинных условиях крайнего юга Западно-Сибирской равнины. Естественный растительный покров исследованной территории характеризуется

довольно частыми «островками» лесов, вкрапленными в фоновую степную растительность богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степей [13]. В настоящее время основу ландшафта составляют пахотные земли и залежи различного возраста. Естественная растительность сохранилась в виде небольших изолированных «островков». Нами обследовано четыре ключевых участка, относительно равномерно распределенных в широтном направлении по территории Северного Казахстана: 1 – окрестности (окр.) с. Карабалык Костанайской обл.; 2 – окр. с. Афанасьевка Северо-Казахстанской обл.; 3 – окр. с. Жалтыр Акмолинской обл. и 4 – окр. с. Воскресенка Павлодарской обл. Общая протяженность трансекта составила около 1000 км (рис. 1).

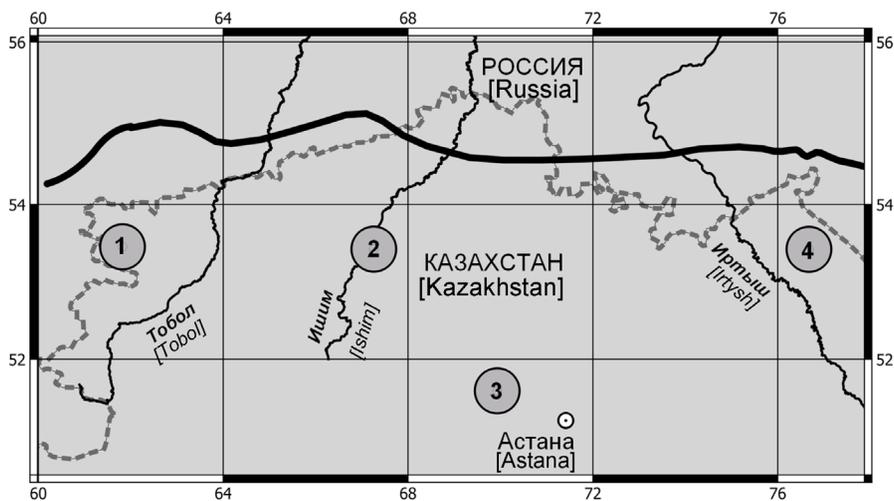


Рис. 1. Расположение ключевых участков на территории Северного Казахстана. Цифрами в кругах обозначены ключевые участки; жирной линией – северная граница степной зоны; пунктирной линией – государственная граница России
[Fig. 1. Geographical position of key sites in Northern Kazakhstan. Key sites are marked by numbers in circles; bold and gray dotted lines reflect the northern ranges of the steppe zone and the state border of Russia, respectively]

Все участки расположены примерно на одной широте, за исключением третьего, расположенного южнее. Отклонение от общей направленности трансекта в данном случае вызвано двумя основными причинами. Во-первых, на широте остальных участков в данном долготном интервале располагается Кокчетавская возвышенность, в растительности которой уже проявляются элементы высотной поясности. Во-вторых, к северу от возвышенности вся территория представлена антропогенно трансформированной растительностью. Небольшие фрагменты естественного растительного покрова в равнинном рельефе представлены только к югу от возвышенности, где и выбран ключевой участок. Растительность ключевых участков на дре-

нированных местообитаниях представлена сочетанием степей на плакорных позициях и лесов в западинах рельефа. Остепненные луга, довольно разнообразны в синтаксономическом отношении [14], расположены по периферии лесов, либо обособленными массивами в небольших и неглубоких западинах. Основу этих сообществ формируют корневищные лугово-степные, луговые и лугово-лесные ксеромезофиты и мезофиты, степные дерновинные злаки обычно занимают подчиненное положение. Обилие лесных «островков» придает ландшафту в целом лесостепной облик, однако, в отличие от лесостепной зоны, где леса представляют зональную растительность [9, 15], здесь они встречаются только в интразональных условиях (в ложбинах, западинах и других понижениях рельефа). Основными лесообразователями выступают *Betula pendula* и *Populus tremula*. Характерной особенностью лесов степной зоны является преобладание в травяном ярусе лугово-степных и степных растений при практически полном отсутствии лесных мезофитов. В литературе подобный ландшафт получил название колючей степи [16] или ложной лесостепи [17].

Сравнение ценофлор проводилось трансектным методом, широко используемым в подобных работах [10, 18–21]. Сравнивались локальные ценофлоры степных, лесных и луговых сообществ на четырех ключевых участках – всего 12 ценофлор. Состав ценофлор определялся по спискам видов, отмеченных в геоботанических описаниях сообществ. В основу работы положено 224 описания (60 описаний степей, 84 – лесов и 80 – лугов), выполненных авторами статьи в 2016 г., и 37 описаний степей, выполненных Н.А. Дулеповой в те же сроки. Описания выполнялись на площадках размером 100 м². Обработка материала проводилась с использованием программы IBIS 7.2 [22]. Для сравнения ценофлор применялся коэффициент Серенсена–Чекановского [23]. Для каждого вида из 12 исследованных ценофлор подсчитывались встречаемость в процентах и активность, которая рассчитывалась как корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие [24]. В сравнительном анализе использовались виды, имеющие встречаемость 20% и выше и активность выше 10 хотя бы в одной ценофлоре. При выделении характерных видов ценофлор применялись критерии, предложенные немецкими геоботаниками [25, 26] для дифференцирующих видов: дифференцирующий вид должен иметь встречаемость более чем в 2 раза и одновременно более чем на 20% выше, чем в других синтаксонах этого ранга. Непрямая DCA-ординация и кластерный анализ проводились с использованием пакета PAST 2.14 [27]. При проведении кластерного анализа и непрямой экологической ординации в расчет не принимались виды лесного древостоя, так как их учет привел бы к резкому обособлению лесов на графиках и дендрограммах. Учет только подпологовых видов в лесах позволил более детально проанализировать взаимоотношения ценофлор.

Латинские названия растений приведены по сводке С.К. Черепанова [28].

Результаты исследования

Видовое разнообразие зональной ценофлоры степей (245 видов), полученной путем объединения четырех локальных ценофлор, существенно превышает соответствующие показатели луговой (208 видов) и лесной (198 видов) ценофлор. Лесная и луговая ценофлоры близки по богатству видов при небольшом превосходстве ценофлоры лугов. Сходные соотношения наблюдаются и при сравнении локальных ценофлор (табл. 1). Наивысшие показатели отличают степную ценофлору самого южного участка. Для лесной и луговой ценофлор самые высокие показатели отмечены для второго участка.

Таблица 1 [Table 1]

Видовое богатство локальных ценофлор
[Species diversity of local coenofloras]

Ключевые участки [Key sites]	1	2	3	4
Ценофлоры [Coenofloras]				
Степи [Steppes]	129	142	153	126
Луга [Meadows]	113	135	123	125
Леса [Forests]	109	139	103	102

Своеобразие сравниваемых ценофлор подчеркивается числом видов, встреченных только в одной из них. Только в степных ценофлорах отмечено 109 видов, что составляет 44,5% от общего видового разнообразия степной ценофлоры. Доля видов, отмеченных только для луговых или лесных ценофлор, гораздо ниже (14,6 и 13,1% соответственно). Своеобразие степной ценофлоры обусловлено преимущественно ксерофитами (*Eremogone koriniana*, *Erysimum hieracifolium*, *Senecio ferganensis*, *Seseli ledebourii* и др.), не встречающимися в интразональных более влажных местообитаниях, где локализуется лесная и луговая растительность. Особенность луговой ценофлоры связана преимущественно с сорными видами, характерными для пастбищ (*Cynoglossum officinale*, *Dracocephalum nutans*, *Echium vulgare*, *Picris hieracioides*, *Rumex confertus*), а также с растениями сырых засоленных лугов (*Alopecurus arundinaceus*, *Artemisia laciniata*, *Cenolophium denudatum*, *Hordeum brevisubulatum*, *Juncus atratus*, *Plantago cornuti*, *Ptarmica impatiens*, *Sonchus arvensis*, *Stachys palustris*, *Veronica longifolia*). Лесная ценофлора отличается участием деревьев и кустарников (*Betula pendula*, *Lonicera tatarica*, *Malus baccata*, *Rhamnus cathartica*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*) и видов переувлажненных местообитаний (*Filipendula ulmaria*, *Carex omskiana*, *C. riparia*). Большинство из отмеченных видов встречаются только в одной-двух локальных ценофлорах или же имеют невысокую встречаемость во всех локальных ценофлорах одного типа растительности.

Более информативным представляется анализ ценофлор по встречаемости видов, когда в качестве характерных рассматриваются те виды, встреча-

емость которых в одном из типов ценофлор достоверно выше (более чем в 2 раза и одновременно более чем на 20%), чем в остальных. В этом случае рассматривались только виды, встречаемость которых хотя бы в одной из локальных ценофлор равна или более 20%.

Прежде всего обращает на себя внимание большая группа видов, имеющих высокую встречаемость во всех исследованных локальных ценофлорах (20 видов). Группа образована совокупностью луговых (*Astragalus danicus*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Stellaria graminea*) и лугово-степных (*Artemisia pontica*, *Carex praecox*, *C. supina*, *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galatella biflora*, *Galium ruthenicum* и др.) видов, а также видов с широкой амплитудой по фактору увлажнения (*Calamagrostis epigeios*, *Phlomis tuberosa*, *Poa angustifolia*). Следующая по объему (17 видов) группа объединяет виды, распространенные по всему трансекту в лесных и луговых ценофлорах. В нее вошли диагностические виды лугового класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 (*Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca*), порядка лесных лугов *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999 (*Hieracium umbellatum*, *Lupinaster pentaphyllus*) и другие виды, обычные в лесах и имеющие оптимальные условия обитания на опушках (*Filipendula stepposa*, *Inula salicina*, *Kadenia dubia*, *Serratula coronata*, *Seseli libanotis*), а также кустарник *Rosa majalis* и подрост осины – обычные компоненты лесов и опушечных лугов. Для степных ценофлор высокую встречаемость, достоверно превышающую встречаемость этих же видов в ценофлорах других типов растительности, показали основные доминанты степных сообществ (*Stipa capillata* и *S. zaleskii*) и типичные ксерофиты, такие как *Artemisia nitrosa*, *Helictotrichon desertorum*, *Seseli ledebourii*, *Sisymbrium polymorphum*, *Verbascum phoeniceum* и др. Всего высококонстантных видов степей оказалось 10. Пять видов характерны для луговых и степных ценофлор. Это преимущественно виды степного класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, обычные на остепненных лугах (*Euphorbia microcarpa*, *Galatella angustissima*, *Potentilla canescens*, *P. humifusa*, *Stipa pennata*). Для лугов также отмечено пять характерных видов. Три из них (*Rumex thyrsiflorus*, *Taraxacum officinale* и *Thalictrum simplex*) встречаются во всех луговых ценофлорах, а *Silaum silaus* и *Stipa tirsia* отсутствуют в восточной части Северного Казахстана. Лесным ценофлорам свойственны только четыре характерных вида, из которых два (*Betula pendula* и *Populus tremula*) – доминанты древесного яруса и два – травянистые мезофиты (*Rubus saxatilis* и *Solidago virgaurea*).

Сравнение ценофлор по встречаемости видов показало наличие большой группы видов, высококонстантных во всех ценофлорах. Хорошо прослеживается также высокое своеобразие степных ценофлор и совокупности лесных и луговых. Луговые и лесные ценофлоры по отдельности обладают небольшим числом характерных видов. Помимо различия по типам растительности, прослеживаются некоторые изменения во встречаемости видов

на долготном градиенте. Такие виды, как *Cerasus fruticosa*, *Lathyrus tuberosus*, *Silaum silaus*, *Stipa tirsia*, *Veronica prostrata*, *Xanthoselinum alsaticum* и др., отсутствуют в восточной части трансекта, тогда как *Artemisia abrotanum*, *A. glauca*, *Glycyrrhiza uralensis* и *Veronica spicata* появляются только здесь. Для многих видов отмечается смещение их в более влажные местообитания по мере продвижения с запада на восток. Так, *Artemisia austriaca*, *A. dracunculus*, *Achillea nobilis* и *Festuca valesiaca* в западной части трансекта характеризуют степные ценофлоры, а на востоке часто встречаются во всех типах ценофлор. *Adonis wolgensis* и *Scorzonera purpurea* на западе присутствуют только в степных ценофлорах, а на востоке – преимущественно в луговых. *Achillea asiatica*, *Lathyrus pratensis*, *Ranunculus polyanthemus*, *Trommsdorffia maculata* и *Vicia cracca* на западе характерны для всех типов ценофлор, а на востоке – преимущественно или исключительно для лесных и луговых. Аналогичный тренд снижения встречаемости в степных ценофлорах с запада на восток наблюдается и для наиболее распространенных корневищных злаков *Calamagrostis epigeios* и *Poa angustifolia*.

Небольшое число видов показало высокую встречаемость только на одном или двух ключевых участках. Так, для лесных ценофлор двух крайних западных участков с высокой встречаемостью отмечены *Betula pubescens* и *Carex disticha*, для второго ключевого участка высокой встречаемостью в составе лесной и луговой ценофлор отличаются *Brachypodium pinnatum*, *Campanula bononiensis*, *Melampyrum cristatum* и *Vicia sepium*. Также для каждой из локальных степных ценофлор характерны группы из 5–10 видов, имеющих высокую встречаемость только в составе данной ценофлоры. Интересно распределение видов *Falcaria vulgaris* и *Peucedanum morisonii*. Если первый встречается в составе всех ценофлор первого и третьего ключевых участков, то второй вид имеет аналогичную встречаемость на втором и четвертом ключевых участках.

Помимо простого сравнения 12 исследованных ценофлор по присутствию и встречаемости видов, нами использованы расчетные показатели – коэффициент Серенсена–Чекановского, показывающий степень сходства/различия сравниваемых флор и активность вида, отражающая, по выражению Б.А. Юрцева, степень преуспевания вида в сообществе [29]. В табл. 2 в виде полуматрицы представлены расчетные значения коэффициента Серенсена–Чекановского для всех исследованных ценофлор.

На долготном градиенте наибольшее сходство обнаруживают лесные ценофлоры. Коэффициент попарного сходства между ними изменяется от 0,90 до 0,76. Самые высокие значения коэффициента получены между двумя западными ценофлорами, а также между двумя восточными, что подчеркивает различия лесов на долготном градиенте. Однако минимальное значение коэффициента для лесных ценофлор (0,76) отмечено между крайним западным и крайним южным участками. Луговые ценофлоры показывают промежуточные значения коэффициента сходства (0,83–0,71). Как и в случае

лесов, наибольшее значение отмечается между двумя западными участками (0,83), однако восточные участки показывают лишь средние значения (0,74). Минимальное значение коэффициента (0,71) получено для крайнего южного участка и участка 2. Самые низкие значения коэффициента (0,74–0,53) характеризуют степные ценофлоры. Как и для остальных типов растительности, наибольшие значения коэффициента рассчитаны для двух западных ценофлор. Минимальное сходство для степных ценофлор отмечено между западными и крайним южным, а также между крайним западным и крайним восточным участками.

Таблица 2 [Table 2]

Сравнение ценофлор по коэффициенту Серенсена–Чекановского
[Comparison of coenofloras using Sørensen-Chekanovskiy Index]

Ценофлоры [Coenofloras]	лес 1 [forest 1]	лес 2 [forest 2]	лес 3 [forest 3]	лес 4 [forest 4]	луг 1 [meadow 1]	луг 2 [meadow 2]	луг 3 [meadow 3]	луг 4 [meadow 4]	степь 1 [steppe 1]	степь 2 [steppe 2]	степь 3 [steppe 3]	степь 4 [steppe 4]
лес 1 [forest 1]	1,00											
лес 2 [forest 2]	0,90	1,00										
лес 3 [forest 3]	0,76	0,79	1,00									
лес 4 [forest 4]	0,79	0,80	0,82	1,00								
луг 1 [meadow 1]	0,79	0,71	0,66	0,65	1,00							
луг 2 [meadow 2]	0,78	0,81	0,65	0,66	0,83	1,00						
луг 3 [meadow 3]	0,70	0,61	0,68	0,62	0,78	0,71	1,00					
луг 4 [meadow 4]	0,69	0,66	0,65	0,79	0,74	0,71	0,74	1,00				
степь 1 [steppe 1]	0,44	0,37	0,44	0,44	0,56	0,45	0,60	0,54	1,00			
степь 2 [steppe 2]	0,49	0,45	0,53	0,52	0,64	0,57	0,64	0,64	0,74	1,00		
степь 3 [steppe 3]	0,30	0,25	0,41	0,35	0,41	0,29	0,46	0,41	0,53	0,61	1,00	
степь 4 [steppe 4]	0,39	0,36	0,46	0,51	0,49	0,40	0,53	0,63	0,63	0,74	0,73	1,00

При сравнении коэффициентов сходства между ценофлорами различных типов растительности наибольшие величины получены для лесных и луговых ценофлор (0,81–0,61). Ценофлора лесов крайнего западного участка обнаруживает больше сходства с ценофлорой лугов этого же участка, чем с лесными ценофлорами на востоке. Такая же закономерность наблюдается и для участка 2. Самая южная ценофлора лесов во всех случаях имеет коэффициенты сходства с лесными ценофлорами выше, чем с луговыми, а крайняя восточная лесная ценофлора ближе по коэффициенту сходства к лугам того

же ключевого участка, чем к лесам крайнего западного участка. Луговые ценофлоры во всех случаях обнаруживали большее сходство с ценофлорами лесов, чем с ценофлорами степей. Самые низкие значения коэффициента отмечены для степных ценофлор в сравнении с лесными (0,25–0,53).

В целом коэффициент Серенсена–Чекановского показывает высокое сходство лесных ценофлор между собой и разнообразие степных зональных ценофлор. Луговые ценофлоры показывают большее сходство с лесными, нежели со степными ценофлорами. По ключевым участкам наиболее контрастны ценофлоры различных типов растительности на южном участке. Для крайнего восточного участка отмечается наибольшее сходство лесных, степных и луговых ценофлор. Прослеживается разница между ценофлорами всех типов растительности на долготном градиенте, где наибольшие значения коэффициента отмечены для двух западных участков. Не менее отчетливая разница наблюдается и между западными и крайним южным участками для ценофлор всех типов растительности.

Активность вида позволяет учитывать не только факт его присутствия в составе определенной ценофлоры, но и степень его «преуспеяния», косвенно отражающую как оптимальность условий существования для данного вида, так и его фитоценотическую значимость. Показатель активности вида зависит от встречаемости и среднего обилия вида в определенном типе сообщества или ландшафта. Поскольку для оценки встречаемости и обилия используются различные шкалы и подходы, показатель активности не имеет размерности и изменяется в различных пределах, в зависимости от выбранных шкал. В нашем случае встречаемость рассчитывалась в процентах, а обилие оценивалось по величине проективного покрытия вида в фитоценозе, также выраженной в процентах. Соответственно пределы изменчивости показателя активности в нашем случае составили от 0 до 100. За пороговое значение нами принят показатель активности 10. Виды с меньшей активностью рассматривались как малоактивные и не включены в анализ. Сравнение видов по показателю их активности в составе ценофлор различных типов растительности показало, что среднюю активность больше 10 хотя бы в одном типе ценофлор имеют 20 видов. Из них нет ни одного, который проявлял бы высокую активность во всех типах ценофлор (табл. 3).

В степях высокую активность имеют 3 вида ковылей (*Stipa capillata*, *S. pennata* и *S. zalesskii*). Встречаемость *Stipa pennata* на лугах даже выше, чем в степях, но на лугах он никогда не доминирует и активность его более низкая. Наибольшей активностью на лугах отличаются 5 видов: *Bromopsis inermis*, *Filipendula stepposa*, *Galatella biflora*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Peucedanum morisonii*, причем высокую активность они проявляют не во всех луговых ценофлорах, а, как правило, на 1–2 участках. Ни один из этих видов не относится к видам луговых ценофлор, выделенным по показателю высокой встречаемости. Они обычны и в других типах ценофлор в широком или узком географическом диапазоне, но именно на лугах выступают доми-

нантами, а в лесных и степных фитоценозах снижают свое обилие. Наибольшую активность в лесах имеют 6 видов: доминирующие виды древостоя (*Betula pendula* и *Populus tremula*), осоки *Carex praecox* и *C. supina*, которые часто являются доминантами травяного яруса остепненных лесов, лугово-лесной вид *Rubus saxatilis*, обильный в нижнем ярусе лесных сообществ, и кустарник *Rosa majalis*. Высокой активностью в степных и луговых сообществах отличаются *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris* и *Fragaria viridis*, а в лесных и луговых – *Artemisia pontica*, *Calamagrostis epigeios* и *Poa angustifolia*.

Таблица 3 [Table 3]

**Распределение значений активности по локальным ценофлорам
для высокоактивных видов
[Distribution of activeness values for highly active species among local coenofloras]**

Ключевые участки [Key sites]	Степи [Steppes]					Луга [Meadows]					Леса [Forests]				
	1	2	3	4	Средняя [Average]	1	2	3	4	Средняя [Average]	1	2	3	4	Средняя [Average]
<i>Stipa zalesskii</i>	49	31	12	35	31,75	0	0	0	1	0,25	0	0	0	0	0
<i>Stipa capillata</i>	21	28	24	13	21,5	0	0	9	1	2,5	0	0	0	0	0
<i>Stipa pennata</i>	20	18	0,2	4	14	10	9	11	6	9	2	0	0	0	0,5
<i>Glycyrrhiza uralensis</i>	0,2	0	6	18	8	0	2	16	42	15	0	0	3	4	1,75
<i>Bromopsis inermis</i>	2	9	3	8	5,5	17	11	26	1	13,75	1	3	13	1	4,5
<i>Peucedanum morisonii</i>	0	21	0	11	8	0	30	0	22	13	0	9	0	9	4,5
<i>Filipendula stepposa</i>	0,2	1	0	0	0,33	7	21	8	10	11,5	9	9	1	4	5,75
<i>Galatella biflora</i>	3	5	5	5	4,5	11	10	15	7	10,75	9	9	5	9	8
<i>Betula pendula</i>	0	0	0	0	0	2	2	2	1	1,75	70	76	77	71	73,5
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	1	3	5	5	3,5	22	13	31	15	20,25
<i>Carex praecox</i>	16	8	5	10	9,75	2	1	3	14	5	18	8	21	23	17,5
<i>Rubus saxatilis</i>	0	0	0	0	0	0	11	0	0,2	3,67	20	27	8	8	15,75
<i>Rosa majalis</i>	0,2	0,2	0	1	0,5	5	5	12	9	7,75	17	13	9	11	12,5
<i>Carex supina</i>	5	6	4	8	5,75	2	0	4	3	2,25	8	4	20	15	11,75
<i>Fragaria viridis</i>	18	19	1	11	12,25	32	30	26	26	28,5	8	5	1	5	4,75
<i>Filipendula vulgaris</i>	20	14	11	10	13,75	17	29	20	11	19,25	10	7	4	6	6,75
<i>Festuca rupicola</i>	1	24	29	28	20,5	21	15	31	1	17	9	8	11	2	7,5
<i>Calamagrostis epigeios</i>	6	12	5	5	7	40	37	39	55	42,75	23	33	29	49	33,5
<i>Poa angustifolia</i>	0,2	5	1	3	3	36	18	13	24	22,75	14	11	12	20	14,25
<i>Artemisia pontica</i>	15	14	6	5	10	19	6	26	12	15,75	11	10	11	11	10,75

Примечание. Рамками выделены группы высокоактивных видов для соответствующих ценофлор.

[Note. Groups of highly active species for the corresponding coenofloras are in frames].

Таким образом, анализ распределения высокоактивных видов позволил выделить группы видов, характерные для каждого из трех типов растительности, а также группы видов, объединяющие степные ценофлоры с луговыми и луговые с лесными.

Методом кластерного анализа с использованием метода Уорда построена дендрограмма для локальных ценофлор с учетом встречаемости видов (рис. 2).

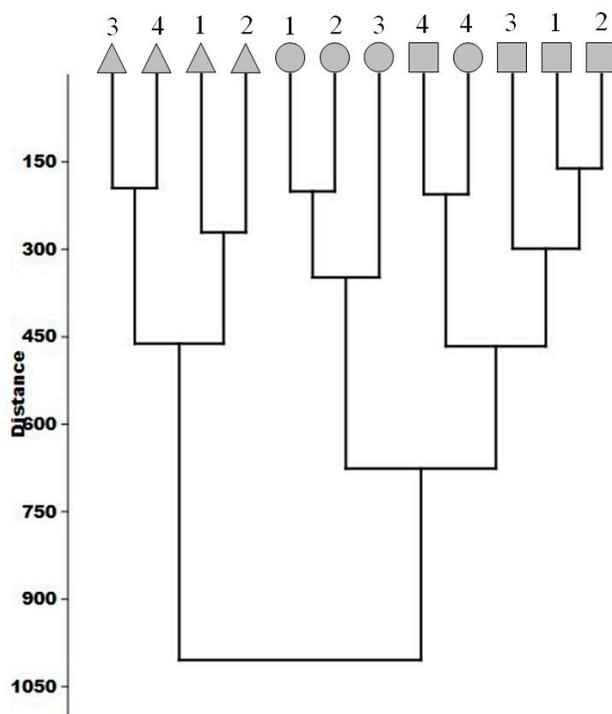


Рис. 2. Дендрограмма сходства / различия локальных ценофлор с учетом встречаемости видов (метод Уорда). Здесь и далее треугольниками отмечены степи, кружками – луга, а квадратами леса. Цифрами обозначены номера ключевых участков [Fig. 2. Similarity dendrogram of local coenofloras based on species occurrence (Ward's method). Hereafter, steppes are marked by triangles, meadows by circles, and forests by squares. Key sites are numbered]

На самом низком уровне в ней выделяются два кластера – степных ценофлор и объединенный кластер лугов и лесов. На следующем уровне объединенный лугово-лесной кластер разделяется на 2 кластера луговых и преимущественно лесных ценофлор. Далее каждый из кластеров делится по географическому принципу с выделением кластеров западных лесных и луговых ценофлор. На этом же уровне обособленный кластер степей разделяется на два кластера восточных и западных участков. Дендрограмма иллюстрирует большую обособленность степных ценофлор и относительную

близость луговых и лесных. Все исследованные ценофлоры показывают различия в связи с их географическим положением, более отчетливые в случае степных ценофлор.

DCA-ординация локальных ценофлор по встречаемости также показала, что степные ценофлоры хорошо обособлены в пространстве двух первых осей, в то время как луговые и лесные образуют общий массив (рис. 3).

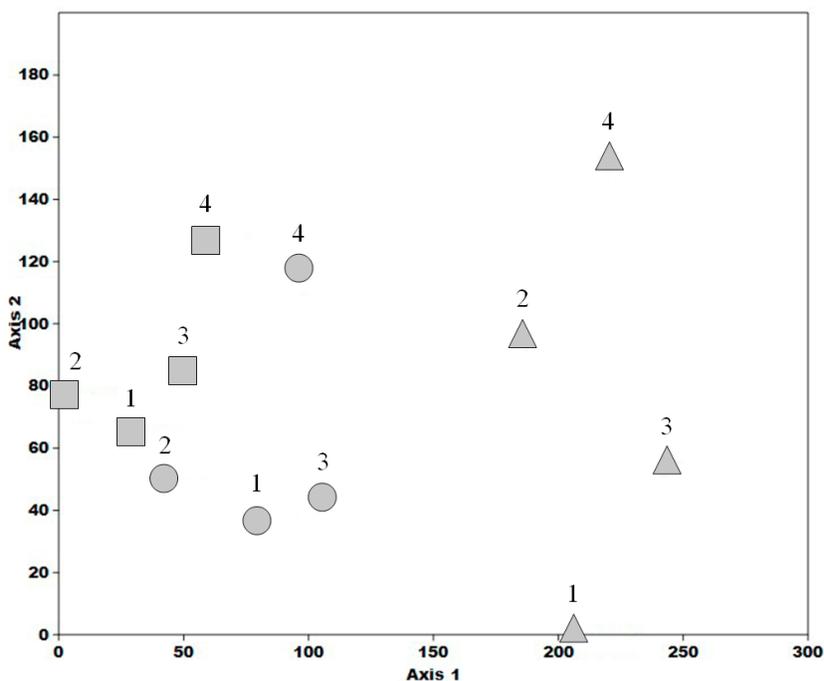


Рис. 3. DCA-ординация локальных ценофлор по встречаемости видов
[Fig. 3. DCA-ordination of local coenofloras by species occurrence]

Если провести кластерный анализ и непрямую ординацию локальных ценофлор с учетом активности видов, то картина получается несколько иная. Дендрограмма и в этом случае показывает более тесную связь между собой лесных и луговых ценофлор, но на более высоком уровне сходства разделение лесных и луговых ценофлор происходит более отчетливо. На самом высоком уровне обособляются кластеры по географическому положению (рис. 4).

На схеме ординации ценофлоры различных типов растительности тоже хорошо отделяются друг от друга, при этом луговые ценофлоры занимают промежуточное положение между степными и лесными (рис. 5).

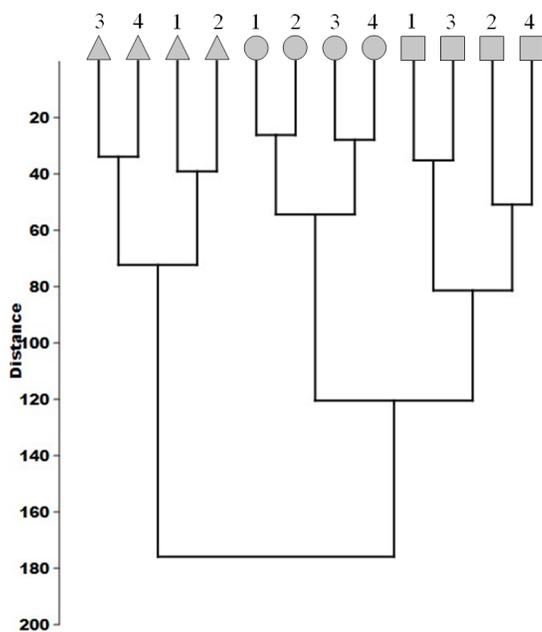


Рис. 4. Дендрограмма сходства / различия локальных ценофлор с учетом активности видов (метод Уорда)

[Fig. 4. Similarity dendrogram of local coenofloras based on species activeness (Ward's method)]

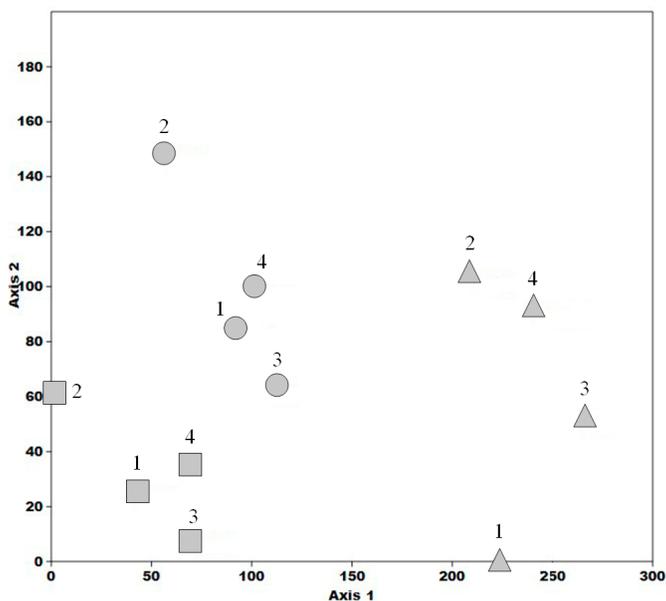


Рис. 5. DCA-ординация локальных ценофлор по активности видов

[Fig. 5. DCA-ordination of local coenofloras by species activeness]

Таким образом, кластерный анализ и непрямая экологическая ординация показали, что степные ценофлоры существенно отличаются от луговых и лесных, сходных между собой по видовому составу. Две последние ценофлоры достаточно четко дифференцируются, если использовать показатель активности видов, т.е. лесные и луговые ценофлоры при известной общности видового состава различаются по доминантам и активным видам.

Обсуждение результатов исследования

В рамках настоящего исследования мы не ставили целью максимально полно выявить состав локальных ценофлор. Однако одновременный сбор материалов по единой методике и одним коллективом исследователей обеспечил хорошую сравнимость полученных данных. Несколько большее количество включенных в анализ степных описаний (97 по сравнению с 84 для лесов и 80 для лугов) не приводит к существенному искажению результатов исследования, хотя, возможно, является одной из причин относительно высокого видового разнообразия степной ценофлоры. Наряду с этим есть и ряд естественных факторов, объясняющих видовое богатство зональных степей. В естественном, не преобразованном человеком ландшафте, степи занимали главенствующее положение в плакорных условиях, встречаясь в широкой амплитуде локальных экологических факторов. Это разнообразие местных условий, равно как и площадь, занимаемая степными фитоценозами в ландшафте, способствовали поддержанию высокого видового разнообразия степей. Зональные климатические условия благоприятны как для видов лугово-степных, так и для настоящих степных ксерофитов. Высокое видовое богатство зональных степей севера степной зоны нашло свое отражение даже в их наименовании – богаторазнотравно-дерновиннозлаковые степи [15]. Лесные сообщества в зоне степей находятся на северном пределе распространения лесов в равнинных внутриконтинентальных районах. Они приурочены к строго определенным местообитаниям и имеют естественно фрагментированный ареал, состоящий из мелких изолированных участков («колков»). Ограниченная площадь, изоляция небольших участков и узкая экологическая амплитуда пригодных условий существования ограничивают разнообразие видов в составе лесных сообществ. Луговая ценофлора по показателю видового разнообразия занимает промежуточное положение, приближаясь более к лесам, нежели к степям. В этом находит свое отражение топологическая и экологическая близость лесов и лугов севера степной зоны, где лесной и луговой типы растительности являются интразональными, приуроченными к западинам рельефа с более благоприятными условиями увлажнения по сравнению с плоскими водоразделами, занятыми степями. Довольно часто луговые и лесные сообщества связаны также единством сукцессионного процесса, когда под воздействием палов и выпаса происходит сокращение лесных массивов и замена их вторичными длительно производными лугами.

Своеобразие степной ценофлоры подчеркивается совокупностью видов, встречающихся исключительно или преимущественно в ее составе. Эта совокупность в степях представлена настоящими ксерофитами и галотолерантными видами (*Artemisia nitrosa*). Лесная ценофлора отличается высоким постоянством или исключительным участием видов древесных и кустарниковых жизненных форм. Кроме того, только в составе этой ценофлоры отмечен ряд видов переувлажненных местообитаний (*Filipendula ulmaria*, *Carex omskiana*, *C. riparia*), присутствие которых связано с исключительным распространением лесов в западинах рельефа. В случае глубоких западин при близком к поверхности залегании грунтовых вод центральную часть западины занимает низинное болото, элементы флористического состава которого проникают под полог леса, непосредственно контактирующего с болотным сообществом. Специфику луговой ценофлоры составляют виды лугов пастбищного использования и галотолерантные растения сырых лугов. При этом гораздо большая совокупность видов является общей для лесной и луговой ценофлор в отличие от ценофлоры степей. Этот блок образован видами настоящих и лесных лугов, а также видами лесных опушек. В определенной мере можно говорить о едином лесо-луговом флористическом комплексе, характерном для интразональных местообитаний равнинной части севера степной зоны. Основные различия между луговой и лесной ценофлорами выявились при анализе активности видов, т.е. связаны со структурой и доминантами сообществ.

Большой блок видов является общим для всех исследованных ценофлор, отражая их зональную специфику. Давление зонального окружения на интразональные комплексы, особенно при небольшой размерности участков последних, приводит к проникновению лугово-степных видов с широкой экологической амплитудой под полог леса, где они нередко являются доминантами и субдоминантами сообществ (*Calamagrostis epigeios*, *Carex supina*, *Poa angustifolia* и др.).

Все исследованные ценофлоры показали существенные изменения на долготном градиенте. В наибольшей степени различия локальных ценофлор проявились для степей. Ранее аналогичный результат получен при сравнении локальных ценофлор лесостепной зоны Северной Азии [10]. Учитывая, что большинство ключевых участков расположено на одной широте и в сходных почвенно-грунтовых условиях, основным фактором, определяющим различие участков на долготном градиенте, выступает степень континентальности климата, выражающаяся в возрастании контраста сезонных температур и уменьшении влагообеспеченности местообитаний. Для некоторых видов, имеющих западные либо восточные границы ареалов на трансекте, эти границы могут быть обусловлены историческими причинами. Однако в большинстве случаев наблюдается реакция растений на изменение климатических условий. Это подтверждается и фактом того, что многие виды в направлении с запада на восток переходят из состава степных ценофлор в

луговые или даже лесные либо увеличивают встречаемость в более мезофитных ценофлорах, снижая ее в степных. Другими словами, здесь наблюдается известное правило зональной смены стадий [30] – только в направлении с запада на восток в связи с продвижением внутрь континента. Роль влагообеспеченности местообитаний в дифференциации локальных ценофлор подчеркивается и минимальными значениями коэффициентов сходства для всех локальных ценофлор третьего ключевого участка, расположенного южнее остальных в более засушливых условиях. Зональные степные сообщества этого участка представлены более ксерофитными вариантами степей, которые характеризуются низкой встречаемостью или отсутствием ряда лугово-степных мезоксерофитов и видов, приуроченных преимущественно к богаторазнотравно-дерновиннозлаковым настоящим степям (*Artemisia latifolia*, *A. pontica*, *Carex praecox*, *Fragaria viridis*, *Phleum phleoides*, *Stipa pennata* и др.). Меньшая, по сравнению с зональными степными ценофлорами, чувствительность лесных и луговых ценофлор к изменениям на долготном градиенте объясняется компенсирующим влиянием местных экологических условий в интразональных местообитаниях. В связи с накоплением снега и аккумуляцией талых вод в период снеготаяния западины поддерживают более благоприятный режим увлажнения, который снижает эффект усиления континентальности на широтном трансекте.

Помимо общих климатических трендов, на показатели локальных ценофлор влияют местные условия конкретных ключевых участков. Так, для второго ключевого участка все локальные ценофлоры характеризуются более мезофитным составом. Только для этого участка отмечена высокая встречаемость в составе лесной и луговой ценофлор настоящих мезофитов: *Brachypodium pinnatum*, *Melampyrum cristatum* и *Vicia sepium*. Эти данные хорошо согласуются с географическим положением участка в долине р. Ишим по правому берегу. На востоке участок граничит с Кокчетавской возвышенностью. Учитывая преобладающее западное направление ветров, р. Ишим можно рассматривать как дополнительный источник атмосферного увлажнения. Наличие низкогорного поднятия на востоке приводит к подъему и охлаждению воздушных масс над территорией участка, что обеспечивает увеличение количества атмосферных осадков. Совокупность этих воздействий создает местные условия повышенной влагообеспеченности, даже по сравнению с более западно расположенным участком, что и отражается в составе локальных ценофлор. Распределение некоторых видов в локальных ценофлорах, как, например, *Falcaria vulgaris* и *Peucedanum morisonii*, не имеет явной экологической интерпретации и может быть вызвано воздействием случайных либо не учтенных в настоящем исследовании факторов.

Различия локальных ценофлор показывают, что, несмотря на высокие коэффициенты сходства, каждая из них характеризуется качественными и количественными отличиями и вносит уникальный вклад в общее разнообразие степного биома Северного Казахстана.

Выводы

1. Зональная ценофлора степей равнинной части Северного Казахстана отличается высоким видовым разнообразием по сравнению с ценофлорами интразональных типов растительности.

2. Ценофлоры лесных и луговых сообществ, развивающихся в интразональных, близких по экологии условиях в северной части степной зоны, имеют сходный видовой состав, но хорошо дифференцируются по активным видам.

3. На долготном градиенте наблюдаются существенные изменения состава и структуры локальных ценофлор, особенно отчетливые для зонального степного типа растительности.

4. Выявлена тенденция к сокращению с запада на восток постоянства и обилия ряда видов, преимущественно ксеромезофитов, в открытых травяных сообществах и перехода их под полог леса, что может быть связано с нарастанием сухости и континентальности климата во внутриконтинентальных районах.

5. Для сохранения и восстановления степного биома равнинной части Северного Казахстана необходимо создание сети охраняемых территорий ландшафтного уровня, распределенных на долготном градиенте.

Литература

1. Национальная стратегия сохранения биоразнообразия в России. М. : Министерство природных ресурсов РФ, 2002. 129 с.
2. Гродзинский М.Д. Основы ландшафтной экологии. Киев : Вища школа, 1993. 222 с.
3. Hector A., Joshi J., Lawler S.P., Spehn E.M., Wilby A. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning // *Oecologia*. 2001. Vol. 129, № 4. PP. 624–628. doi: [10.1007/s004420100759](https://doi.org/10.1007/s004420100759)
4. Werger M.J.A., Staalduinen M. van Eurasian Steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world. Heidelberg : Springer, 2012. 565 p.
5. Dengler J., Janisova M., Török P., Wellstein C. Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2014. Vol. 182. PP. 1–14. doi: [10.1016/j.agee.2013.12.015](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.015)
6. Wesche K., Ambarlı D., Kamp J., Török P., Treiber J., Dengler J. The Palaearctic steppe biome: a new synthesis. *Biodiversity and Conservation*. 2016. Vol. 25, Iss. 12. PP. 2197–2231. doi: [10.1007/s10531-016-1214-7](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1214-7)
7. Roleček J., Čornej I.I., Tokarjuk A.I. Understanding the extreme species richness of semi-dry grasslands in east-central Europe: a comparative approach // *Preslia*. 2014. Vol. 86. PP. 13–34.
8. Тищенко М.П., Королюк А.Ю. Особенности лугов подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины в связи с их предыдущим хозяйственным использованием // *Сибирский экологический журнал*. 2015. № 3. С. 345–354. doi: [10.15372/SEJ20150302](https://doi.org/10.15372/SEJ20150302)
9. Макунина Н.И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Гео, 2016. 184 с.
10. Lashchinskiy N.N., Korolyuk A. Yu., Makunina N.I., Anenkhonov O.A. Longitudinal changes in species composition of forests and grasslands across the North Asian forest steppe zone // *Folia Geobotanica*. 2017. Vol. 52, № 2. PP. 175–197. doi: [10.1007/s12224-016-9268-6](https://doi.org/10.1007/s12224-016-9268-6)

11. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики : материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983 г.). Л. : Наука, 1987. С. 242–266.
12. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Наука, 1988. 223 с.
13. Исаченко Т.И., Рачковская Е.И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Растительность степей Северного Казахстана : тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1961. Вып. 13. С. 133–397.
14. Тищенко М.П. Синтаксономия остепненных лугов Северного Казахстана // Растительный мир Азиатской России. 2018. № 2 (30). С. 43–65. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2018-2\(43-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-2(43-65))
15. Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л. : Наука, 1991. 146 с.
16. Борисова И.В., Исаченко Т.И., Рачковская Е.И. О лесостепи в Северном Казахстане // Ботанический журнал. 1957. Т. 42, № 5. С. 677–690.
17. Горшенин К.П. Почвы южной части Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1955. 592 с.
18. Qian H., Klinka K., Kayahara G.J. Longitudinal patterns of plant diversity in the North American boreal forest // Plant Ecology. 1998. Vol. 138, № 2. PP. 161–178.
19. Chytrý M., Danihelka J., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Popov D., Roleček J., Řezníčková M., Šmarda P., Valachovič M. Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis // Global Ecology and Biogeography. 2007. Vol. 16, № 5. PP. 668–678. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00320.x>
20. Coop J.D., Givnish T.J. Gradient analysis of reversed treelines and grasslands of the Valles Caldera, New Mexico // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. PP. 43–54.
21. Illyes E., Chytrý M., Botta-Dukát Z., Jandt U., Škodová I., Janišová M., Willner W., Hájek O. Semi-dry grasslands along a climatic gradient across Central Europe: vegetation classification with validation // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. PP. 835–846.
22. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
23. Sørensen T. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Biologiske Skrifter. 1948. Vol. 5. PP. 1–34.
24. Малышев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1602.
25. Dengler J. Zwischen Estland und Portugal-Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Phytodiversitätsmuster europäischer Trockenrasen // Tuexenia. 2005. Vol. 25. PP. 387–405.
26. Michl T., Dengler J., Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (*Mulgedio-Aconitetea*) in central Europe: large-scale synthesis and comparison with northern Europe // Phytocoenologia. 2010. Vol. 40, № 2–3. PP. 117–154. doi: [10.1127/0340-269X/2010/0040-0377](https://doi.org/10.1127/0340-269X/2010/0040-0377)
27. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4, № 1. PP. 1–9.
28. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
29. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. : Наука, 1968. 235 с.
30. Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитания наземными организмами как биологический принцип // Журнал общей биологии. 1966. Т. 27, № 1. С. 3–11.

Поступила в редакцию 05.12.2018 г.; повторно 07.02.2019 г.;
принята 15.02.2019 г.; опубликована 21.03.2019 г.

Авторский коллектив:

Лащинский Николай Николаевич – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: nml630090@gmail.com

Тищенко Марина Павловна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: tishenko-1957@mail.ru

Королюк Андрей Юрьевич – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: akorolyuk@rambler.ru

For citation: Lashchinskiy NN, Tishchenko MP, Korolyuk AYU. Quantitative analysis of local coenofloras in the steppe zone of Northern Kazakhstan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:69-90. doi: 10.17223/19988591/44/4 In Russian, English Summary

Nikolay N. Lashchinskiy, Marina P. Tishchenko, Andrey Yu. Korolyuk

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

Quantitative analysis of local coenofloras in the steppe zone of Northern Kazakhstan

The steppe biome became one of the most anthropogenically transformed biomes during the last two centuries. Nowadays, it is a landscape of small “islands” covered by natural vegetation and surrounded by vast areas of ploughed land. Conservation and restoration of natural steppe vegetation is one of the main tasks for conservation activity. It should be based on a good scientific understanding of steppe landscape structure and geographical variability. The main aim of this research was to compare floristic composition of different vegetation types on well-drained habitats in the steppe zone of Northern Kazakhstan with quantitative methods. Our research was carried out in the steppe zone of Northern Kazakhstan. The four key sites were established along an almost 1000 km-long transect between 53°27' and 51°33' N and 61°51' and 76°41' E (See Fig. 1). At least 60 relevés were made for three main vegetation types, namely steppes, meadows, and forests at each site. Based upon these data, we compiled 12 species lists for three vegetation types in each of the key sites. These lists were compared using Sørensen-Chekanovsky similarity index (Sørensen, 1948) and species activeness measure, calculated as a square root of the product of species occurrence and abundance values (Malyshev, 1973). In addition, cluster analysis and DCA-ordination were accomplished using the PAST 2.14 program (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

In this research, we found out that zonal steppe flora is more diverse in terms of species composition in comparison to intrazonal forest and meadow floras (See Table 1). The characteristic species of the steppe flora which occur mainly or exclusively in steppes are true xerophytes. A small group of characteristic species of the forest flora consists of trees and shrubs. For the meadow flora, such species are widespread meadow plants together with few species tolerant to salinity. The largest proportion of similar species is typical of forest and meadow floras. In a certain sense, it is possible to speak about two floristic complexes, one of the zonal steppe flora and the other of the intrazonal forest and meadow flora. Our results show that the most pronounced differentiation between forest and meadow floras is demonstrated by a species activeness comparison. In other words, these floras mainly differ in community structure and dominant species

(See Table 3). In course of our research, we revealed well-pronounced differentiation between steppe, forest and meadow coenofloras by cluster analysis and DCA-ordination (See Fig. 2-5). Differentiation was more pronounced if we took species activeness into account. We discovered that there are changes in species composition of all the local floras along a longitudinal gradient from the periphery to the center of the continent. These changes are more obvious for the local steppe floras than for the others. The main reason for these changes is that of diminishing habitat humidity. In case of intrazonal habitats, local humidity buffers regional climate changes and leads to a higher similarity between local forest and meadow floras. Many species are shifted to moister habitats in eastward direction. These shifts are also connected with higher climate aridity and continentality in the continent inner part. It is vitally important to create a net of landscape-level protected areas, more or less equally distributed along a longitudinal gradient for the effective steppe biome conservation and restoration.

The paper contains 5 Figures, 3 Tables and 30 References.

Key words: biodiversity; coenoflora; vegetation ordination; species activeness.

Funding: This research was done in the frame of the governmental project (No AAAA-A17-117012610052-2) and partially financially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-05-00908).

References

1. *Natsional'naya strategiya sokhraneniya bioraznoobraziya v Rossii* [National strategy of biodiversity conservation in Russia]. Moscow: Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation; 2002. 129 p. In Russian [Electronic resource]. Available at: <http://www.caresd.net/img/docs/530.pdf> (access 15.11.2018)
2. Grodzinskiy MD. *Osnovy landshaftnoy ekologii* [Fundamentals of landscape ecology]. Kiev: Vishcha shkola Publ.; 1993. 222 p. In Russian
3. Hector A, Joshi J, Lawler SP, Spehn EM, Wilby A. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. *Oecologia*. 2001;129(4):624-628. doi: [10.1007/s004420100759](https://doi.org/10.1007/s004420100759)
4. Werger MJA, van Staalduinen M. Eurasian Steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world. Heidelberg: Springer Publ.; 2012. 565 p. doi: [10.1186/2041-7136-3-2](https://doi.org/10.1186/2041-7136-3-2)
5. Dengler J, Janisova M, Török P, Wellstein C. Biodiversity of Palaeartic grasslands: A synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2014;182:1-14. doi: [10.1016/j.agee.2013.12.015](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.015)
6. Wesche K, Ambarlı D, Kamp J, Török P, Treiber J, Dengler J. The Palaeartic steppe biome: A new synthesis. *Biodiversity and Conservation*. 2016;25(12):2197-2231. doi: [10.1007/s10531-016-1214-7](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1214-7)
7. Roleček J, Čornej II, Tokarjuk AI. Understanding the extreme species richness of semi-dry grasslands in east-central Europe: A comparative approach. *Preslia*. 2014;86:13-34.
8. Tishchenko MP, Korolyuk AYu. Peculiarities of meadows in the subtaiga subzone of the West Siberian plain resulting from their previous agricultural use. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(3):278-287. doi: [10.1134/S1995425515030154](https://doi.org/10.1134/S1995425515030154)
9. Makunina NI. *Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoy ravniny i Altae-Sayanskoy gornoy oblasti* [Forest-steppe vegetation of the West Siberian plain and the Altay-Sayan mountain system]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2016. 184 p. In Russian
10. Lashchinskiy NN, Korolyuk AYu, Makunina NI, Anenkhonov OA. Longitudinal changes in species composition of forests and grasslands across the North Asian forest steppe zone. *Folia Geobotanica*. 2017;52(2):175-197. doi: [10.1007/s12224-016-9268-6](https://doi.org/10.1007/s12224-016-9268-6)

11. Yurtsev BA, Kamelin RV. Oчерk sistemy osnovnykh ponyatiy floristiki [Outline of the system of the main floristic concepts]. In: *Teoreticheskie i metodicheskie problemy sravnitel'noy floristiki*. Materialy II rab. soveshch. po sravnitel'noy floristike. Neringa, 1983). [Theoretical and methodological problems of comparative floristics. Proceedings (Neringa, Russia, 1983)]. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. pp. 242-266. In Russian
12. Sedel'nikov VP. Vysokogornaya rastitel'nost' Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [High-mountain vegetation of the Altay-Sayan mountain system]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 223 p. In Russian
13. Isachenko TI, Rachkovskaya EI. Osnovnye zonal'nye tipy stepey Severnogo Kazakhstana [The main zonal types of steppes in Northern Kazakhstan]. In: *Rastitel'nost' stepey Severnogo Kazakhstana* [Steppe vegetation of Northern Kazakhstan]. Lavrenko EM, editor. *Trudy BIN AN SSSR. Seriya 3. Geobotanika = Proceedings of Komarov Botanical Institute. Ser. 3. Geobotany*. 1961;13:133-397. In Russian
14. Tishchenko MP. The syntaxonomy of steppe meadows from North Kazakhstan. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii*. 2018;2(30):43-65. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2018-2\(43-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-2(43-65)) In Russian
15. Lavrenko EM, Karamysheva ZV, Nikulina RI. Stepi Evrazii [Eurasian steppes]. Leningrad: Nauka Publ.; 1991. 146 p. In Russian
16. Borisova IV, Isachenko TI, Rachkovskaya EI. O lesostepi v Severnom Kazakhstane [On the forest-steppe in Northern Kazakhstan]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1957;42(5):677-690. In Russian
17. Gorshenin KP. Pochvy yuzhnoy chasti Sibiri [Soils of the southern part of Siberia]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1955. 592 p. In Russian
18. Qian H, Klinka K, Kayahara GJ. Longitudinal patterns of plant diversity in the North American boreal forest. *Plant Ecology*. 1998;138(2):161-178. doi: [10.1023/A:1009756318848](https://doi.org/10.1023/A:1009756318848)
19. Chytrý M., Danihelka J, Ermakov N, Hájek M, Hájková P, Kočí M, Kubešová S, Lustyk P, Otýpková Z, Popov D, Roleček J, Řezníčková M, Šmarda P, Valachovič M. Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*. 2007;16(5):668-678. doi: [10.1111/j.1466-8238.2007.00320.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00320.x)
20. Coop JD, Givnish TJ. Gradient analysis of reversed treelines and grasslands of the Valles Caldera, New Mexico. *Journal of Vegetation Science*. 2007;18:43-54. doi: [10.1111/j.1654-1103.2007.tb02514.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02514.x)
21. Illyes E, Chytrý M, Botta-Dukát Z, Jandt U, Škodová I, Janišová M, Willner W, Hájek O. Semi-dry grasslands along a climatic gradient across Central Europe: vegetation classification with validation. *Journal of Vegetation Science*. 2007;18:835-846. doi: [10.1111/j.1654-1103.2007.tb02600.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02600.x)
22. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk: TML-Press Publ., 2007. 304 p. In Russian
23. Sørensen T. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter*. 1948;(5):1-34.
24. Malyshev LI. Floristicheskoe rayonirovanie na osnove kolichestvennykh priznakov [Floristic zoning based on quantitative traits]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1973;58(11):1581-1602. In Russian
25. Dengler J. Zwischen Estland und Portugal-Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Phytodiversitätsmuster europäischer Trockenrasen. *Tuexenia*. 2005;(25):387-405. In German
26. Michl T, Dengler J, Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (*Mulgedio-Aconitetea*) in central Europe: Large-scale synthesis and comparison with northern Europe. *Phytocoenologia*. 2010;40(2-3):117-154. doi: [10.1127/0340-269X/2010/0040-0377](https://doi.org/10.1127/0340-269X/2010/0040-0377)

27. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron.* 2001;4(1):1-9.
28. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
29. Yurtsev BA. Flora Suntar-Khayata. Problemy istorii vysokogornyykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri [Flora of Suntar-Hayat: Problems of the history of high-mountain landscapes in the North-East of Siberia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1968. 235 p. In Russian
30. Bey-Bienko GYa. Smena mestoobitaniya nazemnymi organizmami kak biologicheskiy printsip [Habitat change by terrestrial organisms as a biological rule]. *Zhurnal Obshchey Biologii.* 1966;27(1):3-11. In Russian

*Received 05 December 2018; Revised 07 February 2019;
Accepted 15 February 2019; Published 21 March 2019*

Author info:

Lashchinskiy Nikolay N, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: nnl630090@gmail.com

Tishchenko Marina P, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: tishchenko-1957@mail.ru

Korolyuk Andrey Yu, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: akorolyuk@rambler.ru

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612.821.3

doi: 10.17223/19988591/45/5

Ю.В. Бушов¹, М.В. Светлик², Е.А. Есипенко¹, С.Р.-К. Джафарова¹

¹ Национальный исследовательский

Томский государственный университет, г. Томск, Россия

² Сибирский государственный медицинский университет, г. Томск, Россия

Корковые взаимодействия и спектральные характеристики мю-ритма у человека при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении неэмоционального слова

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 18-013-00758.

Изучены спектральные характеристики мю-ритма и корковые взаимодействия на частоте этого ритма у юношей при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении неэмоционального слова. Обнаружены статистически значимые по сравнению с фоном изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма в центральных областях коры. Характер этих изменений зависит от частоты ритма: на одних частотах наблюдается рост спектральной мощности ЭЭГ, на других – снижение. Обнаружено также усиление уровней корковых связей на частоте мю-ритма между центральными и лобными, центральными и височными, центральными и затылочными зонами коры на этапах подготовки и выполнения коммуникативного действия. Полученные данные свидетельствуют о том, что мю-ритм включает ряд частот, которые имеют разное функциональное значение и отражают активность разных нейросетевых осцилляторов. Установлено, что корковые взаимодействия и спектральные характеристики мю-ритма отличаются при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении неэмоционального слова.

Ключевые слова: коммуникативные зеркальные нейроны; произнесение слов; мю-ритм; корковые взаимодействия.

Введение

Изучение роли зеркальных нейронов в когнитивных процессах является актуальной научно-практической проблемой, имеющей важное значение для понимания социального поведения человека. Согласно популярной в настоящее время гипотезе [1], зеркальные нейроны могут служить нейрональной основой для интерпретации действий, подражательного обучения и

имитации поведения других людей. Важным аспектом указанной проблемы является поиск надежных маркеров активации этих нейронов. Особый интерес в этом плане представляет так называемый, мю-ритм частотой 8–13 Гц, который регистрируется в центральных областях коры и не подавляется при зрительной и слуховой стимуляции [2]. Установлено, что депрессия этого ритма, как и активация зеркальных нейронов, наблюдается не только при выполнении человеком какого-либо действия, но также при наблюдении и мысленном воспроизведении этого действия [2, 3]. Вместе с тем проведенные исследования дали неоднозначные результаты. В частности, в опытах с параллельной регистрацией ЭЭГ и ФМРТ-сканированием мозга при наблюдении хватательных движений подтверждена связь депрессии мю-ритма с активацией системы зеркальных нейронов у человека [4]. Однако другие авторы [5] при изучении электрической активности мозга в центральных и затылочных отведениях при наблюдении за «биологическими» движениями (руками) и небологическими движениями (калейдоскопически движущимися стимулами) приходят к выводу о том, что подавление мю-ритма не является действенным средством изучения активности зеркальных нейронов. На основе полученных данных эти авторы [5] утверждают, что подавление мю-ритма может быть использовано как индикатор активации зеркальных нейронов человека, но эффект слабый, ненадежный и легко смешивается с подавлением затылочного альфа-ритма.

Кроме того, некоторые исследователи [6] выделяют в мю-ритме два поддиапазона: 8–10 и 10–12 Гц, которые, по их мнению, функционально различаются. По данным этих авторов [6], низкочастотная составляющая мю-ритма (8–10 Гц) проявляет «неспецифическую» десинхронизацию, регистрируемую при разных движениях, в то время как высокочастотная составляющая (10–12 Гц) проявляет «специфическую» десинхронизацию, которая отчетливо различается при движениях пальцев руки и ступни. В ряде исследований обнаружена зависимость реактивности мю-ритма от индивидуальных особенностей человека [7–10]. В частности, при наблюдении и выполнении движений руками из 22 здоровых испытуемых значительные изменения мощности мю-ритма обнаружены у 18 – во время движения и у 11 – во время просмотра изображений движения. У 8 испытуемых эти изменения наблюдались в обоих случаях. В большинстве случаев изменения мощности мю-ритма во время движения связаны с уменьшением его амплитуды. Однако у 2 испытуемых они связаны с увеличением и у 9 – с уменьшением амплитуды мю-ритма во время наблюдения [9].

Изучение мю-ритма при подготовке [11] и выполнении [12, 13] речевых действий показало, что «коммуникативные» движения сопровождаются такими же изменениями его амплитуды, как и другие движения. Поэтому некоторые исследователи считают [14], что мю-ритм можно использовать как показатель сенсомоторной интеграции речи, а измерения мю-ритма целесообразно проводить не только в альфа-, но и в бета-диапазонах частот [15, 16].

Все эти данные указывают на необходимость дальнейших исследований, направленных, в частности, на изучение зависимости реактивности мю-ритма от вида выполняемых действий и индивидуальных особенностей человека, на выяснение функциональной значимости различных частотных составляющих этого ритма.

Цель исследования – изучение корковых взаимодействий на частоте мю-ритма и спектральных характеристик этого ритма у человека на разных этапах деятельности, связанной с наблюдением, произнесением и мысленным воспроизведением неэмоционального слова.

Материалы и методики исследования

В исследованиях участвовали добровольцы, практически здоровые юноши (32 человека) в возрасте от 18 до 23 лет (средний возраст $21 \pm 1,6$ лет), учащиеся томских вузов, правши. Все испытуемые дали информированное согласие на участие в данном исследовании, которое одобрено комиссией по биоэтике Биологического института Томского государственного университета (г. Томск, Россия). Для решения поставленных задач проведены три серии экспериментов. В первой серии («Наблюдение») испытуемый наблюдал за оператором, который беззвучно одними губами произносил слово «Раз», когда стрелка секундомера на экране монитора пересекала деления 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50 и 55 с. Всего стрелка секундомера совершала 5 оборотов. В ходе эксперимента оператор располагался за столом, на котором на расстоянии 40–50 см от испытуемого находился монитор компьютера. Испытуемый при этом находился спереди и справа на расстоянии 70–80 см от него и следил только за его губами. Во второй серии («Произнесение слова») испытуемый сам выполнял указанную деятельность, а в третьей серии («Мысленное воспроизведение слова») – в указанные моменты времени мысленно произносил то же слово. При произнесении или мысленном воспроизведении слова испытуемый занимал место оператора и следил за движением стрелки секундомера на экране монитора.

Перед выполнением деятельности и в процессе ее выполнения регистрировали ЭЭГ монополярно с помощью 24-канального энцефалографа-анализатора «Энцефалан-131-03» (фирма «Медиком», г. Таганрог, Россия) в лобных (F3, F4, Fz, F7, F8), центральных (C3, C4, Cz), височных (T3, T4, T5, T6), теменных (P3, P4, Pz) и затылочных (O1, O2) отведениях по системе «10–20%». В качестве референтов использовали отведения A1 и A2. С целью исключения артефактов, связанных с движением глаз и мышечной активностью, регистрировали ЭОГ и ЭМГ мышц шеи и лба. При вводе аналоговых сигналов в ЭВМ частота дискретизации составляла 250 Гц. С целью изучения корковых связей на частоте мю-ритма ЭЭГ предварительно фильтровали. Для этого применяли полосовой фильтр Баттерворта 20-го порядка с коэффициентом подавления частот выше 13 Гц не менее 80 дБ и частот

ниже 8 Гц не менее 40 дБ. При обработке полученных данных подсчитывали максимальные значения кросскорреляционных функций и оценки спектральной мощности на коротких (1,5 с), лишенных артефактов, отрезках записи ЭЭГ за 3 с (фон) и 1,5 с (этап подготовки) до пересечения стрелкой секундомера соответствующего деления и сразу после указанного события (этап выполнения действия). Полученные значения коэффициентов корреляции и оценки спектральной мощности усредняли отдельно для каждого этапа деятельности, для каждой серии и по всем испытуемым. При подсчете кросскорреляционных функций опирались на существующие рекомендации [17] о том, что максимальный временной сдвиг должен быть не более одной десятой длины реализации, которая выбиралась больше или равной десяти периодам мю-ритма (1,5 с). Для описания спектра мощности ЭЭГ применяли преобразование Фурье. Расчет спектра выполнен с аппроксимацией на целые гармоники (8, 9, 10, 11, 12, 13 Гц), что позволило существенно упростить последующую статистическую обработку и сравнительный анализ результатов. При статистической обработке данных использовали пакет «MatLab v6.5», непараметрический дисперсионный анализ и критерий Вилкоксона для связанных выборок.

Результаты исследования и обсуждение

В исследованиях на животных при изучении активности зеркальных нейронов широко используется метод регистрации импульсной активности этих нейронов с помощью интрацеребральных электродов. Однако по этическим соображениям в наблюдениях на людях этот метод не применяется. Поэтому в настоящем исследовании для этих целей используется электроэнцефалографический метод, а в качестве маркеров активности зеркальных нейронов исследуются спектральные характеристики мю-ритма и корковые взаимодействия на частоте этого ритма.

Проведенные исследования позволили обнаружить статистически значимые изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма на разных этапах выполняемой деятельности. Оказалось, что характер этих изменений зависит от частоты ритма. В частности, в серии «Наблюдение» на этапе выполнения действия в отведении С3 обнаружено статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ на частоте 8 Гц, а на частоте 10 Гц в том же отведении наблюдается статистически значимое ($p < 0,05$) повышение спектральной мощности ЭЭГ (рис. 1).

В серии «Произнесение слова» на этапе «Подготовка» на частоте 9 Гц обнаружено статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с фоном снижение спектральной мощности ЭЭГ в отведении С4, а на частоте 12 Гц в том же отведении обнаружено статистически значимое по сравнению с фоном ($p < 0,05$) повышение спектральной мощности ЭЭГ (рис. 2).

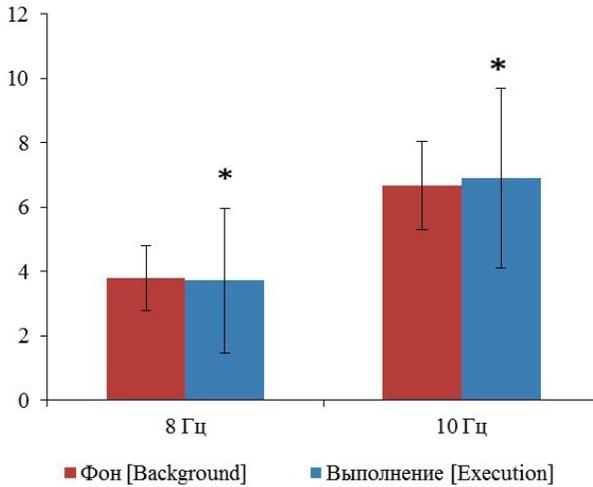


Рис 1. Зависимость изменений спектральной мощности ЭЭГ в отведении С3 на разных этапах деятельности, связанной с наблюдением за действиями оператора, от частоты мю-ритма

Примечание: на оси ординат отложены значения спектральной мощности ЭЭГ в мкВ²
[Fig 1. The dependence of changes in the spectral power of the EEG in the C3 lead at different stages of activity associated with monitoring the operator's actions on the frequency of the mu rhythm. On the Y-axis - The EEG spectral power in μV^2 . *The correlation coefficient values in relative units]

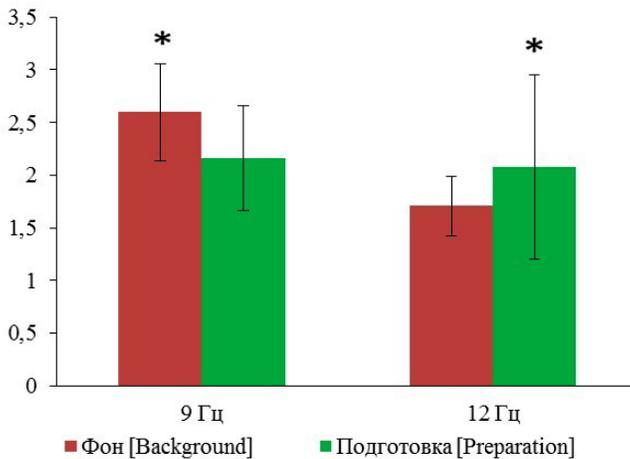


Рис. 2. Зависимость изменений спектральной мощности ЭЭГ в отведении С4 на разных этапах деятельности, связанной с произнесением слова, от частоты мю-ритма

Примечание: на оси ординат отложены значения спектральной мощности ЭЭГ в мкВ²
[Fig. 2. The dependence of changes in the spectral power of the EEG in the C4 lead at different stages of activity associated with the operator's actions on the frequency of the mu rhythm. On the Y-Axis - The EEG spectral power in μV^2 . *The correlation coefficient values in relative units]

Анализ корковых взаимодействий позволил обнаружить при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении слова статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с фоном усиление уровней корковых связей на частоте мю-ритма между центральными и лобными, центральными и височными, центральными и затылочными зонами коры на этапах подготовки и выполнения действия, а также на этапе выполнения действия по сравнению с подготовкой. Характер изменений уровней корковых связей отличается при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении слова. Так, например, в серии «Наблюдение» обнаружено усиление корреляций между отведениями F3 и C3 на этапе подготовки по сравнению с фоном (рис. 3, А), а также усиление корреляций между отведениями F7 и C3 на этапе выполнения действия по сравнению с фоном (рис. 3, В). Усиление корреляций на частоте мю-ритма наблюдается также между отведениями C3 и C4 на этапе выполнения коммуникативного действия по сравнению с его подготовкой (рис. 3, С).

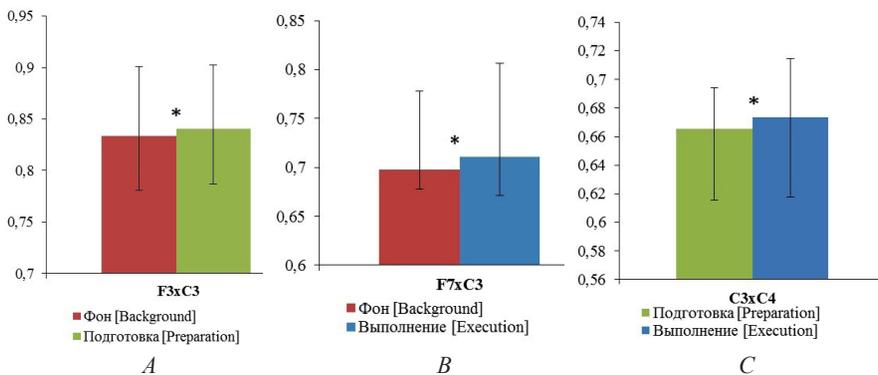


Рис. 3. Зависимость корковых взаимодействий на частоте мю-ритма от этапа выполняемой деятельности в серии «Наблюдение»

Примечание: на оси ординат отложены значения коэффициента корреляции в отн.ед.

[Fig. 3. The dependence of cortical interactions at a frequency of mu rhythm at the stage of the activities performed in the “Observation” series. *The correlation coefficient values in relative units].

В серии «Произнесение слова» обнаружено статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с фоном усиление корреляций между отведениями F8 и C3 на этапе подготовки к действию (рис. 4, А), а также между отведениями F8 и C4, C3 и T5, C3 и O1 на этапе выполнения действия (рис. 4, В). На этапе выполнения действия наблюдается статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с этапом подготовки усиление корреляции между отведениями Cz и C4 (рис. 4, С).

В серии «Мысленное воспроизведение» обнаружено статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с фоном усиление корреляций между отведениями Fz и C3, F7 и C4, C3 и T6 на этапе подготовки коммуникативного

действия (рис. 5, А), а также между отведениями F7 и C3 на этапе выполнения действия (рис. 5, В). На этапе выполнения действия обнаружено статистически значимое ($p < 0,05$) по сравнению с этапом подготовки усиление корреляций между отведениями F7 и C4, Cz и C4, C4 и T5 (рис. 5, С).

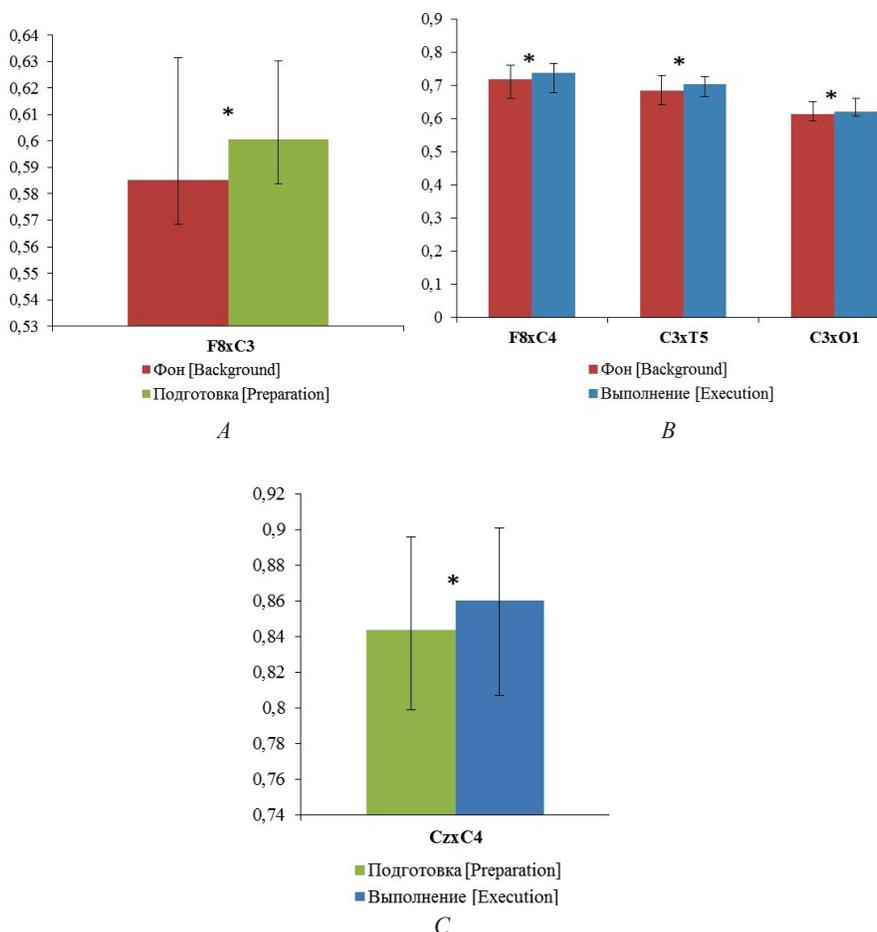


Рис. 4. Зависимость корковых взаимодействий на частоте мю-ритма от этапа выполняемой деятельности в серии «Произнесение слова»

[Fig. 4. The dependence of cortical interactions at a frequency of mu rhythm at the stage of the activities performed in the “Pronunciation of the word” series. *The correlation coefficient values in relative units]

Дисперсионный анализ выявил влияние фактора «Вид деятельности» на спектральные характеристики мю-ритма и корковые взаимодействия на частоте этого ритма при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении неэмоционального слова. Оказалось, что влияние этого фактора зависит от этапа выполняемой деятельности. Так, если на этапе «Подготовка» в отведении C3 влияние исследуемого фактора проявилось только на

частотах 8 и 13 Гц ($p = 0,0004 \div 5,25 \cdot 10^{-7}$), то на этапе «Выполнения действия» в том же отведении ЭЭГ – на всех частотах мю-ритма от 8 до 13 Гц ($p = 0,012 \div 1,05 \cdot 10^{-7}$). Если на этапе «Подготовка» исследуемый фактор оказывает статистически значимое ($p = 0,048 \div 6,29 \cdot 10^{-7}$) влияние на большинство корковых связей (20) между центральными и другими зонами коры, то на этапе «Выполнение действия» количество таких связей снижается вдвое.

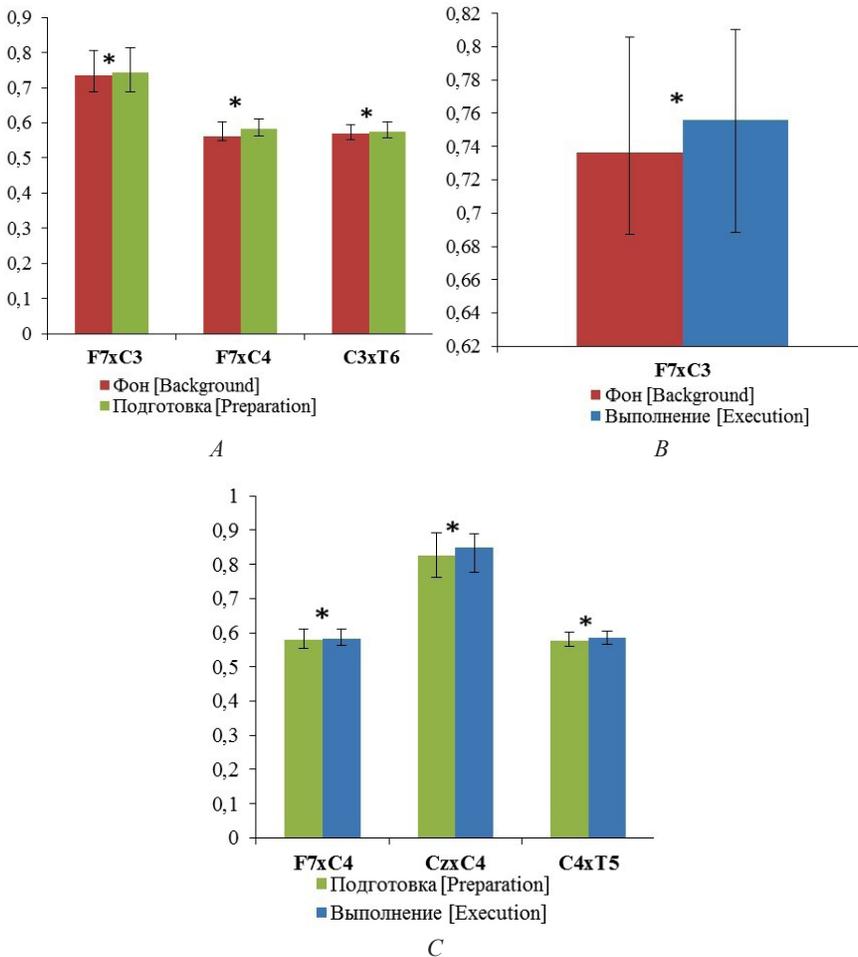


Рис. 5. Зависимость корковых взаимодействий на частоте мю-ритма

от этапа выполняемой деятельности в серии «Мысленное воспроизведение»

[Fig. 5. The dependence of cortical interactions at a frequency of mu rhythm at the stage of the activities performed in the “Mental reproduction” series. *The correlation coefficient values in relative units]

Таким образом, проведенные исследования позволили обнаружить в центральных зонах коры при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении неэмоционального слова статистически значимые по сравнению с фоном изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма

на этапах подготовки и выполнения коммуникативного действия. Причем на одних частотах мю-ритма наблюдается повышение спектральной мощности ЭЭГ, на других – снижение. Эти данные свидетельствуют о том, что мю-ритм включает в себя ряд частот, которые имеют разное функциональное значение и отражают активность разных нейросетевых осцилляторов. По-видимому, обнаруженное на некоторых частотах снижение спектральной мощности мю-ритма отражает активацию зеркальных нейронов [18]. Полученные результаты подтверждаются и некоторыми литературными данными. В частности, наличие функциональной разобщенности между низкочастотным (8–10 Гц) и высокочастотным (10–12 Гц) поддиапазонами мю-ритма [6], подавление мю-ритма при аудиовизуальном предъявлении речевых сигналов [19], при подготовке [11] и выполнении [12, 13] речевых действий ранее отмечали и другие исследователи.

Наряду с этим проведенные исследования позволили обнаружить статистически значимое усиление уровней корковых связей на частоте мю-ритма между центральными и лобными, центральными и височными, центральными и затылочными зонами коры на этапах подготовки и выполнения коммуникативного действия по сравнению с фоном, а также на этапе выполнения действия по сравнению с подготовкой. Вероятно, это усиление корковых связей обусловлено передачей сигналов из зрительной, слуховой и соматосенсорной зон коры в вентральную область премоторной коры [3] и близко расположенную к ней зону Брока, в которой предположительно находятся коммуникативные зеркальные нейроны [20]. Полученные данные также свидетельствуют о том, что обнаруженные изменения спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма и корковых взаимодействий на частоте этого ритма отличаются при наблюдении, произнесении и мысленном воспроизведении слова. Эти данные свидетельствуют о том, что указанные виды когнитивной деятельности обеспечиваются разными функциональными системами, которые включают в качестве обязательного компонента подсистему коммуникативных зеркальных нейронов.

Выводы

Выполнение когнитивной деятельности, связанной с наблюдением, произнесением и мысленным воспроизведением неэмоционального слова, сопровождается:

- 1) изменением спектральной мощности ЭЭГ на частотах мю-ритма; характер этих изменений зависит от частоты ритма, а также от вида и этапа выполняемой деятельности;

- 2) усилением корковых связей на частоте мю-ритма между центральными и лобными, центральными и височными, центральными и затылочными зонами коры; характер этих изменений зависит от вида и этапа выполняемой деятельности.

Литература

1. Skoyles J. R. Gesture language origins and right handedness // *Psychology*. 2000. № 11. E24.
2. Аликина М.А., Махин С.А., Павленко В.Б. Амплитудно-частотные, топографические, возрастные особенности и функциональное значение сенсомоторного ритма ЭЭГ // *Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология и химия*. 2016. Т. 2 (68), № 2. С. 3–24.
3. Махин С.А. Система «зеркальных нейронов»: актуальные достижения и перспективы ЭЭГ исследований // *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Биология и химия*. 2012. Т. 25 (64), № 1. С. 142–146.
4. Perry A., Bentin S. Mirror activity in the human brain while observing hand movements: A comparison between EEG desynchronization in the μ -range and previous fMRI results // *Brain Res*. 2009. Vol. 1282. PP. 126–132.
5. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Mu suppression are a good measure of the human mirror neuron system? // *Cortex*. 2016. Vol. 82. PP. 290–310.
6. Pfurtscheller G., Neuper C., Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement // *Clin. Neurophysiol*. 2000. Vol. 111. PP. 1873–1876.
7. Yang C.Y., Decety J., Lee S., Chen C., Cheng Y. Gender differences in the mu rhythm during empathy for pain: An electroencephalographic study // *Brain Res*. 2009. Vol. 1251. PP. 176–184.
8. Anwar M. N., Navid M. S., Khan M., Kitajo K. A possible correlation between performance IQ, visuomotor adaptation ability and mu suppression // *Brain Res*. 2015. 1603. PP. 84–93.
9. Höller Y., Bergmann J., Kronbichler M., Crone J.S., Schmid E.V., Thomschewski A., Butz K., Schütze V., Höller P., Trinka E. Real movement vs. motor imagery in healthy subjects // *International Journal of Psychophysiology*. 2013. Vol. 87. PP. 35–41.
10. Makhin S.A., Makaricheva A.A., Lutsyuk N.V., Cherny S.V., Orekhova L.S. Interrelation between individual level of emotional intelligence and EEG sensorimotor rhythm reactivity at the time of synchronized imitation of another person's movement // *Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University*. 2013. 26(65). PP. 121–126.
11. Gehrig J., Wibral M., Arnold C., Kell C. A. Setting up the speech production network: How oscillations contribute to lateralized information routing // *Frontiers in Psychology*. 2012. Vol. 3. PP. 169.
12. Mandel A., Bourguignon M., Parkkonen L., Hari R. Sensorimotor activation related to speaker vs. listener role during natural conversation // *Neuroscience Letters*. 2016. 614. PP. 99–104.
13. Salmelin R., Sams M. Motor cortex involvement during verbal versus nonverbal lip and tongue movements // *Human Brain Mapping*. 2002. 16(2). PP. 81–91.
14. Saltuklaroglu T., Bowers A., Harkrider A.W., Casenhiser D., Reilly K., Jenson D.E., Thorntond D. EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing // *Brain and Language*. 2018. Vol. 187, PP. 41–61. doi: [10.1016/j.bandl.2018.09.005](https://doi.org/10.1016/j.bandl.2018.09.005)
15. Buzsaki G. *Rhythms of the Brain*. New York : Oxford University Press Inc., 2006.
16. Kane N., Acharya J., Beniczky S., Caboclo L., Finnigan S., Kaplan P.W. Shibusaki H., Pressler R, van Putten MJAM. A revised glossary of terms most commonly used by clinical electroencephalographers and updated proposal for the report format of the EEG findings. Revision 2017 // *Clinical Neurophysiology Practice*. 2017. 2. PP. 170–185.
17. Бендат Дж., Пирсол А. Измерение и анализ случайных процессов. М. : Мир, 1971. 408 с.

18. Риццолатти Дж., Синигалья К. Зеркала в мозге: О механизмах совместного действия и сопереживания. М. : Языки славянских культур, 2012. 223 с.
19. Crawcour S., Bowers A., Harkrider A., Saltuklaroglu T. Mu wave suppression during the perception of meaningless syllables: EEG evidence of motor recruitment // *Neuropsychologia*. 2009. Vol. 47, Iss. 12. PP. 2558–2563.
20. Buccino G., Lui F., Canessa N., Patteri I., Lagravinese G., Benuzzi F., Porro C.A., Rizzolatti G. Neural circuits involved in recognition of actions performed by non con-specifices: an fMRI study // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2004. 16. PP. 114–126.

Поступила в редакцию 01.09.2018 г.; повторно 23.01.2019 г.;
принята 15.02.2019 г.; опубликована 21.03.2019 г.

Авторский коллектив:

Бушов Юрий Валентинович – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой физиологии человека и животных, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: bushov@bio.tsu.ru

Светлик Михаил Васильевич – канд. биол. наук, доцент кафедры медицинской и биологической кибернетики, Сибирский государственный медицинский университет (Россия, 634050, Томск, Московский тракт, 2).

E-mail: mihav@ssmu.ru

Есипенко Елена Александровна – канд. биол. наук, доцент кафедры генетической и клинической психологии, факультет психологии, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: esipenkoea@gmail.com

Джафарова Самира Рамиз-Кызы – студент кафедры физиологии человека и животных, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: samira9508@gmail.com

For citation: Bushov YuV, Svetlik MV, Esipenko EA, Djafarova SR-K. Cortical interactions and spectral characteristics of the mu rhythm in humans during observation, pronunciation and mental pronunciation of non-emotional words. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:91-105. doi: 10.17223/19988591/44/5 In Russian, English Summary

Yury V. Bushov¹, Mikhail V. Svetlik², Elena A. Esipenko¹, Samira R-K. Djafarova¹

¹ Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

² Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation

Cortical interactions and spectral characteristics of the mu rhythm in humans during observation, pronunciation and mental pronunciation of non-emotional words

The study of the role of mirror neurons in cognitive processes is an important problem of modern psychophysiology. Therefore, an urgent task is to search for and study EEG correlates of the activation of mirror neurons. The aim of the research was to study the cortical interactions at the frequency of the mu rhythm and the spectral characteristics of this rhythm in humans at different stages of activity related to observation, pronunciation and mental pronunciation of a non-emotional word.

The studies involved volunteers, practically healthy young men (32 people) aged 18 to 23 years old (average age 21 ± 1.6 years), students of Tomsk universities, right-handers. All subjects gave informed consent to participate in this study, which was approved by the Commission on Bioethics of the Biological Institute of Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation). Three series of experiments were

carried out for the task. In the first series ("Observation"), the subject observed the operator, who uttered the word "Raz" silently with his lips, when the stopwatch on the monitor crossed the divisions 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50 and 55 s. Total stopwatch hand made 5 turns. During the experiment, the operator was located at the table, on which at a distance of 40-50 cm from him was a computer monitor. The subject, at the same time, was in front and to the right at a distance of 70-80 cm from him and watched only his lips. In the second series ("Speaking the word"), the subject himself performed the indicated activity, and in the third series ("The mental pronunciation of the word"), at specified points in time he also mentally pronounced the word. During the pronunciation or mental reproduction of the word, the subject took the place of the operator and followed the movement of the stopwatch hand on the monitor screen. Before and during the execution of the activity, the monopolar EEG was recorded using the Encephalan-131-03 24-channel encephalograph-analyzer (Medicom company, Taganrog, Russia) in the frontal areas (F3, F4, Fz, F7, F8) central (C3, C4, Cz), temporal (T3, T4, T5, T6), parietal (P3, P4, Pz) and occipital (O1, O2) leads by the "10-20%" system. The leads A1 and A2 were used as referents. To exclude artifacts associated with eye movement and muscle activity, EOG and EMG of the neck and forehead muscles were recorded. The sampling rate of EEG recordings was 250 Hz. To study the cortical connections at the frequency of the mu rhythm, the EEG was pre-filtered: a 20-order Butterworth bandpass filter with a frequency suppression factor above 13 Hz at least 80 dB and frequencies below 8 Hz at least 40 dB). When processing the obtained data, we calculated the maximum values of cross-correlation functions and spectral power estimates for short (1.5 s), devoid of artifacts, EEG recording periods before 3 s (background) and 1.5 s (preparation stage) with the stopwatch of the corresponding division and immediately after the specified event (stage of execution). The obtained values of the correlation coefficients and spectral power estimates were averaged separately for each stage of activity, for each series and over all subjects. When calculating the cross-correlation functions, we complied with the existing recommendations (Bendat SJ and Piersol AG.) that the maximum time shift should be no more than one-tenth of the length of the implementation, which was chosen to be greater than or equal to ten periods of mu rhythm (1.5 s). To describe the EEG power spectrum, a Fourier transform was used. The spectrum was calculated with an approximation for integer harmonics (8, 9, 10, 11, 12, 13 Hz), which made it possible to simplify the subsequent statistical processing and comparative analysis of the results. In the statistical processing of data, the MatLab v6.5 package, nonparametric analysis of variance, and the Wilcoxon criterion for related samples were used.

The conducted research allowed to detect in the central areas of the cortex when observing, pronouncing and mentally pronouncing a non-emotional word, changes in the spectral power of the EEG, which are statistically significant compared to the background, at mu rhythm frequencies during the preparation and execution of the communicative action. We found that the nature of these changes depends on the frequency of the rhythm. In particular, in the "Observation" series, at the stage of performing the action in lead C3 compared to the background, a decrease in the spectral power of the EEG at a frequency of 8 Hz is statistically significant ($p < 0.05$), and at a frequency of 10 Hz in the same lead there is a statistically significant ($p < 0.05$) increase in the spectral power of the EEG (Fig. 1). In the series "Pronouncing the word" at the "Preparing" stage at a frequency of 9 Hz compared to the background, the decrease in the spectral power of the EEG in lead C4 is statistically significant ($p < 0.05$), and at a frequency of 12 Hz in the same lead it was found significant compared to the background increase in the spectral power of the EEG ($p < 0.05$) (Fig. 2). The obtained data indicate that the mu wave includes a series of frequencies which have different

functional importance and reflect the activity of different neural oscillators. Apparently, the decrease in the spectral power of the mu rhythm observed at some frequencies reflects the activation of mirror neurons. Analysis of cortical interactions allowed to detect statistically significant ($p < 0.05$), in a series of observations, pronouncing and mental pronouncing of a word compared to the background, enhancement of cortical connections at the mu rhythm frequency between central and frontal, central and temporal areas of the cortex at the stages of preparing and executing an action, as well as at the stage of executing an action in comparison with preparation. The nature of changes at the levels of cortical communication is different in the series of observation, pronunciation and mental pronunciation of the word. For example, in the Observation series, there was an increase in correlations between leads F3 and C3 at the preparation stage compared with the background (Fig. 3A), as well as increased correlations between leads F7 and C3 at the stage of performing the action compared with the background (Fig. 3B). An increase in the level of correlations at the frequency of the mu rhythm is also observed between leads C3 and C4 at the stage of executing a communicative action compared to its preparation (Fig. 3C). In the "pronunciation of the word" series, we observed statistically significant ($p < 0.05$), compared with the background, increased correlations between leads F8 and C3 at the stage of preparation for action (Fig. 4A), as well as between leads F8 and C4, C3 and T5, C3 and O1 at the stage of performing the action (Fig. 4B). At the stage of performing the action, there is a statistically significant ($p < 0.05$), compared with the preparation stage, increase in the correlation between the Cz and C4 leads (Fig. 4C). In the "Mental Pronunciation" series, there was a statistically significant ($p < 0.05$), compared with the background, amplification of correlations between leads Fz and C3, F7 and C4, C3 and T6 at the preparation stage of the communicative action (Fig. 5A), as well as between leads F7 and C3 at the stage of performing the action (Fig. 5B). At the stage of performing the action compared to the stage of preparation, the increased correlations between the leads F7 and C4, Cz and C4, C4 and T5 (Fig. 5C) were statistically significant ($p < 0.05$). Probably, the observed enhancements of cortical connections are due to the transmission of signals from the visual, auditory and somatosensory zones of the cortex to the ventral region of the premotor cortex and, close to it, the Broca zone, in which there are apparently communicative mirror neurons. Dispersion analysis revealed a statistically significant ($p < 0.05$) influence of the "type of activity" factor on the spectral characteristics of the mu rhythm and cortical interactions at the frequency of this rhythm when observing, pronouncing and mentally pronouncing a non-emotional word. We established that the influence of this factor depends on the stage of the activity performed. So, if at the stage of "Preparation" in lead C3, the influence of the studied factor manifested itself only at frequencies of 8 and 13 Hz ($p = 0.0004 \div 5.25 \cdot 10^{-7}$), then at the stage of "Execution" in the same lead, EEG at all mu rhythm frequencies from 8 to 13 Hz ($p = 0.012 \div 1.05 \cdot 10^{-7}$). If at the "Preparation" stage, the factor under consideration has a statistically significant ($p = 0.048 \div 6.29 \cdot 10^{-7}$) effect on the majority of cortical connections (20) between the central and other areas of the cortex, then at the "Execution" stage, the number of such connections decreases twice.

The results show that the spectral characteristics of the mu rhythm and cortical interactions at the frequency of this rhythm depend on the type and stage of the performed activity, and that the types of cognitive activity associated with observation, pronunciation and mental pronunciation of the word are provided by different functional systems that, as a mandatory component, include a subsystem of communicative mirror neurons.

The paper contains 5 Figures and 20 References.

Key words: communicative mirror neurons; pronunciation of words; mu rhythm; cortical interactions.

Funding: This research was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 18-013-00758).

References

1. Skoyles JR. Gesture language origins and right handedness. *Psychology*. 2000;11:E24.
2. Alikina MA, Makhin SA, Pavlenko VB. Eeg sensorimotor rhythm: amplitude, frequency, topography, age-dependency and functional meaning. *Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry*. 2016;2(68)(2):3-24. In Russian, English Summary
3. Makhin SA. "Mirror neurons" system: Current achievements and research trends in use of the EEGbased methods. *Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry*. 2012;25(64)(1):142-146. In Russian
4. Perry A, Bentin S. Mirror activity in the human brain while observing hand movements: A comparison between EEG desynchronization in the μ -range and previous fMRI results. *Brain Res*. 2009;1282:126-132. doi: [10.1016/j.brainres.2009.05.059](https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.05.059)
5. Hobson HM, Bishop DVM. Mu suppression are a good measure of the human mirror neuron system? *Cortex*. 2016;82:290-310. doi: [10.1016/j.cortex.2016.03.019](https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.03.019)
6. Pfurtscheller G, Neuper C, Krausz G. Functional dissociation of lower and upper frequency mu rhythms in relation to voluntary limb movement. *Clin Neurophysiol*. 2000;111:1873-1876. doi: [10.1016/S1388-2457\(00\)00428-4](https://doi.org/10.1016/S1388-2457(00)00428-4)
7. Yang CY, Decety J, Lee S, Chen C, Cheng Y. Gender differences in the mu rhythm during empathy for pain: An electroencephalographic study. *Brain Res*. 2009;1251:176-184. doi: [10.1016/j.brainres.2008.11.062](https://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.11.062)
8. Anwar MN, Navid MS, Khan M, Kitajo K. A possible correlation between performance IQ, visuomotor adaptation ability and mu suppression. *Brain Res*. 2015;1603:84-93. doi: [10.1016/j.brainres.2015.01.045](https://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.01.045)
9. Höller Y, Bergmann J, Kronbichler M, Crone JS, Schmid EV, Thomschewski A, Butz K, Schütze V, Höller P, Trinka E. Real movement vs. motor imagery in healthy subjects. *Int J Psychophysiology*. 2013;87:35-41. doi: [10.1016/j.ijpsycho.2012.10.015](https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.10.015)
10. Makhin SA, Makaricheva AA, Lutsyuk NV, Cherny SV, Orekhova LS. Interrelation between individual level of emotional intelligence and EEG sensorimotor rhythm reactivity at the time of synchronized imitation of another person's movement. *Scientific Notes of V. I. Vernadsky Crimean Federal University*. 2013;26(65)(4):121-126. In Russian, English Summary
11. Gehrig J, Wibrall M, Arnold C, Kell CA. Setting up the speech production network: How oscillations contribute to lateralized information routing. *Frontiers in Psychology*. 2012;3:169. doi: [10.3389/fpsyg.2012.00169](https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00169)
12. Mandel A, Bourguignon M, Parkkonen L, Hari R. Sensorimotor activation related to speaker vs. listener role during natural conversation. *Neuroscience Letters*. 2016;614:99-104. doi: [10.1016/j.neulet.2015.12.054](https://doi.org/10.1016/j.neulet.2015.12.054)
13. Salmelin R, Sams M. Motor cortex involvement during verbal versus nonverbal lip and tongue movements. *Human Brain Mapping*. 2002;16(2):81-91. doi: [10.1002/hbm.10031](https://doi.org/10.1002/hbm.10031)
14. Saltuklaroglu T, Bowersb A, Harkridera AW, Casenhisera D, Reillya KJ, Jensonc DE, Thorntond D. EEG mu rhythms: Rich sources of sensorimotor information in speech processing. *Brain and Language*. 2018;187:41-61. doi: [10.1016/j.bandl.2018.09.005](https://doi.org/10.1016/j.bandl.2018.09.005)
15. Buzsaki G. Rhythms of the Brain. New York: Oxford University Press Inc.; 2006. 465 p.
16. Kane N, Acharya J, Benickzy S, Caboclo L, Finnigan S, Kaplan PW, Shibasaki H, Pressler R, van Putten MJAM. A revised glossary of terms most commonly used by clinical electroencephalographers and updated proposal for the report format of the EEG findings. Revision 2017. *Clinical Neurophysiology Practice*. 2017;2:170-185. doi: [10.1016/j.cnp.2017.05.001](https://doi.org/10.1016/j.cnp.2017.05.001)

[cnp.2017.07.002](#)

17. Bendat SJ, Piersol AG. Random Data: Analysis and measurement procedures. Translated from English Matushevskiy GV; Prival'skiy VE, editor. Moscow: Mir Publ.; 1971. 408 p.
18. Rizzolatti G, Sinigaglia C. Mirrors in the brain: How our minds share actions, emotions. Translated from English Kurakovoy OA, and Falikman MV. Moscow: LRC Publishing House; 2012. 223 с.
19. Crawcour S, Bowers A, Harkrider A, Saltuklaroglu T. Mu wave suppression during the perception of meaningless syllables: EEG evidence of motor recruitment. *Neuropsychologia*. 2009;47(12):2558-2563. doi: [10.1016/j.neuropsychologia.2009.05.001](#)
20. Buccino G, Lui F, Canessa N, Patteri I, Lagravinese G, Benuzzi F, Porro CA, Rizzolatti G. Neural circuits involved in recognition of actions performed by non con-specifics: An fMRI study. *J Cognitive Neuroscience*. 2004;16:114-126. doi: [10.1162/089892904322755601](#)

*Received 01 September 2018; Revised 23 January 2019;
Accepted 15 February 2019; Published 21 March 2019*

Author info:

Bushov Yury V, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: bushov@bio.tsu.ru

Svetlik Mikhail V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Medical and Biological Cybernetics, Siberian State Medical University, 2 Moskovsky tr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: mihav@ssmu.ru

Esipenko Elena A, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Genetic and Clinical Psychology, Faculty of Psychology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: esipenkoea@gmail.com

Djafarova Samira R-K, Student, Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: samira9508@gmail.com

УДК 612.821

doi: 10.17223/19988591/45/6

А.И. Кайда, С.А. Махин, Е.В. Эйсмонт, В.Б. Павленко

Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, г. Симферополь, Россия

Возрастная динамика и топография реактивности индивидуального мю-ритма ЭЭГ у детей 4–14 лет

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы развития Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского на 2015–2024 гг.

Исследование посвящено изучению паттернов реактивности индивидуально определенного мю-ритма ЭЭГ у детей следующих возрастных групп: «дошкольники» (4–6 лет), «младшие школьники» (7–10 лет), «подростки» (11–14 лет) в условиях реализации самостоятельных движений с помощью компьютерной мыши, а также синхронной имитации, зрительно-слуховом и слуховом восприятии аналогичных движений, выполняемых другим человеком. В исследовании принял участие 121 испытуемый в возрасте 4–14 лет. Дисперсионный анализ различий в амплитуде мю-ритма в ситуации выполнения детьми самостоятельных движений с помощью компьютерной мыши продемонстрировал значимую десинхронизацию мю-ритма преимущественно левополушарной локализации в центральных и верхнелобных корковых проекциях, а также в теменных отведениях как левого, так и правого полушарий. При этом величина десинхронизации увеличивалась с возрастом. В ситуации синхронной имитации движений другого человека наблюдалась дополнительная к вызванной собственными движениями депрессия мю-ритма в локусах P3 и Pz только в группе подростков. Ситуация зрительно-слухового восприятия движений, выполняемых другим человеком, вызвала значимое подавление мю-ритма исключительно в теменных отведениях. При слуховом восприятии движений мышью, выполняемых другим человеком, подавление мю-ритма наблюдалось в теменных отведениях P3, Pz и P4 также исключительно в группе подростков.

Ключевые слова: дети; ЭЭГ; мю-ритм; движение; имитация движения; наблюдение.

Введение

К настоящему времени известно, что наблюдение за действиями, выполняемыми другими людьми, вызывает у наблюдателя изменения в активности головного мозга, сходные с теми, которые имеют место при самостоятельном выполнении аналогичных действий [1, 2]. Ряд исследователей [3, 4] полагают, что области коры, демонстрирующие сходные паттерны активации для условий выполнения и наблюдения действий, могут являться частью так называемой «зеркальной» системы мозга (ЗСМ), которая обеспечивает

имплицитное понимание целей, лежащих в основе актуального поведения конспецификов. В мозге человека «зеркальные» свойства выявлены в следующих областях коры: прецентральной извилине, задней части нижней лобной извилины и ростральной части нижней теменной доли [5]. Данные регионы являются частью сложной сети, получающей входы от зрительной коры опосредованно через верхнюю височную борозду [6], которая участвует в процессах восприятия биологического движения [7].

В последние годы активно проверяется гипотеза, согласно которой коррелятом процесса активации ЗСМ может выступать реакция десинхронизации мю-ритма ЭЭГ, которая имеет место как при выполнении самостоятельных движений, так и при наблюдении, мысленном представлении и имитации движений других людей [8–10]. В связи с тем, что на мю-ритм, принадлежащий к семейству альфа-ритмов и регистрируемый над сенсомоторной корой, может частично накладываться относительно мощный затылочный альфа-ритм, который модулируется зрительным вниманием, настоятельно рекомендуется расчет индивидуального частотного диапазона мю-ритма в соответствии с его главным функциональным свойством – десинхронизацией в ответ на совершение самостоятельного движения [11, 12]. Дополнительная сложность связана с тем, что ЭЭГ-активность, рассматриваемая как мю-ритм, может демонстрировать различную топологию фокусов десинхронизации и их частотные составляющие в зависимости от особенностей экспериментальной задачи и части тела, с помощью которой осуществляется реальное (или воображаемое) движение [13].

В ряде работ показано, что хотя фокус наибольшей мощности мю-ритма в условиях двигательного покоя находится, как правило, над областями коры, соответствующими центральному локусу ЭЭГ (С3 и С4), максимальная реакция его десинхронизации и у детей, и у взрослых может быть значительно смещена в сторону теменных отведений [14]. В отдельных исследованиях произвольные движения испытуемых сопровождалось подавлением мю-ритма в париетальных и фронтальных отведениях [15, 16]. В частности, обнаружены эффекты активации париетального кортекса в задачах, включающих в себя планирование и осуществление движений [17, 18], представление движений в уме [19, 20] и наблюдение за движениями [21, 22]. Данные факты обычно объясняют тем, что теменная кора активно вовлечена в процессы зрительно-моторной интеграции при реализации движений, направленных на объект [23, 24]. Помимо этого, имеются данные о том, что реакция подавления мю-ритма положительно коррелирует с уровнем оксигенации крови в премоторных и париетальных участках коры [25]. Динамика реактивности мю-ритма отражает эффекты десинхронизации в относительно широко распределенной фронто-париетальной сети, обеспечивающей осуществление и координацию сложных моторных планов. В связи с этим выделение единственного источника мю-подобной активности не всегда оказывается обоснованным; более целесообразно анализировать эффекты десинхронизации

ЭЭГ в диапазоне частот мю-ритма с учетом также префронтальных и парietальных областей коры [14].

В случае работы с детьми приходится учитывать также и тот факт, что частотный диапазон ЭЭГ-активности, соответствующей мю-ритму у взрослых, находится в области более низких частот, нарастая до стандартных величин по мере взросления. Кроме того, мю-ритм у детей, как правило, имеет бóльшую амплитуду по причине меньших толщины костей черепа и сопротивления тканей [26, 27].

Известно, что индивидуальная вариабельность частотных интервалов в диапазоне альфа-ритма, наиболее чувствительных к выполняемым когнитивным и моторным задачам, весьма высока [28]. Исходя из этого, представляется целесообразным предварительное выделение таких интервалов с тем, чтобы наблюдать изменения мощности ритмов именно в той частотной полосе, которая наиболее реактивна при выполнении конкретной задачи. Одной из методик определения индивидуальной частотной полосы мю-ритма является нахождение ее значений, для которых характерна реакция максимальной десинхронизации (относительно исходного уровня) в области соматосенсорной корковой проекции того участка тела, который подвергается сенсорной стимуляции. С данной целью может, например, производиться стимуляция слабым электрическим током указательного пальца правой руки с одновременной регистрацией ЭЭГ в отведении С3 [29, 30]. Другой подход связан с поиском относительно узкого частотного диапазона (шириной в 1–2 Гц) с максимальной депрессией амплитуды ЭЭГ при выполнении самостоятельных движений [31, 32]. В частности, Tamura et al. [33] использовал различные движения, а именно, постукивание указательным пальцем, движения языком и артикуляцию звуков речи. По мнению Thorpe et al. [14], «золотым стандартом» функционального определения мю-ритма следует считать именно условия собственной моторной активности.

Много вопросов остается относительно возрастной динамики изменений в величине и топографической представленности эффектов угнетения мю-ритма. Ранее в нашей работе показано отсутствие явной зависимости от возраста детей ($n=38$; 4–14 лет) в степени десинхронизации мю-ритма как при выполнении самостоятельных движений, так и при имитации, зрительно-слуховом и исключительно слуховом восприятии чужих движений [34]. Однако в указанном исследовании не выделялись индивидуальные для каждого ребенка частотные диапазоны мю-ритма, а также изучались исключительно центральные отведения С3, С_z и С4. В работе других авторов [35], в которой определялся индивидуальный частотный диапазон мю-ритма шириной 2 Гц, также сообщается об отсутствии связанных с возрастом корреляций. Но следует учитывать, что в корреляционном анализе рассматривались показатели лишь 15 испытуемых в возрасте 4–15 лет. При этом имеются результаты исследования [36], согласно которым у детей уже годовалого возраста мю-ритм тем больше десинхронизируется при наблюдении действий, выпол-

няемых другими, чем успешнее они сами справляются с их выполнением. При осуществлении самостоятельных действий детьми в возрасте 3–5 лет более выраженное угнетение мю-ритма в центрально-париетальных (но не лобных и затылочных) отведениях имело место у тех из них, кто имел более высокие показатели развития моторных навыков и способности к воспроизведению наблюдаемых действий [37].

Относительно мало публикаций, особенно в контексте взросления, посвящено анализу реактивности мю-ритма в ответ на восприятие звуковых стимулов, которые связаны с реализацией каких-либо действий. В рамках нашего предшествующего исследования [34] показана значимая десинхронизация мю-ритма в отведении С4 при слуховом восприятии характерных звуков, сопровождавших движения с помощью компьютерной мыши. В работе Lepage et al. [38] удалось обнаружить депрессию мю-ритма на примере одного испытуемого (ребенок 12 лет с диагнозом эпилепсия) при восприятии звуков цоканья языком и щелканья пальцами. McGarry et al. [39] обнаружили эффект усиления десинхронизации мю-ритма в отведении С3 у взрослых при бимодальном (зрительно-слуховом) восприятии действий относительно унимодального. В исследовании Pineda et al. [40] показана депрессия мю-ритма у взрослых испытуемых в левом полушарии при восприятии связанных с действиями (с помощью руки или рта) звуков, а в правом – при восприятии не связанных с действиями (звуки воды, ветра, волн, поезда) звуков. В еще одной работе [41] обнаружено, что подавление мю-ритма не регистрируется при восприятии звуков, не связанных с действиями (стук метронома, всплеск воды, лист бумаги, пропускаемый через шредер). Для звуков, сопровождающих хлопанье ладонями, комканье и разрывание бумаги, степень десинхронизации мю-ритма достигает уровня статистической значимости лишь при их предъявлении с использованием техники объемного звучания.

Основная цель исследования – изучение паттернов реактивности индивидуально определенного мю-ритма в центральных, верхнелобных и теменных отведениях ЭЭГ у детей дошкольного, младшего школьного и младшего подросткового возраста в условиях реализации самостоятельных движений с помощью компьютерной мыши, а также синхронной имитации, зрительно-слуховом и слуховом восприятии аналогичных движений, выполняемых другим человеком. Условие слухового восприятия движений представляет в контексте данного исследования особый интерес в связи с возможностью ограничить влияние на реактивность мю-ритма затылочного альфа-ритма, десинхронизация которого связывается в первую очередь с эффектами зрительного внимания.

Материалы и методики исследования

Экспериментальная схема, использованная в данной работе, в своей основе повторяет примененную нами ранее при изучении реактивности

мю-ритма в выборке детей [34] и взрослых [42]. Специфика настоящего исследования состоит в том, что анализировали существенно расширенную выборку детей и сопоставляли показатели различных возрастных групп. При этом для каждого ребенка функционально определяли индивидуальный частотный диапазон мю-ритма, а реактивность мю-ритма рассматривали не только в центральных, но и прилегающих к ним фронтальных и париетальных отведениях ЭЭГ.

В процессе эксперимента ребенок и экспериментатор располагались за находящимися по соседству столами (экспериментатор справа, на расстоянии 1,5 м), на каждом из которых размещали монитор и компьютерную мышь (далее – КМ) Logitech M185. Параметры чувствительности и ускорения мыши соответствовали настройкам по умолчанию в операционной системе Windows 7. На монитор, находящийся перед ребенком, выводилось видеоизображение участка стола экспериментатора с КМ (в проекции от лица экспериментатора). Эгоцентрическую перспективу использовали для того, чтобы усилить эффект личной вовлеченности ребенка в демонстрируемую на экране сцену, тем самым обеспечив более высокую реактивность мю-ритма при наблюдении действий экспериментатора [43]. Ребенка размещали таким образом, чтобы его глаза находились на средней линии от центра монитора на расстоянии приблизительно 70–80 см, а ноги фиксировали неподвижно на регулируемой по высоте подставке. Перед началом эксперимента ребенка просили совершить пробную серию движений с КМ, чтобы удостовериться, что локоть его правой руки относительно неподвижен, а движения осуществляются с помощью кисти. Движения с КМ осуществлялись по кругу (по часовой стрелке) с периодом повторения не менее одного и не более двух оборотов в секунду. В задачах, в которых ребенку не требовалось выполнять движения с КМ, обе его руки располагались на коленях.

Последовательность выполнения заданий детьми включала в себя фиксированную очередность этапов (длительностью 30 с каждый), в промежутке между которыми ребенок получал инструкции о его последующих действиях. С учетом предъявления инструкций общая продолжительность эксперимента составляла около 5 мин и включала в себя следующие этапы:

1. Фиксация взгляда на видеоизображении КМ, расположенной на столе перед экспериментатором (ФВ.1).
2. Выполнение самостоятельных движений КМ с произвольной скоростью таким образом, чтобы курсор двигался по часовой стрелке вокруг КМ, изображенной на мониторе (ДВИГ.1).
3. Фиксация взгляда на видеоизображении КМ, расположенной на столе перед экспериментатором (ФВ.2).
4. Пассивное наблюдение за движениями руки экспериментатора с КМ – два цикла с ускорением и замедлением (НАБЛ).
5. Фиксация взгляда на видеоизображении КМ, расположенной на столе перед экспериментатором (ФВ.3).

6. Выполнение самостоятельных движений КМ с произвольной скоростью (ДВИГ.2).

7. Имитация скорости движений КМ, выполняемых экспериментатором с переменной скоростью (ИМИТ).

8. Испытуемый сидит неподвижно с закрытыми глазами (ГЗ).

9. Испытуемый слышит (без предварительной инструкции) характерные звуки трения о поверхность стола во время движений мышью, которые совершает экспериментатор с переменной скоростью (СЛУХ).

Порядок выполнения заданий предполагал первоначальную актуализацию моторных программ, связанных с выполнением круговых движений с помощью КМ. Отдельный интерес представляли изменения паттернов реактивности мю-ритма при повторной реализации ранее выполнявшихся движений.

Чтобы в некоторой степени компенсировать эффекты, вызванные использованной последовательностью выполнения заданий, величину десинхронизации мю-ритма рассчитывали в каждом случае относительно непосредственно предшествующей ситуации сравнения, как это рекомендовано Hobson & Bishop [11]. При расчете индивидуальных индексов реактивности мю-ритма для ситуаций ДВИГ.1, ДВИГ.2 и НАБЛ исходным условием сравнения служила предшествующая каждой из них ситуация фиксации взгляда на изображении неподвижной КМ (ФВ.1, ФВ.2, ФВ.3 соответственно). Для ситуации ИМИТ таким условием являлась ситуация ДВИГ.2, а для ситуации СЛУХ – условие ГЗ.

Индексы реактивности рассчитывали по общепринятой схеме [44] в соответствии с формулой $[k = \ln (B/A)]$, где k – коэффициент реактивности мю-ритма, B – амплитуда мю-ритма в основной ситуации, A – амплитуда мю-ритма в исходной ситуации сравнения. Таким образом, положительные значения коэффициента соответствовали реакции синхронизации мю-ритма, а отрицательные – реакции десинхронизации.

Регистрация, обработка и анализ ЭЭГ осуществлены по общепринятой методике с помощью автоматизированного комплекса, состоящего из электроэнцефалографа «Нейрон-Спектр-3» (фирма «Нейрософт», г. Иваново) и персонального компьютера. ЭЭГ-потенциалы отводили монополярно от фронтальных (Fp1, Fp2, F3, Fz, F4, F7, F8), центральных (C3, Cz, C4), теменных (P3, Pz, P4), височных (T3, T4, T5, T6) и затылочных (O1, O2) локусов по системе 10–20. В качестве референтного электрода использовали объединенные контакты, закрепленные на мочках ушей. Частоты среза фильтров высоких и низких частот составляли соответственно 1,5 и 35 Гц, частота оцифровки ЭЭГ-сигналов – 250 Гц, эпохи анализа – 3 с (с перекрытием 50%). Сигналы обрабатывали с помощью быстрого преобразования Фурье с последующим сглаживанием по методу Баттерворта. Областью интереса в рамках настоящего исследования являлась реактивность ЭЭГ в следующих отведениях: F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4.

В исследовании участвовал 121 ребенок в возрасте от 4 до 14 лет. Детей, принявших участие в исследовании, набирали с помощью объявлений, размещенных в детских садах и школах г. Симферополя. Родители, после предоставления необходимых сведений, давали согласие на участие детей в работе. Настоящее исследование соответствовало этическим принципам Хельсинской декларации 1964 г. и одобрено этическим комитетом Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского.

Первым критерием отбора испытуемых для дальнейшего анализа в рамках настоящего исследования служило наличие нормального (или скорректированного до нормального) уровня зрения и слуха, предпочтение правой руки в работе с КМ, а также достаточный уровень когнитивного развития (IQ не менее 80 баллов по тесту Векслера в вариантах WPPSI и WISC). На данном этапе исключили из исследования 19 детей.

Вторым критерием отбора испытуемых для дальнейшего статистического анализа данных являлось требование наличия как минимум 20 с безартефактной записи ЭЭГ в рамках каждого из этапов эксперимента, а также возможность выделения индивидуального частотного диапазона мю-ритма в соответствии с его ключевым свойством – реакцией десинхронизации в ответ на запуск и осуществление самостоятельных движений. Методика его расчета основана на выделении отрезка ЭЭГ шириной 2 Гц в диапазоне от 6 до 13 Гц, которому соответствует максимальная реакция десинхронизации в отведении С3 при совершении самостоятельных движений правой рукой относительно условия зрительной фиксации на изображении КМ. Сравнивали усредненные мощности биопотенциалов, зарегистрированных на протяжении около одной минуты (2×30 с), соответствующие экспериментальным ситуациям фиксации взгляда на неподвижной компьютерной мыши и самостоятельных движений. Для этого полный частотный диапазон мю-ритма разбивали на полосы шириной в 1 Гц, каждую из которых оценивали с целью поиска реакции максимальной десинхронизации. Далее оценивали два прилегающих к ней отрезка с целью поиска десинхронизации, величина которой превышает 10%, при этом, если обе прилегающие полосы соответствовали требуемому условию, выбирали ту, в которой падение более выражено, и после этого объединяли с полосой, имеющей максимальную десинхронизацию, в результате чего их общая ширина составляла 2 Гц. Если в прилегающих к полосе с максимальной десинхронизацией участках подавление мю-ритма составляло менее 10% или отсутствовало, от каждого из них отделяли отрезок шириной в 0,5 Гц и после этого объединяли с полосой, имеющей максимальную десинхронизацию, в результате чего их общая ширина составляла 2 Гц. Далее они рассматривались как индивидуальный частотный диапазон мю-ритма. Как результат, для итогового статистического анализа отобрали 87 испытуемых, показатели ЭЭГ которых соответствовали предъявляемым требованиям.

Для дальнейшего статистического анализа и сравнения показателей выборку детей разделили на три группы в соответствии с возрастом. В первую

группу («дошкольники») вошли 23 ребенка в возрасте от 4 до 6 лет (9 девочек и 14 мальчиков; средний возраст и стандартное отклонение составили $5,3 \pm 0,8$ года; уровень IQ – $112,4 \pm 13,8$ балла при крайних значениях 88 и 130 баллов). Во вторую группу («младшие школьники») вошли 47 детей в возрасте от 7 до 10 лет (17 девочек и 30 мальчиков; $8,4 \pm 1,2$ года; уровень IQ – $113,5 \pm 13,6$ балла при крайних значениях 80 и 138 баллов). Третью группу («подростки») составили 17 детей в возрасте от 11 до 14 лет (12 девочек и 7 мальчиков; $12,8 \pm 1,1$ года; уровень IQ – $113,5 \pm 12,5$ балла при крайних значениях 95 и 137 баллов).

Для оценки возможной активации премоторной и теменной коры анализировали ЭЭГ не только в центральных (C3, Cz, C4), но и в прилегающих фронтальных (F3, Fz, F4) и париетальных (P3, Pz, P4) локусах. Целесообразность анализа мю-активности в более широких корковых проекциях диктуется, в частности, тем, что источники ее подавления при осуществлении движений могут обнаруживаться не только в центральных, но и префронтальных и теменных областях [15, 16, 45, 46].

Различия в амплитуде мю-ритма при сопоставлении исходных и экспериментальных условий оценивали с помощью дисперсионного анализа с повторными измерениями (repeated measures ANOVA). С целью нормализации распределений анализируемых величин значения амплитуд предварительно подвергали \log -трансформации с помощью натурального логарифма. Оценивали влияние такого межсубъектного фактора, как возрастная группа (ВОЗР), а также двух внутрисубъектных факторов: ситуация (СИТ) и локус ЭЭГ (ЛОК) по схеме $3 \times 2 \times 9$. Далее для расчета статистической значимости эффектов угнетения мю-ритма в привязке отдельно к каждому из девяти отведений ЭЭГ в рамках каждой возрастной группы использовали метод априорных контрастов (оценка F-распределения).

Результаты исследования и обсуждение

Анализ паттернов реактивности ЭЭГ детей в условиях реализации самостоятельных движений с помощью компьютерной мыши, а также синхронной имитации, зрительно-слуховом и слуховом восприятии аналогичных движений, выполняемых другим человеком, выявил депрессию мощности в частотном диапазоне от 6 до 13 Гц. Это указывает на участие в таких изменениях ЭЭГ феномена подавления осцилляций мю-ритма. Для наиболее эффективного выявления подобных реакций и оценки их особенностей у детей разного возраста диапазоны мю-ритма, в отличие от предыдущего исследования [34], определены индивидуально для каждого ребенка. Средние значения медианной частоты в границах выделенных индивидуальных диапазонов мю-ритма шириной 2 Гц составили в группе дошкольников $10,1 \pm 1,2$ Гц, в группе младших школьников – $9,9 \pm 1,4$ Гц и в группе подростков – $10,6 \pm 1,1$ Гц. Несмотря на то, что значение медианной частоты в

группе подростков выглядят как заметно более высокие по сравнению с детьми младшего возраста, различия по данному показателю между группами, оцененные с помощью однофакторного дисперсионного анализа, не достигали уровня статистической значимости: $F(2;84) = 1,85$; $p = 0,16$; $\eta_p^2 = 0,04$.

Дисперсионный анализ различий в амплитуде мю-ритма в ситуации ДВИГ.1 относительно ситуации ФВ.1 с учетом возрастной группы и локуса отведения ЭЭГ показал значимое влияние факторов СИТ ($F(1;84) = 31,06$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,27$), ВОЗР ($F(2;84) = 4,73$; $p = 0,011$; $\eta_p^2 = 0,1$) и ЛОК ($F(8;672) = 27,89$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,25$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;672) = 32,6$; $p < 0,001$; $\eta_p^2 = 0,28$). Для оценки значимости эффектов угнетения мю-ритма в каждом из девяти локусов ЭЭГ рассчитывались априорные контрасты на основе F-статистики. Гистограммы, демонстрирующие коэффициенты реактивности индивидуального мю-ритма в сравнении между различными возрастными группами, представлены на рис. 1.

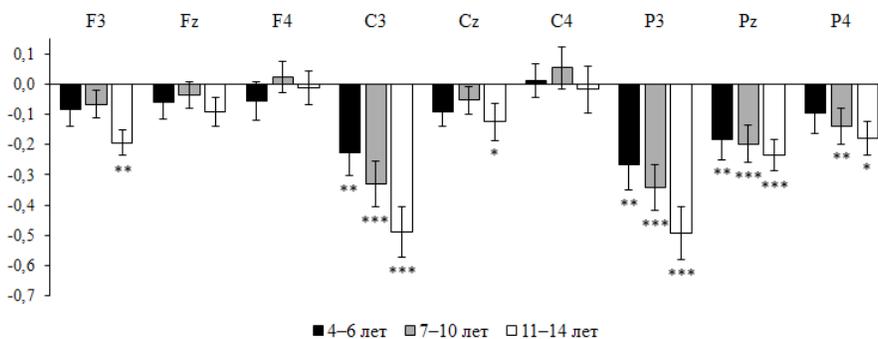


Рис. 1. Коэффициенты реактивности (с обозначением стандартной ошибки среднего) для мю-ритма ЭЭГ в группах дошкольников (4–6 лет), младших школьников (7–10 лет) и подростков (11–14 лет) при условии выполнения самостоятельных движений (ДВИГ.1) относительно условия зрительной фиксации на изображении неподвижной компьютерной мыши (ФВ.1). Статистически значимые модуляции в амплитуде мю-ритма обозначены символом «*»: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$

[Fig. 1. Mean suppression indices (with standard errors) of the EEG mu rhythm in the groups of preschool children (4-6 years old), junior schoolchildren (7-10 years old), and adolescents (11-14 years old) under condition of self-controlled right-hand movement relative to the situation of sight fixed at the stationary computer mouse. On the X-axis - EEG loci for each age group; on the Y-axis - Log ratio of the mu rhythm amplitudes. Statistically significant modulations in the mu rhythm amplitude are indicated by the symbol “*”. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$]

Имеет место выраженная левополушарная латерализация эффектов подавления мю-ритма во всех возрастных группах. Существенная и даже несколько бóльшая десинхронизация в теменных отведениях по сравнению с центральными подтверждает наблюдения других авторов [14] и может указывать на активность процессов реafferентации от кинестетических рецепторов, характерную для условия реализации относительно медленных

движений, предполагающих наличие постоянной обратной связи [47]. Обращают на себя внимание более высокие индексы значимой десинхронизации в выборке детей старшего возраста. Группа подростков также демонстрирует значимое падение амплитуды мю-ритма в премоторной коре левого полушария (локус F3), а также в медианном центральном отведении (Cz).

Сравнение ситуаций НАБЛ и ФВ.2 обнаружило значимое влияние факторов СИТ ($F(1;84) = 6,69; p = 0,011; \eta^2 = 0,07$) и ЛОК ($F(8;672) = 25,68; p < 0,001; \eta^2 = 0,23$), а также их взаимодействия СИТ×ЛОК ($F(8;672) = 12,01; p < 0,001; \eta^2 = 0,13$). Коэффициенты реактивности мю-ритма во всех отведениях для каждой группы показаны на рис. 2.

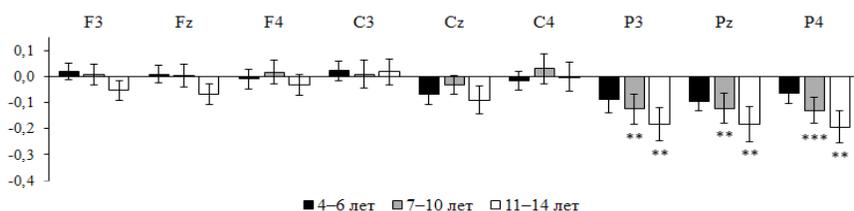


Рис. 2. Коэффициенты реактивности (с обозначением стандартной ошибки среднего) мю-ритма ЭЭГ в группах дошкольников (4–6 лет), младших школьников (7–10 лет) и подростков (11–14 лет) при условии наблюдения движений (НАБЛ) относительно условия зрительной фиксации на изображении неподвижной компьютерной мыши (ФВ.2). ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$ [Fig. 2. Mean suppression indices (with standard errors) of the EEG mu rhythm in the groups of preschool children (4-6 years old), junior schoolchildren (7-10 years old), and adolescents (11-14 years old) under condition of movement observation relative to the situation of sight fixed at the stationary computer mouse. On the X-axis - EEG loci for each age group; on the Y-axis - Log ratio of the mu rhythm amplitudes. ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$]

При наблюдении инструментальных движений, выполняемых другим человеком, значимое подавление мю-ритма проявлялась исключительно в теменных отведениях ЭЭГ. И хотя из рисунка видно, что величина депрессии мю-ритма тем больше, чем старше испытуемые, дисперсионный анализ не выявил значимых возрастных различий в силе данной реакции. Следует указать на отсутствие выраженной реактивности ЭЭГ в индивидуальном определенном частотном диапазоне мю-ритма в центральных и фронтальных отведениях. Можно предположить, что данный результат обусловлен относительно продолжительным предъявлением стимула. В этом смысле наше наблюдение подтверждает выводы некоторых других авторов, которые анализировали эффекты подавления мю-ритма в центральных отведениях ЭЭГ при длительном наблюдении (до двух минут) манипуляций рукой с различными объектами [48].

Повторное выполнение самостоятельных движений (ДВИГ.2 относительно ФВ.3) продемонстрировало картину, в соответствии с которой влияние

отдельных факторов и их взаимодействия относительно условия ДВИГ.1 несколько изменились. Влияние фактора СИТ оказалось еще более выражено ($F(1;84) = 52,73; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,39$), фактор ЛОК характеризовался сопоставимыми показателями ($F(8;672) = 24,91; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,23$), однако влияние ВОЗР как основного фактора уже не достигало уровня статистической значимости ($F(2;84) = 2,47; p = 0,091; \eta_p^2 = 0,06$). Значимым оказалось взаимодействие факторов СИТ×ЛОК ($F(8;672) = 28,99; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,26$), а также СИТ×ВОЗР ($F(2;84) = 5,32; p = 0,007; \eta_p^2 = 0,11$). Величины коэффициентов реактивности мю-ритма в каждом из отведений ЭЭГ представлены на рис. 3.

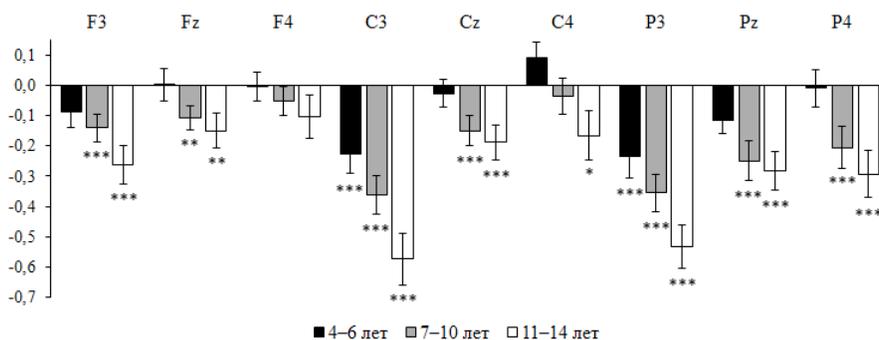


Рис. 3. Коэффициенты реактивности (с обозначением стандартной ошибки среднего) мю-ритма ЭЭГ в группах дошкольников (4–6 лет), младших школьников (7–10 лет) и подростков (11–14 лет) при условии выполнения самостоятельных движений (ДВИГ.2) относительно условия зрительной фиксации на изображении неподвижной компьютерной мыши (ФВ.3). * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$

[Fig. 3. Mean suppression indices (with standard errors) of the EEG mu rhythm in the groups of preschool children (4-6 years old), junior schoolchildren (7-10 years old), and adolescents (11-14 years old) under condition of self-controlled right-hand movement relative to the situation of sight fixed at the stationary computer mouse. On the X-axis - EEG loci for each age group; on the Y-axis - Log ratio of the mu rhythm amplitudes. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$].

Исходя из полученных результатов, можно говорить о том, что повторное выполнение серии инструментальных движений вызывает в целом еще более выраженные и дифференцированные в отношении возраста эффекты угнетения мю-ритма. Если в ситуации ДВИГ.1 взаимодействие факторов СИТ и ВОЗР не достигало уровня достоверности, то для условия ДВИГ.2 оно уже оказалось статистически значимо. Значимая десинхронизация мю-ритма регистрируется в группе младших школьников дополнительно в локусах F3, Fz и Cz, в группе подростков – в локусах Fz и C4. Такие особенности пространственного распределения реакций могут быть связаны с тем, что дети старшего возраста быстрее овладевали навыком манипуляции компьютерной мышью в соответствии с данным заданием, из-за чего несколько модифицировался характер регуляции ими собственных движений, вовлекая

уже более широкие корковые проекции, включая левополушарную премоторную (F3), дополнительную моторную (Cz-Fz) и правополушарную сенсомоторную (C4) кору.

Далее мы оценивали изменение амплитуды мю-ритма в ситуации ИМИТ относительно условия выполнения самостоятельных движений (ДВИГ.2). Значимое влияние продемонстрировали все основные факторы: СИТ ($F(1;84) = 7,0; p = 0,01; \eta_p^2 = 0,08$), ВОЗР ($F(2;84) = 7,07; p = 0,001; \eta_p^2 = 0,14$) и ЛОК ($F(8;672) = 25,0; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,23$), а также взаимодействия факторов СИТ×ЛОК ($F(8;672) = 2,36; p = 0,017; \eta_p^2 = 0,03$). Индексы реактивности мю-ритма для каждого отведения отдельно показаны на рис. 4.

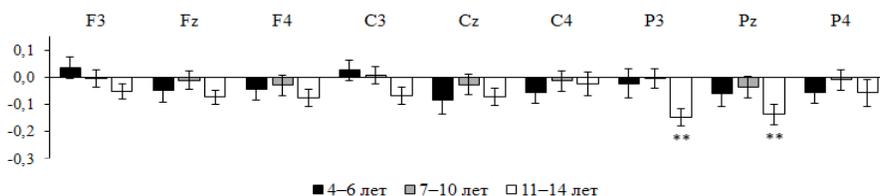


Рис. 4. Коэффициенты реактивности (с обозначением стандартной ошибки среднего) мю-ритма ЭЭГ в группах дошкольников (4–6 лет), младших школьников (7–10 лет) и подростков (11–14 лет) при условии имитации движений в режиме реального времени (ИМИТ) относительно условия выполнения самостоятельных движений (ДВИГ.2). ** – $p < 0,01$

[Fig. 4. Mean suppression indices (with standard errors) of the EEG mu rhythm in the groups of preschool children (4-6 years old), junior schoolchildren (7-10 years old), and adolescents (11-14 years old) under condition of synchronous imitation relative to the situation of self-paced movements. On the X-axis - EEG loci for each age group; on the Y-axis - Log ratio of the mu rhythm amplitudes. ** $p < 0,01$]

Условие синхронной с наблюдаемым движением имитации, по всей видимости, требует вовлеченности дополнительных когнитивных механизмов, обеспечивающих оптимальное восприятие и контроль за выполнением задания. Как мы видели при анализе ситуации ДВИГ.2, она уже сама по себе вызывала выраженную десинхронизацию мю-ритма в центральных и теменных отведениях ЭЭГ. Необходимость соотношения собственных движений с наблюдаемыми вызывала дополнительное угнетение мю-ритма только в группе подростков. Она регистрировалась исключительно в теменных отведениях и имела преимущественно левополушарную и вертексную локализацию. Интересно отметить, что в нашей предыдущей работе со взрослыми при анализе реактивности классического мю-ритма (8–13 Гц) в центральных отведениях дополнительная депрессия имела место в локусе Cz [42].

Последняя анализируемая ситуация представляла собой слуховое восприятие (СЛУХ) характерных звуков, сопровождающих выполнение круговых движений с помощью КМ, относительно состояния расслабленного бодрствования с закрытыми глазами (ГЗ). Значимо влияли на изменения ам-

плитуды мю-ритма только факторы СИТ ($F(1;84) = 5,13; p = 0,026; \eta_p^2 = 0,06$) и ЛОК ($F(8;672) = 94,2; p < 0,001; \eta_p^2 = 0,53$). Индексы реактивности во всех отведениях ЭЭГ представлены на рис. 5.

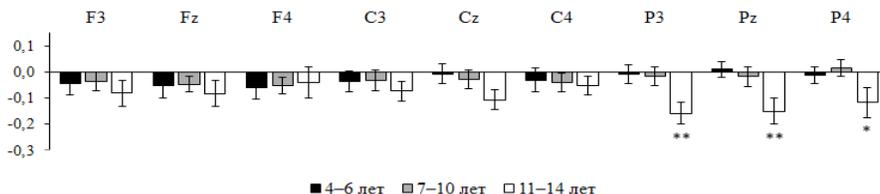


Рис. 5. Коэффициенты реактивности (с обозначением стандартной ошибки среднего) мю-ритма ЭЭГ в группах дошкольников (4–6 лет), младших школьников (7–10 лет) и подростков (11–14 лет) при условии слухового восприятия движений (СЛУХ) относительно условия расслабленного бодрствования с закрытыми глазами (ГЗ). * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$

[Fig. 5. Mean suppression indices (with standard errors) of the EEG mu rhythm in the groups of preschool children (4-6 years old), junior schoolchildren (7-10 years old), and adolescents (11-14 years old) under condition of audial perception of movements relative to the situation of rest with eyes closed. On the X-axis - EEG loci for each age group; on the Y-axis - Log ratio of the mu rhythm amplitudes. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$]

Данная экспериментальная ситуация представляла особенный интерес в связи с тем, что анализировалась относительно исходного состояния при условии закрытых глаз. Так как на этом этапе не предполагалась никакая зрительная стимуляция, условие закрытых глаз являлось предпочтительным (в соответствии с рекомендацией Barry et al. [49]). Тем самым мы могли ограничить влияние связанных со зрительной модальностью аттенциональных процессов, активация которых, как правило, вызывает выраженную десинхронизацию затылочного альфа-ритма. Значимые реакции подавления мю-ритма имели место лишь в теменных отведениях в группе подростков. Зарегистрированные эффекты нельзя объяснить простыми процессами зрительно-моторной интеграции. Их локализация и статистическая значимость могут указывать на возможность участия в их генерации париетального компонента ЗСМ, который различные авторы ассоциируют с кодированием целей, лежащих в основе наблюдаемых действий [50, 51], или же «семантической эквивалентности» действий, выполняемых в разных контекстах и разными агентами [52]. Кроме того, можно предположить, что более успешное (относительно детей младших групп) владение подростками навыками самостоятельного выполнения и имитации инструментальных движений вызывало у них формирование более отчетливого образа знакомого движения без необходимости полагаться на зрительный анализатор.

Таким образом, результаты настоящего исследования показали, что эффекты десинхронизации индивидуально определяемого мю-ритма ЭЭГ с возрастом становятся более выраженными как при условии реализации

собственных движений, так и при имитации, наблюдении и слуховом восприятии движений других людей. Однако следует принимать во внимание, что результаты данного исследования получены в условиях относительно продолжительной стимуляции и наблюдаемые эффекты, по всей видимости, обусловлены скоростью и эффективностью овладения связанным с выполняемым заданием двигательными навыками. Вхождение ребенка в период пубертата существенно изменяет паттерны реактивности мю-ритма, в связи с чем данную возрастную категорию детей следует рассматривать отдельно от выборки детей более младшего возраста.

Выводы

1. Реализация детьми в возрасте 4–14 лет самостоятельных движений правой рукой с помощью компьютерной мыши сопровождается подавлением индивидуального мю-ритма преимущественно левополушарной локализации в центральных и верхнелобных корковых проекциях, а также в теменных отведениях как левого, так и правого полушарий.

2. Повторное выполнение серии движений младшими школьниками и подростками демонстрирует еще более выраженные эффекты десинхронизации мю-ритма с задействованием более широких корковых проекций (премоторная, дополнительная моторная, правая сенсомоторная кора). При этом величина депрессии значительно увеличивается с возрастом.

3. Зрительно-слуховое восприятие серии движений, выполняемых другим человеком, вызывает значимое угнетение индивидуального мю-ритма исключительно в теменных отведениях без заметной латерализации эффектов.

4. Условие синхронной имитации инструментальных движений другого человека сопровождается дополнительной к вызванной собственными движениями депрессией индивидуального мю-ритма только в группе подростков. Статистически значимая десинхронизация выявляется в теменных отведениях, соответствующих локусам ЭЭГ P3 и Pz.

5. Восприятие на слух знакомых инструментальных движений другого человека сопровождается значимым угнетением мю-ритма также исключительно в группе подростков. Десинхронизация локализуется в теменных отведениях P3, Pz и P4.

Литература

1. Hardwick R.M., Caspers S., Eickhoff S.B., Swinnen S.P. Neural correlates of action: Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution // *Neurosci Biobehav Rev.* 2018. № 94. PP. 31–44.
2. Лебедева Н.Н., Зуфман А.И., Мальцев В.Ю. Система зеркальных нейронов мозга: ключ к обучению, формированию личности и пониманию чужого сознания // *Успехи физиологических наук.* 2017. Т. 48, № 4. С. 16–28.
3. Gallese V., Fadiga L., Fogassi L., Rizzolatti G. Action recognition in the premotor cortex // *Brain.* 1996. № 119. PP. 593–609.

4. Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., Fogassi L. Premotor cortex and the recognition of motor actions // *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 1996. № 3. PP. 131–141.
5. Rizzolatti G., Craighero L. The mirror-neuron system // *Annu. Rev. Neurosci.* 2004. № 27. PP. 169–192.
6. Nishitani N., Avikainen S., Hari R. Abnormal imitation-related cortical activation sequences in Asperger's syndrome // *Ann. Neurol.* 2004. № 55. PP. 558–562.
7. Puce A., Perrett D. Electrophysiology and brain imaging of biological motion // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2003. № 358. PP. 435–445.
8. Braadbaart L., Williams J.H.G., Waiter G.D. Do mirror neuron areas mediate mu rhythm suppression during imitation and action observation? // *International Journal of Psychophysiology.* 2013. № 89. PP. 99–105.
9. Fox N.A., Bakermans-Kranenburg M.J., Yoo K.H., Bowman L.C., Cannon E.N., Vanderwert R.E., Ferrari P.F. Assessing human mirror activity with EEG mu rhythm: A meta-analysis // *Psychol. Bull.* 2016. № 142 (3). PP. 291–313.
10. Лебедева Н.Н., Каримова Е.Д., Карпычев В.В., Мальцев В.Ю. Зеркальная система мозга при наблюдении, выполнении и представлении моторных задач – нейрофизиологическое отражение восприятия чужого сознания // *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова.* 2018. Т. 68. № 2. С. 204–215.
11. Hobson H.M., Bishop D.V.M. Mu suppression—a good measure of the human mirror neuron system? // *Cortex.* 2016. № 82. PP. 290–310.
12. Hobson H.M., Bishop D.V.M. The interpretation of mu suppression as an index of mirror neuron activity: past, present and future // *R. Soc. Open Sci.* 2017. № 4. PP. 1606–1662.
13. Pfurtscheller G., Lopes da Silva F.H. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles // *Clin. Neurophysiol.* 1999. № 110. PP. 1842–1857.
14. Thorpe S.G., Cannon E.N., Fox N.A. Spectral and source structural development of mu and alpha rhythms from infancy through adulthood // *Clin. Neurophysiol.* 2016. № 127 (1). PP. 254–269.
15. Cochin S., Barthelemy C., Roux S., Martineau J. Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography // *Eur. J. Neurosci.* 1999. № 11. PP. 1839–1842.
16. Frenkel-Toledo S., Bentin S., Perry A., Liebermann D.G., Soroker N. Dynamics of the EEG power in the frequency and spatial domains during observation and execution of manual movements // *Brain Res.* 2013. Vol. 1509. PP. 43–57.
17. Buneo C.A., Jarvis M.R., Batista A.P., Andersen R.A. Direct visuomotor transformations for reaching // *Nature.* 2002. № 416. PP. 632–633.
18. Connolly J.D., Andersen R.A., Goodale M.A. fMRI evidence for a «parietal reach region» in the human brain // *Exp. Brain Res.* 2003. № 153. PP. 140–145.
19. Hanakawa T., Immisch I., Toma K., Dimyan M., Van Gelderen P., Hallett M. Functional properties of brain areas associated with motor execution and imagery // *J. Neurophysiol.* 2003. № 89. PP. 989–1002.
20. Solodkin A., Hlustik P., Chen E.E., Small S.L. Fine modulation in network activation during motor execution and motor imagery // *Cereb. Cortex.* 2004. № 14. PP. 1246–1255.
21. Van Overwalle F., Baetens K. Understanding others' actions and goals by mirror and mentalizing systems: a meta-analysis // *Neuroimage.* 2009. № 48. PP. 564–584.
22. Molenberghs P., Cunnington R., Mattingley J.B. Brain regions with mirror properties: A meta-analysis of 125 human fMRI studies // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews.* 2012. № 36. PP. 341–349.
23. Culham J.C., Valyear K.F. Human parietal cortex in action // *Curr. Opin. Neurobiol.* 2006. № 16. PP. 205–212.
24. Iacoboni M. Visuo-motor integration and control in the human posterior parietal cortex: evidence from TMS and fMRI // *Neuropsychologia.* 2006. № 44. PP. 2691–1699.

25. Arnstein D., Cui F., Keysers C., Maurits N.M., Gazzola V. μ -suppression during action observation and execution correlates with BOLD in dorsal premotor, inferior parietal, and SI cortices // *J. Neurosci.* 2011. № 31. PP. 14243–14249.
26. Segalowitz S.J., Santesso D.L., Jetha M.K. Electrophysiological changes during adolescence: a review // *Brain Cogn.* 2010. № 72. PP. 86–100.
27. Berchicci M., Zhang T., Romero L., Peters A., Annett R., Teuscher U., Comani S. Development of Mu Rhythm in infants and preschool children // *Dev. Neurosci.* 2011. № 33. PP. 130–143.
28. Bazanova O.M., Vernon D. Interpreting EEG alpha activity // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews.* 2014. Т. 44. PP. 94–110.
29. Gundlach C., Müller M.M., Nierhaus T., Villringer A., Sehm B. Phasic modulation of human somatosensory perception by transcranially applied oscillating currents // *Brain Stimul.* 2016. № 9. PP. 712–719.
30. Gundlach C., Müller M.M., Nierhaus T., Villringer A., Sehm B. Modulation of somatosensory alpha rhythm by transcranial alternating current stimulation at mu-frequency // *Front. Hum. Neurosci.* 2017. № 11. PP. 432.
31. Babiloni C., Carducci F., Cincotti F., Rossini P.M., Neuper C., Pfurtscheller G., Babiloni F. Human movement-related potential vs desynchronization of EEG alpha rhythm: A high-resolution EEG study // *NeuroImage.* 1999. № 1. PP. 658–665.
32. Muthukumaraswamy S.D., Johnson B.W. Changes in rolandic mu rhythm during observation of a precision grip // *Psychophysiology.* 2004. № 41. PP. 152–156.
33. Tamura T., Gunji A., Takeichi H., Shigemasu H., Inagaki M., Kaga M., Kitazaki M. Audio-vocal monitoring system revealed by mu-rhythm activity // *Front. Psychol.* 2012. № 3. P. 225.
34. Эйсмонт Е.В., Махин С.А., Бакунова А.В., Кайда А.И., Павленко В.Б. Особенности μ -ритма ЭЭГ и его реактивности в задачах на выполнение, наблюдение, имитацию и слуховое восприятие движений у детей 4–14 лет // *Физиология человека.* 2017. № 3. С. 43–50.
35. Lepage J.F., Théoret H. EEG evidence for the presence of an action-observation matching system in children // *European Journal of Neuroscience.* 2006. № 23. PP. 2505–2510.
36. Cannon E.N., Simpson E.A., Fox N.A., Vanderwert R.E., Woodward A.L., Ferrari P.F. Relations between infants' emerging reach-grasp competence and event-related desynchronization in EEG // *Developmental Science.* 2016. № 19. PP. 50–62.
37. Bowman L.C., Thorpe S.G., Cannon E.N., Fox N.A. Action mechanisms for social cognition: Behavioral and neural correlates of developing theory of mind // *Developmental science.* 2017. № 20 (5).
38. Lepage J.F., Tremblay S., Nguyen D.K., Champoux F., Lassonde M., Théoret H. Action related sounds induce early and late modulations of motor cortex activity // *Neuroreport.* 2010. № 21 (4). PP. 250–253.
39. McGarry L.M., Russo F.A., Schalles M.D., Pineda J.A. Audio-visual facilitation of the mu rhythm // *Exp Brain Res.* 2012. № 218 (4). PP. 527–38.
40. Pineda J.A., Grichanik M., Williams V., Trieu M., Chang H., Keysers C. EEG sensorimotor correlates of translating sounds into actions // *Front Neurosci.* 2013. № 7. P. 203.
41. Tsuchida K., Ueno K., Shimada S. Motor area activity for action-related and nonaction-related sounds in a three-dimensional sound field reproduction system // *Neuroreport.* 2015. № 26 (5). PP. 291–295.
42. Махин С.А., Макаричева А.А., Луцок Н.В., Павленко В.Б. Исследование реактивности мю-ритма при наблюдении, слуховом восприятии и имитации движений: Взаимосвязь со свойствами личности, определяющими эмпатию // *Физиология человека.* 2015. Т. 41., № 6. С. 28.
43. Nishimura Y., Ikeda Y., Suematsu A., Higuchi S. Effect of visual orientation on mu suppression in children: a comparative EEG study with adults // *Journal of physiological anthropology.* 2018. № 37 (1). P. 16.

44. Raymaekers R., Wiersema J.R., Roeyers H. EEG study of the mirror neuron system in children with high functioning autism // Brain research. 2009. № 1304. PP. 113–121.
45. Salmelin R., Hämäläinen M., Kajola M., Hari R. Functional segregation of movement-related rhythmic activity in the human brain // NeuroImage. 1995. № 2. PP. 237–243.
46. Manshanden I., De Munck J.C., Simon N.R., Lopes da Silva F.H. Source localization of MEG sleep spindles and the relation to sources of alpha band rhythms // Clin. Neurophysiol. 2002. № 113. PP. 1937–1947.
47. Stancok A., Pfurtcheller G. Event-related desynchronisation of central beta-rhythms during brisk and slow self-paced finger movements of dominant and non-dominant hand // Cogn. Brain Res. 1996. № 3. PP. 171–183.
48. Alexandrov A.A., Tugin S.M. Changes in the mu rhythm in different types of motor activity and on observation of movement // Neuroscience and behavioral physiology. 2012. № 42(3). PP. 302–307.
49. Barry R.J., Clarke A.R., Johnstone S.J., Brown C.R. EEG differences between eyes-closed and eyes-open resting conditions // Clinical Neurophysiology. 2007. № 118. PP. 2765–2773.
50. Bonini L., Rozzi S., Serventi F.U., Simone L., Ferrari P.F., Fogassi L. Ventral premotor and inferior parietal cortices make distinct contribution to action organization and intention understanding // Cereb. Cortex. 2010. № 20. PP. 1372–1385.
51. Fogassi L., Ferrari P.F., Gesierich B., Rozzi S., Chersi F., Rizzolatti G. Parietal lobe, from action organization to intention understanding // Science. 2005. № 308. PP. 662–667.
52. Yamazaki Y., Yokochi H., Tanaka M., Okanoya A., Iriki A. Potential role of monkey inferior parietal neurons coding action semantic equivalences as precursors of parts of speech // Social Neurosci. 2010. № 5. PP. 105–117.

*Поступила в редакцию 05.12.2018 г.; повторно 20.02.2019 г.;
принята 27.02.2019 г.; опубликована 21.03.2019 г.*

Авторский коллектив:

Кайда Анна Ивановна – аспирант кафедры физиологии человека и животных и биофизики, факультет биологии и химии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, проспект Академика Вернадского, 4).

E-mail: kaydaanna@gmail.com

Махин Сергей Анатольевич – канд. биол. наук, доцент кафедры общей психологии и психофизиологии, факультет психологии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, проспект Академика Вернадского, 4).

E-mail: smakhin@inbox.ru

Эйсмонт Евгения Владимировна – канд. биол. наук, доцент кафедры физиологии человека и животных и биофизики, факультет биологии и химии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, проспект Академика Вернадского, 4).

E-mail: evgenija.eismont@mail.ru

Павленко Владимир Борисович – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой общей психологии и психофизиологии, факультет психологии, Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского (Россия, 295007, г. Симферополь, проспект Академика Вернадского, 4).

E-mail: vpav55@gmail.com

For citation: Kaida AI, Makhin SA, Eismont EV, Pavlenko VB. Age dynamics and topography of an individual EEG mu rhythm reactivity in children aged 4-14 years. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:106-127. doi: 10.17223/19988591/44/6 In Russian, English Summary

Anna I. Kaida¹, Sergej A. Makhin¹, Evgeniya V. Eismont¹, Vladimir B. Pavlenko¹

VI Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Russian Federation

Age dynamics and topography of an individual EEG mu rhythm reactivity in children aged 4-14 years

Within the framework of the mirror neuron system related studies, there is a line of research dedicated to examining the effects of the EEG mu rhythm reactivity under conditions of observation and imitation of actions performed by others. It is hypothesized that the analysis of the mu rhythm activity at central electrode sites can be taken as a relatively easy non-invasive method for examining the mirror neuron system activity in human. At that, it is important to take into account possible individual differences in the frequency of the mu rhythm which is thought to reflect the activation level of the primary sensorimotor cortex. It is necessary to differentiate it from other alpha-like EEG oscillations related to different functional systems of the neocortex. Besides, in children the frequency of the mu rhythm tends to gradually increase with age. Hence, it seems important in such studies in the first place to functionally define the individual mu rhythm frequency for each participant under relevant conditions of a self-paced motor activity. The main aim of our research was to study the reactivity patterns of the individual mu rhythm under different conditions in children in the following age groups: “preschoolers” (4-6 years), “younger schoolchildren” (7-10 years), “adolescents” (11-14 years). In 87 typically developing children aged 4-14 years, we analyzed the EEG recorded at the following electrode sites: F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, and P4. The experimental conditions (30-second long each) were as follows: fixation of one’s sight at a motionless computer mouse, self-controlled circular right-hand movements (prior to and after the condition of movement observation), visual observation of similar movements performed by another person, real time imitation of observed movements, and hearing of familiar sounds produced by the computer mouse movements with eyes closed. We used repeated measures ANOVA to assess the main effects of the age group and experimental condition variables and their interaction on the amplitude of the individual mu rhythm. In this research, we discovered patterns of individual EEG mu rhythm reactivity under conditions of observation, imitation, and auditory perception of movements with the computer mouse. The mean values of the median frequency within the individual mu-ranges were as follows: 10.1 ± 1.2 Hz for “preschoolers”, 9.9 ± 1.4 Hz in the group of “younger schoolchildren” and 10.6 ± 1.1 Hz for “adolescents”. 121 children aged 4-14 years took part in the study. This research was conform to ethical principles of the declaration of Helsinki, 1964. Parents, after being provided with necessary information, gave their consent to their children’s participation in the research.

The condition of performing self-paced circular mouse movements showed distinct left hemisphere lateralization of the individual mu rhythm suppression in all age groups, mainly, in central and parietal leads (*See Fig. 1*). Higher indices of desynchronization were found for the sample of older children. The observation condition revealed significant mu rhythm suppression effects solely for the parietal leads (*See Fig. 2*). Even though the figure shows that the mu rhythm desynchronization is greater for older participants, the variance analysis revealed no significant age differences. It is of interest that the condition of the repeated execution of movements demonstrated even more pronounced and widely spread mu rhythm suppression, if compared to the first movement condition, with statistically significant interaction effect between the condition and age group factors (*See Fig. 3*). A significant decrease in the mu rhythm

amplitude is discovered at the F3, Fz and Cz electrode sites for the group of younger schoolchildren and at the Fz and C4 electrode sites for the group of adolescents. The imitation condition, relative to one's own movements, had an additional suppression effect of the individual mu rhythm only in the group of adolescents. Significant suppression was discovered in the parietal leads P3 and Pz (See Fig. 4). The condition of the auditory recognition of the computer mouse movement sounds showed significant suppression of the mu rhythm only in the group of adolescents, as well. The suppression was found in the parietal leads P3, Pz and P4 (See Fig. 5). Since the eyes were closed for the two conditions to be compared, we could effectively limit the effects of visual attention modulations which are typically followed by a considerable occipital alpha rhythm desynchronization. As a result, the discovered effects cannot be explained by a mere process of a visual-motor integration but rather by a possible activation of the mirror neuron system parietal component which is thought by some authors to mediate one's action goal coding when observing actions performed by others. Regarding the mu rhythm reactivity in general, the results of the present study showed that the desynchronization of the individually determined EEG mu rhythm becomes more pronounced with age. Reaching the puberty seems to change significantly the reactivity patterns of the mu rhythm.

The paper contains 5 Figures and 52 References.

Key words: children; EEG; mu rhythm; movement performance; imitation; observation; mirror neurons.

Funding: This research was supported by the VI Vernadsky Crimean Federal University Development Program for 2015-2024.

References

1. Hardwick RM, Caspers S, Eickhoff SB, Swinnen SP. Neural correlates of action: Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution. *Neurosci Biobehav Rev.* 2018;94:31-44. doi: [10.1016/j.neubiorev.2018.08.003](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.08.003)
2. Lebedeva NN, Zufman AI, Malcev VYU. Mirror neuron system as a key to learning, personality formation and understanding of another's mind. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk.* 2017;48(4):16-28. In Russian
3. Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G. Action recognition in the premotor cortex. *Brain.* 1996;119:593-609.
4. Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, Fogassi L. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 1996;3:131-141.
5. Rizzolatti G, Craighero L. The mirror-neuron system. *Annu Rev Neurosci.* 2004; 27:169-192. doi: [10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230](https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230)
6. Nishitani N, Avikainen S, Hari R. Abnormal imitation-related cortical activation sequences in Asperger's syndrome. *Ann Neurol.* 2004;55:558-562. doi:[10.1002/ana.20031](https://doi.org/10.1002/ana.20031)
7. Puce A, Perrett D. Electrophysiology and brain imaging of biological motion. *Philos. Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2003;358:435-445. doi:[10.1098/rstb.2002.1221](https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1221)
8. Braadbaart L, Williams JHG, Waiter GD. Do mirror neuron areas mediate mu rhythm suppression during imitation and action observation? *Int J Psychophysiology.* 2013;89:99-105. doi: [10.1016/j.ijpsycho.2013.05.019](https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2013.05.019)
9. Fox NA, Bakermans-Kranenburg MJ, Yoo KH, Bowman LC, Cannon EN, Vanderwert RE, Ferrari PF. Assessing human mirror activity with EEG mu rhythm: A meta-analysis. *Psychol Bull.* 2016;142(3):291-313. doi: [10.1037/bul0000031](https://doi.org/10.1037/bul0000031)
10. Lebedeva NN, Karimova ED, Karpichev VV, Maltsev VYu. The human brain mirror system in the observation, implementation and representation motor tasks - neurophysiological

- reflection of another conscious perception. *Zh Vyssh Nerv Deiat Im IP Pavlova = I.P. Pavlov Journal Of Higher Nervous Activity*. 2018;68(2):204-215. doi: [10.7868/S0044467718020065](https://doi.org/10.7868/S0044467718020065)
11. Hobson HM, Bishop DVM. Mu suppression - a good measure of the human mirror neuron system? *Cortex*. 2016;82:290-310. doi: [10.1016/j.cortex.2016.03.019](https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.03.019)
 12. Hobson HM, Bishop DVM. The interpretation of mu suppression as an index of mirror neuron activity: past, present and future. *R Soc Open Sci*. 2017;4:1606-62. doi: [10.1098/rsos.160662](https://doi.org/10.1098/rsos.160662)
 13. Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH. Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clin Neurophysiol*. 1999;110:1842-1857.
 14. Thorpe SG, Cannon EN, Fox NA. Spectral and source structural development of mu and alpha rhythms from infancy through adulthood. *Clin Neurophysiol*. 2016;127(1):254-269. doi: [10.1016/j.clinph.2015.03.004](https://doi.org/10.1016/j.clinph.2015.03.004)
 15. Cochin S, Barthelemy C, Roux S, Martineau J. Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *Eur J Neurosci*. 1999;11:1839-1842.
 16. Frenkel-Toledo S, Bentin S, Perry A, Liebermann DG, Soroker N. Dynamics of the EEG power in the frequency and spatial domains during observation and execution of manual movements. *Brain Res*. 2013;1509:43-57. doi: [10.1016/j.brainres.2013.03.004](https://doi.org/10.1016/j.brainres.2013.03.004)
 17. Buneo CA, Jarvis MR, Batista AP, Andersen RA. Direct visuomotor transformations for reaching. *Nature*. 2002;416:632-633. doi: [10.1038/416632a](https://doi.org/10.1038/416632a)
 18. Connolly JD, Andersen RA, Goodale MA. FMRI evidence for a "parietal reach region" in the human brain. *Exp Brain Res*. 2003;153:140-145. doi: [10.1007/s00221-003-1587-1](https://doi.org/10.1007/s00221-003-1587-1)
 19. Hanakawa T, Immisch I, Toma K, Dimyan M, Van Gelderen P, Hallett M. Functional properties of brain areas associated with motor execution and imagery. *J Neurophysiol*. 2003;89:989-1002. doi: [10.1152/jn.00132.2002](https://doi.org/10.1152/jn.00132.2002)
 20. Solodkin A, Hlustik P, Chen EE, Small SL. Fine modulation in network activation during motor execution and motor imagery. *Cereb Cortex*. 2004;14:1246-1255. doi: [10.1093/cercor/bhh086](https://doi.org/10.1093/cercor/bhh086)
 21. Van Overwalle F, Baetens K. Understanding others' actions and goals by mirror and mentalizing systems: a meta-analysis. *Neuroimage*. 2009;48:564-584. doi: [10.1016/j.neuroimage.2009.06.009](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.06.009)
 22. Molenberghs P, Cunnington R, Mattingley JB. Brain regions with mirror properties: A meta-analysis of 125 human fMRI studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2012;36:341-349. doi: [10.1016/j.neubiorev.2011.07.004](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.07.004)
 23. Culham JC, Valyear KF. Human parietal cortex in action. *Curr Opin Neurobiol*. 2006;16:205-212. doi: [10.1016/j.conb.2006.03.005](https://doi.org/10.1016/j.conb.2006.03.005)
 24. Iacoboni M. Visuo-motor integration and control in the human posterior parietal cortex: evidence from TMS and fMRI. *Neuropsychologia*. 2006;44:2691-699. doi: [10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.029](https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.029)
 25. Arnstein D, Cui F, Keyser C, Maurits NM, Gazzola V. μ -suppression during action observation and execution correlates with BOLD in dorsal premotor, inferior parietal, and SI cortices. *J Neurosci*. 2011;31:14243-49. doi: [10.1523/jneurosci.0963-11.2011](https://doi.org/10.1523/jneurosci.0963-11.2011)
 26. Segalowitz SJ, Santesso DL, Jetha MK. Electrophysiological changes during adolescence: A review. *Brain Cogn*. 2010;72:86-100. doi: [10.1016/j.bandc.2009.10.003](https://doi.org/10.1016/j.bandc.2009.10.003)
 27. Berchicci M, Zhang T, Romero L, Peters A, Annett R, Teuscher U, Comani S. Development of Mu Rhythm in infants and preschool children. *Dev Neurosci*. 2011;33:130-143. doi: [10.1159/000329095](https://doi.org/10.1159/000329095)
 28. Bazanova OM, Vernon D. Interpreting EEG alpha activity. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2014;44:94-110. doi: [10.1016/j.neubiorev.2013.05.007](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.05.007)

29. Gundlach C, Müller MM, Nierhaus T, Villringer A, Sehm B. Phasic modulation of human somatosensory perception by transcranially applied oscillating currents. *Brain Stimul.* 2016;9:712-19. doi: [10.1016/j.brs.2016.04.014](https://doi.org/10.1016/j.brs.2016.04.014)
30. Gundlach C, Müller MM, Nierhaus T, Villringer A, Sehm B. Modulation of somatosensory alpha rhythm by transcranial alternating current stimulation at mu-frequency. *Front Hum Neurosci.* 2017;11:432. doi: [10.3389/fnhum.2017.00432](https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00432)
31. Babiloni C, Carducci F, Cincotti F, Rossini PM, Neuper C, Pfurtscheller G, Babiloni F. Human movement-related potential vs desynchronization of EEG alpha rhythm: A high-resolution EEG study. *NeuroImage.* 1999;1:658-665. doi: [10.1006/nimg.1999.0504](https://doi.org/10.1006/nimg.1999.0504)
32. Muthukumaraswamy SD, Johnson BW. Changes in rolandic mu rhythm during observation of a precision grip. *Psychophysiology.* 2004;41:152-156. doi: [10.1046/j.1469-8986.2003.00129.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8986.2003.00129.x)
33. Tamura T, Gunji A, Takeichi H, Shigemasa H, Inagaki M, Kaga M, Kitazaki M. Audio-vocal monitoring system revealed by mu-rhythm activity. *Front Psychol.* 2012;3:225. doi: [10.3389/fpsyg.2012.00225](https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00225)
34. Eismont EV, Makhin SA, Bakunova AV, Kaida AI, Pavlenko VB. Properties of the EEG μ rhythm and its reactivity during the performance, observation, imitation, and auditory recognition of movements in children aged 4-14 years. *Human Physiology.* 2017;43(3):274-279. doi:[10.1134/S0362119717030057](https://doi.org/10.1134/S0362119717030057)
35. Lepage JF, Théoret H. EEG evidence for the presence of an action-observation matching system in children. *European J Neuroscience.* 2006;23:2505-2510. doi: [10.1111/j.1460-9568.2006.04769.x](https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.04769.x)
36. Cannon EN, Simpson EA, Fox NA, Vanderwert RE, Woodward AL, Ferrari PF. Relations between infants' emerging reach-grasp competence and event-related desynchronization in EEG. *Developmental Science.* 2016;19:50-62. doi: [10.1111/desc.12295](https://doi.org/10.1111/desc.12295)
37. Bowman LC, Thorpe SG, Cannon EN, Fox NA. Action mechanisms for social cognition: Behavioral and neural correlates of developing theory of mind. *Developmental Science.* 2017;20(5). doi: [10.1111/desc.12447](https://doi.org/10.1111/desc.12447)
38. Lepage JF, Tremblay S, Nguyen DK, Champoux F, Lassonde M, Théoret H. Action related sounds induce early and late modulations of motor cortex activity. *Neuroreport.* 2010;21(4):250-253. doi: [10.1097/WNR.0b013e328334ddcc](https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328334ddcc)
39. McGarry LM, Russo FA, Schalles MD, Pineda JA. Audio-visual facilitation of the mu rhythm. *Exp Brain Res.* 2012;218(4):527-38. doi: [10.1007/s00221-012-3046-3](https://doi.org/10.1007/s00221-012-3046-3)
40. Pineda JA, Grichanik M, Williams V, Trieu M, Chang H, Keysers C. EEG sensorimotor correlates of translating sounds into actions. *Front Neurosci.* 2013;7:203. doi: [10.3389/fnins.2013.00203](https://doi.org/10.3389/fnins.2013.00203)
41. Tsuchida K, Ueno K, Shimada S. Motor area activity for action-related and nonaction-related sounds in a three-dimensional sound field reproduction system. *Neuroreport.* 2015;26(5):291-5. doi: [10.1097/WNR.0000000000000347](https://doi.org/10.1097/WNR.0000000000000347)
42. Makhin SA, Makaricheva AA, Lutsuk NV, Pavlenko VB. Study of the reactivity of the μ rhythm during observation, auditory perception, and movement imitation: correlation with empathic ability. *Human Physiology.* 2015;41(6):593-598. doi: [10.1134/S0362119715040118](https://doi.org/10.1134/S0362119715040118)
43. Nishimura Y, Ikeda Y, Suematsu A, Higuchi S. Effect of visual orientation on mu suppression in children: a comparative EEG study with adults. *J Physiological Anthropology.* 2018;37(1):16. doi: [10.1186/s40101-018-0175-9](https://doi.org/10.1186/s40101-018-0175-9)
44. Raymaekers R, Wiersema JR, Roeyers H. EEG study of the mirror neuron system in children with high functioning autism. *Brain Research.* 2009;1304:113-121. doi: [10.1016/j.brainres.2009.09.068](https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.09.068)
45. Salmelin R, Hämäläinen M, Kajola M, Hari R. Functional segregation of movement-related rhythmic activity in the human brain. *NeuroImage.* 1995;2:237-243.

46. Manshanden I, De Munck JC, Simon NR, Lopes da Silva FH. Source localization of MEG sleep spindles and the relation to sources of alpha band rhythms. *Clin Neurophysiol.* 2002;113:1937-1947.
47. Stancok A, Pfurtscheller G. Event-related desynchronization of central beta-rhythms during brisk and slow self-paced finger movements of dominant and non-dominant hand. *Cogn. Brain Res.* 1996;3:171-183.
48. Alexandrov AA, Tugin SM. Changes in the mu rhythm in different types of motor activity and on observation of movement. *Neuroscience and Behavioral Physiology.* 2012;42(3):302-307. doi: [10.1007/s11055-012-9566-2](https://doi.org/10.1007/s11055-012-9566-2)
49. Barry RJ, Clarke AR, Johnstone SJ, Brown CR. EEG differences between eyes-closed and eyes-open resting conditions. *Clinical Neurophysiology.* 2007;118:2765-2773. doi: [10.1016/j.clinph.2007.07.028](https://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.07.028)
50. Bonini L, Rozzi S, Serventi FU, Simone L, Ferrari PF, Fogassi L. Ventral premotor and inferior parietal cortices make distinct contribution to action organization and intention understanding. *Cereb Cortex.* 2010;20:1372-1385. doi: [10.1093/cercor/bhp200](https://doi.org/10.1093/cercor/bhp200)
51. Fogassi L, Ferrari PF, Gesierich B, Rozzi S, Chersi F, Rizzolatti G. Parietal lobe, from action organization to intention understanding. *Science.* 2005;308:662-667. doi: [10.1126/science.1106138](https://doi.org/10.1126/science.1106138)
52. Yamazaki Y, Yokochi H, Tanaka M, Okanoya A, Iriki A. Potential role of monkey inferior parietal neurons coding action semantic equivalences as precursors of parts of speech. *Social Neurosci.* 2010;5:105-117. doi: [10.1080/17470910802625306](https://doi.org/10.1080/17470910802625306)

*Received 05 December 2018; Revised 20 February 2019;
Accepted 27 February 2019; Published 21 March 2019*

Author info:

Kaida Anna I, Postgraduate Student, Department of Human and Animal Physiology and Biophysics, Faculty of Biology and Chemistry, VI Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.

E-mail: kaydaanna@gmail.com

Makhin Sergej A, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of General Psychology and Psychophysiology, Faculty of Psychology, VI Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.

E-mail: smakhin@inbox.ru

Eismont Evgeniya V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Human and Animal Physiology and Biophysics, Faculty of Biology and Chemistry, VI Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.

E-mail: evgenija.eismont@mail.ru

Pavlenko Vladimir B, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of General Psychology and Psychophysiology, Faculty of Psychology, VI Vernadsky Crimean Federal University, 4 Vernadskogo Pr., Simferopol 295007, Russian Federation.

E-mail: vpav55@gmail.com

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

UDC 581.1:579.64

doi: 10.17223/19988591/45/7

**Oksana M. Minaeva, Elena E. Akimova,
Natalia N. Tereshchenko, Tatyana I. Zyubanova**

*BIOCENTR, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat,
Branch of the Federal State Budgetary Institution of Science,
Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnologies, Russian
Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation
Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

Effect of bacterization with *Aeromonas media* GS4 and *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 on wheat seedlings under different abiotic conditions*

*We studied the effect of soft wheat seed treatment (*Triticum aestivum* L.) with two bacterial strains (*Aeromonas media* GS4 and *Pseudomonas extremorientalis* PhS1) isolated from earthworm coprolites on the growth and development of wheat seedlings in a 12-day laboratory experiment, as well as on root rot disease and the activity of guaiacol-dependant peroxidase under optimal conditions and abiotic stress (elevated and low temperatures and moisture content). We established that growing nonbacterized wheat plants under stress abiotic conditions reduced the height of plants compared to growing under optimal abiotic conditions, and seed bacterization with *P. extremorientalis* PhS1 strain increased wheat plant height (by 9-15%) under stress abiotic conditions compared to the nonbacterized plants. Bacterization with both strains decreased infestation of wheat seedlings (2.5-4 times) by root rots under unfavorable abiotic conditions compared to nonbacterized plants. In addition, under optimal and arid conditions, bacterization with *P. extremorientalis* PhS1 strain was the most effective, and under humid conditions it was bacterization with *A. media* GS4 strain. We showed that the activity of guaiacol-dependant peroxidase correlates with the development of plant resistance to abiotic stress. In our experiments, plant bacterization resulted in a 2-fold increase in peroxidase activity both in leaves and roots of wheat plants compared to the nonbacterized plants. As the result, the ability of bacteria to activate peroxidase can serve as an information indicator of strengthening protective mechanisms of plants during bacterization.*

The paper contains 4 Figures and 34 References.

Key words: *Triticum aestivum*; abiotic stressors; temperature; moisture content; peroxidase activity; root rot disease.

Introduction

Plants undergo various stresses throughout their life, for example, drought and flooding, salinity, heat and cold, heavy metals, etc. [1-2]. Human needs for

* The paper was translated by the authors.

high-quality products are growing and it is becoming hard to find suitable lands for agriculture and to obtain good low-cost crops [3]. Despite the vast territory of Russia, significant agricultural lands are in the zone of risky farming. In the West Siberia, abiotic factors that are the most stress-inducing for plants include low temperatures and high soil moisture at the beginning of crop vegetation and, on the contrary, extremely high temperatures and drought during budding and flowering. Abiotic stresses cause a number of morphological, physiological and molecular changes; disturb energy metabolism and regulation systems, which influence the growth and productivity of plants, as well as can lead to their death [4-6]. Under the influence of stress factors, both non-specific plant responses and production of specific compounds were observed [7-10]. Thus, one of the main plant responses to stress is accumulation of reactive oxygen species (ROS), particularly, hydrogen peroxide (H_2O_2) [7, 9-10]. Stress activates enzymatic and non-enzymatic systems of protection against highly active ROS in plants. When plants are subjected to stresses for a long time, protective systems may fail to cope with their functions, and the balance between ROS formation and quenching is disturbed, which results in oxidative damage. The main enzymes protecting from the damaging effect of hydrogen peroxide in the plant organism are catalase and peroxidase mobilizing it to H_2O [4, 6]. In a living cell, peroxidases play a key role in keeping molecules in a reduced state, which is one of the main conditions for normal existence of living organisms [8, 11]. Thus, the main function of peroxidases is to protect a plant organism from a negative impact of ROS forming during photosynthesis and respiration [10-11]. The compensatory effect of peroxidases at the level of ROS during its increasing under the influence of various stress factors should be highlighted [4-5, 10-12], and the activity dynamics of these enzymes correlates with the development of plant resistance to abiotic stresses [4, 6, 8, 11].

Application of some microorganisms improving nitrogen and phosphorous nutrition of plants, having a stimulating effect and reducing infestation by phytopathogens, is one of the effective methods to enhance resistance of agricultural plants to stress abiotic factors [1, 2, 5, 13-16]. Therefore, a positive effect of plant treatment with different bacterial strains under abiotic stress is demonstrated in several studies. They show an increase in plant growth and biomass, induction of systemic resistance, and an increase in the activity of antioxidant enzymes in wheat, *Arabidopsis*, tomato and other plants when treated with *Enterobacter ludwigii* and *Flavobacterium* sp. [1], *Azotobacter chroococum* and *Pseudomonas putida* [6], *Bacillus licheniformis* [17], *Bacillus amyloliquefaciens* [3; 18], etc.

We have isolated several bacterial strains from earthworm coprolites. It was established that three isolates had antifungal activity *in vitro* and stimulated plant growth of some crops in laboratory tests, two of them being effective in field experiments. The aim of this research was to assess the effect of bacterization of wheat seeds on the activity of soluble guaiacol-dependant peroxidase under abiotic stress (elevated and low temperatures, substrate overmoisture and lack of moisture) in model experiments.

Materials and methods

Objects. The objects of the research were two bacterial strains, *Aeromonas media* GS4 and *Pseudomonas extremorientalis* PhS1, and wheat plants (*Triticum aestivum* L., “Iren” cultivar, widely grown in West Siberia). These bacteria were isolated from earthworm coprolites and demonstrated a significant antifungal and growth-promoting activity in screening [19-20] and were described as *Pseudomonas* spp. (isolates GS4 and PhS1) according to their morpho-physiological characteristics. Types of bacteria were identified by 16S rRNA Gene Sequence Analysis (Russian National Collection of Industrial Microorganisms, Moscow, Russia). The bacterial culture is maintained in the collection of the BIOCEN-TR (Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Tomsk, Russia). In the experiments, we used a 24-hour liquid bacterial culture grown in 250-ml flasks with 100 ml of GRM-broth on a shaker (180 rpm, “Biosan ES-20/60”, Latvia) at 28...29°C. Culture density was determined using the colony-forming unit (CFU) method.

Experiment conditions. We studied the effect of bacterization on peroxidase activity in leaves and roots of wheat plants under different abiotic conditions using a simplest terrestrial ecosystem model consisting of three links: sand - host plant - bacterial strain [21]. Seeds pretreated with 70% ethanol for 3 min were washed with sterile water and grown at 18...20°C. Once the embryo (1 mm) had appeared, the seeds were bacterized with suspensions of experimental strains at a rate of 10^4 cells/seed for 20 min. In control, seeds were soaked in distilled water. After treatment, the seeds were placed in plastic pots (1200 ml) (45 seeds each), filled with coarse sterile river sand (800 ml), evenly moistened with sterile Knop’s solution for hydroponic and sand cultures, g/l: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ - 1.0, KH_2PO_4 - 0.25, $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ - 0.125, KNO_3 - 0.25, and FeCl_3 - 0.012 [22].

For the first 6 days, we grew plants in a growth chamber (GC-300TLH, Jeio Tech, Korea) with 18...20/14...16°C (day/night), 16/8-h photoperiods at $200 \mu\text{mol quanta} \times \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PAR and 60% moisture of total water capacity. Starting from the 7th day, in each of the three experiments, we placed plants under conditions corresponding to the required climatic parameters: in the experiment with optimal conditions, temperatures were 18...20/14...16°C (day/night), 60% substrate moisture; in the experiment with arid conditions, temperatures were 30...31/23...24°C, 40% substrate moisture; in the experiment with humid conditions, temperatures were 16...18/8...10°C, 80% substrate moisture. Under all conditions, the photoperiod was 16/8; the illumination intensity was $200 \mu\text{mol quanta} \times \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PAR.

Experiment assessment. The total duration of each series of experiments was 12 days. Then, we recorded germination and measured the height of each plant and peroxidase activity in the leaves and roots. We registered the intensity of plant infestation by root and near-root rots by assessing the degree of browning of the stem base and the root system on the five-point scale, where 0 was the absence of

infestation signs and 4 was the death of plants from the disease [21, 23]. Based on the obtained data, we calculated root rot incidence and severity in the experiments [23]. Previously conducted experiments had repeatedly established successful plant colonization by microbial strains [20].

Enzyme activity detection. The total activity of guaiacol-dependant peroxidase was detected in the experiments according to Chupakhina [24] with some modification (sample preparation was carried out at +4°C). A sample (200 mg) of fresh plant tissue was homogenized in 1 ml of cold 0.15 M phosphate buffer (pH 5.4) at 4 °C. Then, the obtained volume was buffered to 25 mL in a volumetric flask and incubated at 4 °C for 10 min. The homogenate was centrifuged at 5000 rpm (OPn-8, Russia) for 10 min. The supernatant was used to detect the enzyme activity spectrophotometrically (SF-102, Russia): 1.5 mL 0.15 M K₂Na-phosphate buffer (pH 5.4), 0.5 mL 0.15% hydrogen peroxide (Reakhim, Russia), 0.5 mL 0.05% guaiacol (Sigma, United States) (molar extinction coefficient for tetraguaiacol E₄₇₀ = 26.6 mM⁻¹ cm⁻¹) and 0.5 mL of plant extract (concentration in the reaction mixture of peroxide and guaiacol 7.35 and 0.672 mM, respectively) at 25 °C immediately after obtaining the extract. Changes in the adsorption of the reaction solution at 470 nm were recorded in the linear portion of the reaction for 1 min. The enzyme activity was calculated according to Chance and Maehly [25] considering the molar extinction coefficient of tetraguaiacol and was expressed in μmol of guaiacol oxidized within one minute with one gram of fresh weight tissue (μmol of guaiacol/(min×g fr wt)).

Statistical analysis. The experiments were performed in three independent biological replications. Each replication had 35 to 45 plants per treatment. The height and infestation were estimated for every plant (total plant number was 100-110/sample) and expressed as the arithmetic mean with confidence interval using the Student's t-test for 95% significance level. Statistical significance was estimated by the Student's t-test for 95% significance level. One sample for enzyme activity included leaves and roots of 5-7 plants. Measurements were performed three-four times in the average sample of each treatment of each replication. Thus, one treatment had 9-12 measurements of the enzyme activity. The data are expressed as the arithmetic mean with standard error. Statistical significance was estimated by the Mann-Whitney U test (p < 0.05).

Results and discussion

Plant growth is possible in a relatively wide range of temperatures and soil moisture, and is determined both by geographical origin of the species, varietal characteristics and the combined influence of numerous environmental factors. Temperature demands of plants change with age and are not the same for different organs (leaves, roots, etc.). Temperature affects biochemical processes of respiration, photosynthesis and other metabolic systems of plants; and the diagrams of dependence of plant growth and enzyme activity from temperature have a similar

shape (bell-shaped curve). Thus, there exist zones of optimum where the factor activity provides the best plant productivity and zones of maximum and minimum where plant development is inhibited [26]. The optimum temperature for wheat growth and development is 12-25°C [27]: higher or lower temperatures have a negative impact on wheat growth, development and productivity. The amount of available moisture in the substrate shows the same pattern. Also, a combination of several negative abiotic factors, as usual, intensifies a negative effect on plant growth and productivity.

It is illustrated by the data on wheat height, which we obtained when growing plants under optimal (18...20/14...16°C (day/night), 60% substrate moisture), arid (30...31/23...24°C, 40% substrate moisture) and humid (16...18/8...10°C, 80% substrate moisture) conditions (Fig. 1).

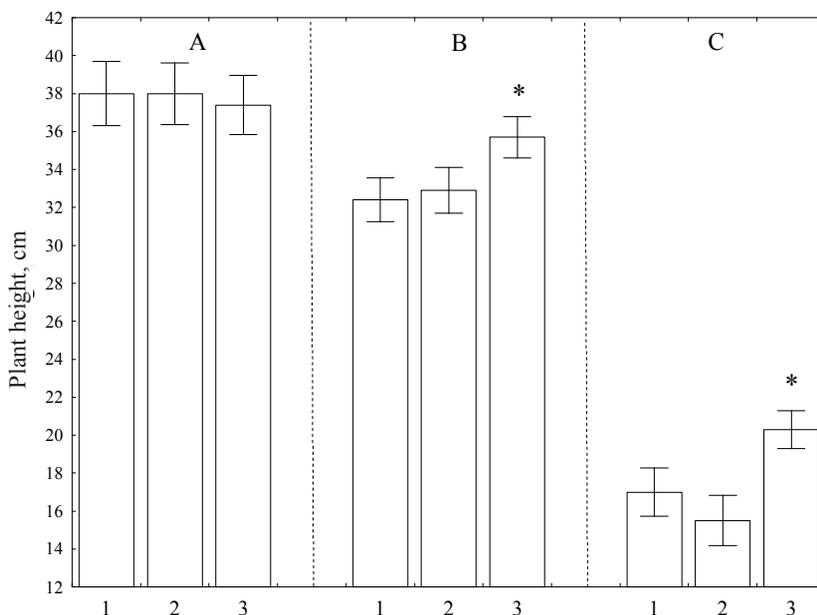


Fig. 1. The height of 12-day wheat plants in the experiments:

A - Optimal conditions, B - Arid conditions, C - Humid conditions;

1 - Without bacterial treatment (control), 2 - Inoculation with *Aeromonas media*

GS4 strain, 3 - Inoculation with *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 strain.

The data are expressed as the mean with confidence interval using Student's t-test ($p < 0.05$).

*Statistically significant difference from the control ($p < 0.05$)

Growing wheat plants under stress abiotic conditions decreased plant height compared to growing under optimal abiotic conditions: plant height decreased from 14 to 200%. Bacterization with both microbial strains under optimal conditions was not statistically significant for plant height, but there was an increase in the height of wheat plants (9-15%) during seed bacterization with *P. extremorien-*

talis PhS1 compared to nonbacterized ones. Previously conducted studies, including in the field, had demonstrated a stable effect of bacterization. The results of field experiments for different years showed that inoculation usually stimulates the growth of wheat and barley plants, which is expressed in the accelerated development at the main plant development stages, as well as in a statistically significant increase in the basic morphometric parameters of plants (height, number of productive stems, number of leaves, dry green mass) compared to non-inoculated plants [19].

Reducing the stressful impact of unfavorable temperatures and the lack of excess of soil moisture under bacterization corresponds, in general, to already known data [1-3, 5-6, 13-15] and is attributed to the release of growth-promoting substances by bacteria (hormones, vitamins, etc.) [3, 13, 17], improvement of mineral nutrition [13], or activation of antioxidant enzyme systems [13, 15].

In some studies, bacteria *A. media* and *P. extremorientalis* were also applied to promote the growth of wheat, tomato and fodder galega. In Arraktham et al. report [28], *A. media* ATCC 33907T strain, isolated from the intestines of the endogenic earthworm *Metaphire posthuma* collected from agricultural lands, produced a high amount of indole-3-acetic acid (IAA). *A. media* isolate P29 produced IAA and siderophores and solubilized inorganic phosphates [29]. The greenhouse experiment of Egamberdieva et al. [30] showed that co-inoculation with *P. extremorientalis* strain TSAU20 and *Rhizobium galegae* HAMB1 540, isolated from the rhizosphere of wheat growing in salinized soil, improved plant growth and nitrogen content, and was able to produce IAA. *P. extremorientalis* strain TSAU20 increased plant height and fruit yield of tomato under stress factors (saline soil condition). The bacterial inoculant also stimulated antioxidant enzymes' (super-oxide dismutase, ascorbate peroxidase, catalase, glutathione reductase) activities, thereby, preventing ROS-induced oxidative damage in plants, and proline concentrations in plant tissues [31].

Despite the fact that we did not introduce phytopathogens in the given model system, we observed infestation of wheat seedlings by root rot pathogens. It is known that a plant seed is surrounded by the zone with an increased microbial activity called the spermosphere [32]. Microbial representatives of this area include not only beneficial microorganisms but also phytopathogens causing root rots and leaf infections. Fig. 2 shows data on root rot disease severity in different tests under optimal and stress-inducing abiotic conditions.

The given data demonstrate a statistically significant decrease ($p < 0.05$) in root rot disease severity (2.5-4 times) during bacterization under different abiotic conditions compared to nonbacterized plants. At the same time, bacterization with *P. extremorientalis* PhS1 is the most effective under optimal and arid conditions, whereas under humid conditions it is that with *A. media* GS4 strain. Root rot disease severity is a complex parameter including both the number of plants with root rot signs (root rot disease incidence), and the intensity of seedling infestation by pathogens. In our experiments, we detected a 2 times or more decrease in

disease incidence during bacterization compared to appropriate nonbacterized wheat plants.

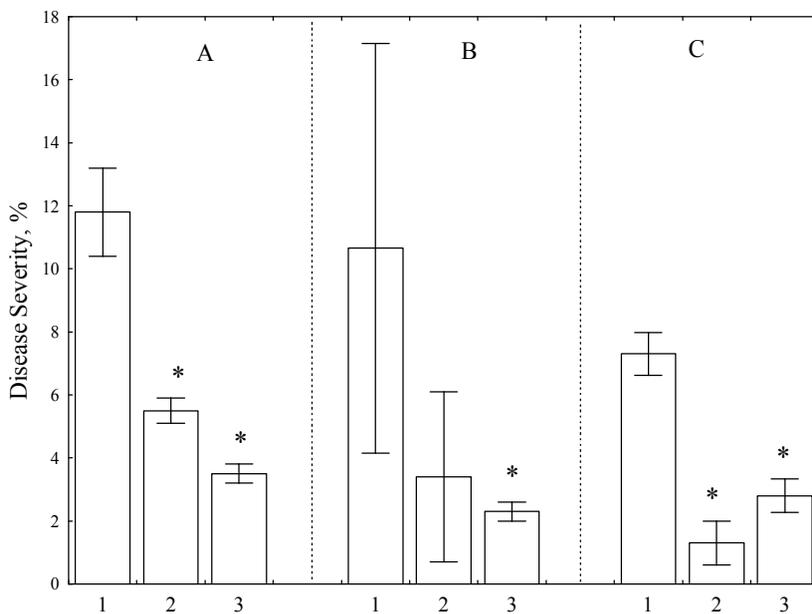


Fig. 2. Root rot disease severity of 12-day wheat plants in the experiments:

A - Optimal conditions, B - Arid conditions, C - Humid conditions;

1 - Without bacterial treatment (control), 2 - Inoculation with *Aeromonas media*

GS4 strain, 3 - Inoculation with *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 strain.

The data are expressed as the mean with confidence interval using Student's t-test ($p < 0.05$).

*Statistically significant difference from the control ($p < 0.05$)

Literature has amply described reduction in the number of plants with signs of damage caused by root rot pathogens during bacterization due to the release of antibiotics, siderophores, biosurfactants, cyanides and other biologically active substances by bacteria, and also due to induction of systemic resistance to phytopathogens in the plant [1-3, 13-15]. We have also repeatedly demonstrated antagonistic activity for the indicated strains in our previous studies [16, 20]. We noted a decrease in root rot disease severity in the laboratory experiments with wheat plants 2-4 times when treated with *P. extremorientalis* PhS1 and 2.1-2.4 times when treated with *A. media* GS4 [16, 20], as well as by 34% when treated with a mixture of strains in the field experiment compared to nonbacterized plants [20]. Besides, in *in vitro* experiments, strains manifested a stable inhibitory effect on such phytopatogens as *Fusarium oxysporum*, *Bipolaris sorokiniana* and *Alternaria* sp. [20].

Many authors have shown that application of microorganisms under stress conditions promotes plant growth and improves yield. For example, exposure to

Bacillus licheniformis CH102, functioning as a fungal antagonist and a promoter of plant growth and abiotic stress tolerance, increased the tolerance towards high temperatures and water deficits in *Arabidopsis* seedlings [17]. In their research, Gontia-Mishra et al. [1] demonstrate that PGPR strains (*Enterobacter ludwigii* IG 10 and *Flavobacterium* sp. IG 15) can proficiently alleviate drought stress in wheat through various mechanisms: improving plant growth (shoot length, root length and number, shoot and root fresh and dry weight of wheat seedlings), water status, membrane integrity and accumulation of compatible solutes; altering expression of stress-responsive genes and PGPR inoculation also had positive effects on recovery of drought-stressed wheat plants.

In our experiments, the given data on plant height and seedling infestation by root rot pathogens prove the effectiveness of bacterization to induce resistance of wheat plants to stress abiotic conditions in the laboratory experiments. A positive effect was noted both due to stimulating the development of plants, and due to decreasing their infestation by phytopathogenic micromycetes, which, generally, may positively contribute to the productivity of wheat plants under natural conditions when the rhizosphere is successfully colonized by the applied bacterial strains.

To evaluate physiological adaptation of plants to unfavorable environmental conditions, we analyzed the activity of free and weekly bound guaiacol-dependant peroxidase in wheat leaves and roots.

It is known that stress activates ROS in plant cells, among which hydrogen peroxide is immensely important [1, 4, 7-10]. In the studies of Javadiana et al. [4] and Kasim et al. [5], this fact is demonstrated for wheat plants under low temperature and under drought stress. In a plant cell, H_2O_2 activates (or represses) genes of many protective enzymatic proteins, signal proteins, as well as proteins regulating cell oxidative status. Besides, H_2O_2 activates calcium channels, causes stomatal closure, and participates in lignification and induction of apoptosis, lipid peroxidation, etc. [7-8, 10, 15]. Pathological consequences for plants arise from excessive accumulation of ROS, peroxides and their derivatives under stress. ROS concentration under stress can rise 3-10 times [33]. In detoxification reaction of hydrogen peroxide, iron-containing enzymes - catalase and different peroxidases - play an important role [10].

Peroxidase was detected in different cell compartments in the form of a soluble fraction and in the form bound both with the cell wall and other membranes. A distinctive feature of all peroxidases is their multifunctional role in a multitude of biochemical reactions: in reactions of oxydase, peroxidase and oxygenase oxidation of substrates, in the process of growth, in the mechanisms of forming plant responses to environmental factors, etc. [10, 33-34]. In plant cells, there is a special type of organelles containing peroxidase and performing a protective antimicrobial function. In addition, peroxidase is involved in lignin synthesis and destruction [15, 31]. The presence of the enzyme in chloroplasts indicates its involvement in redox reactions during photosynthesis, and peroxidase detection in mitochondria shows its participation in the energy metabolism of the cell [10,

11]. Antioxidant protection associated with hydrogen peroxide reduction is carried out, mainly, by glutathione and ascorbate peroxidases. In plant vacuoles, peroxide detoxification is effectively provided by guaiacol peroxidase.

Guaiacol peroxidases, or “classical peroxidases”, catalyze oxidation of a great number of aromatic compounds using hydrogen peroxide as an electron acceptor [33]. Besides participation of guaiacol peroxidases in lignification, auxin breakdown and other processes, they also play an essential part in cell protection from oxidative stress.

Peroxidase activity in leaves and roots of 12-day wheat seedlings demonstrated that the obtained experimental data illustrate an increase in the activity of these enzymes in plant tissues under abiotic stress (Fig. 3 and 4).

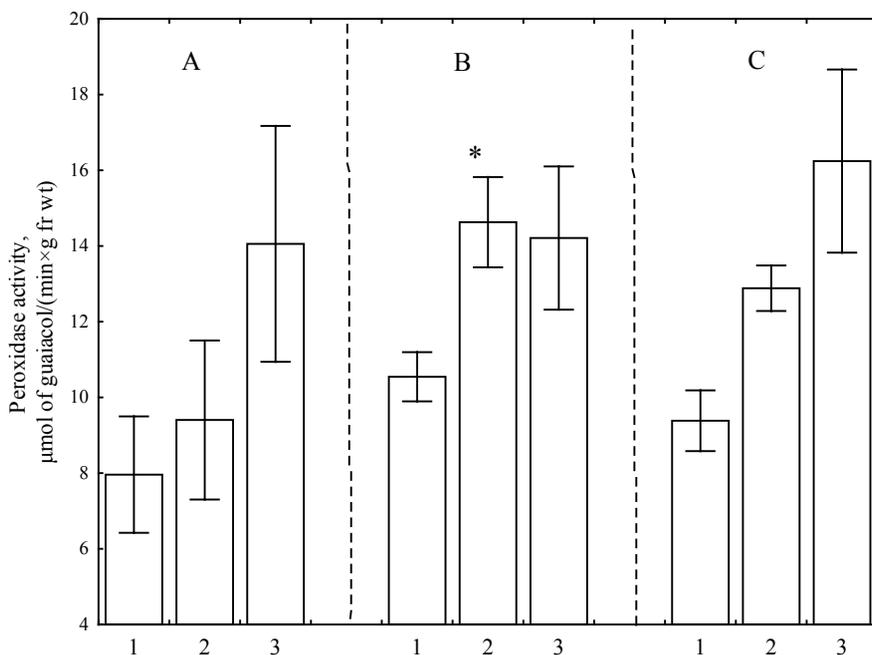


Fig. 3. Peroxidase activity in 12-day leaf tissues of wheat plants in the experiments:

A - Optimal conditions, B - Arid conditions, C - Humid conditions;

1 - Without bacterial treatment (control), 2 - Inoculation with *Aeromonas media*

GS4 strain, 3 - Inoculation with *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 strain.

The data are expressed as the mean with standard error.

*Statistically significant difference from the control ($p < 0.05$)

According to literature sources, root cells are more exposed to temperatures than aboveground vegetation organs [33]. We only noted this fact for humid conditions where there was an increase in peroxidase activity in the tissues of nonbacterized wheat plants by 19% and 3.5 times for leaves and roots, respectively, compared to nonbacterized seedlings grown under optimal conditions. Under arid conditions,

there was an increase in peroxidase activity in leaf tissues (31%), and the activity remained almost unchanged in root tissues.

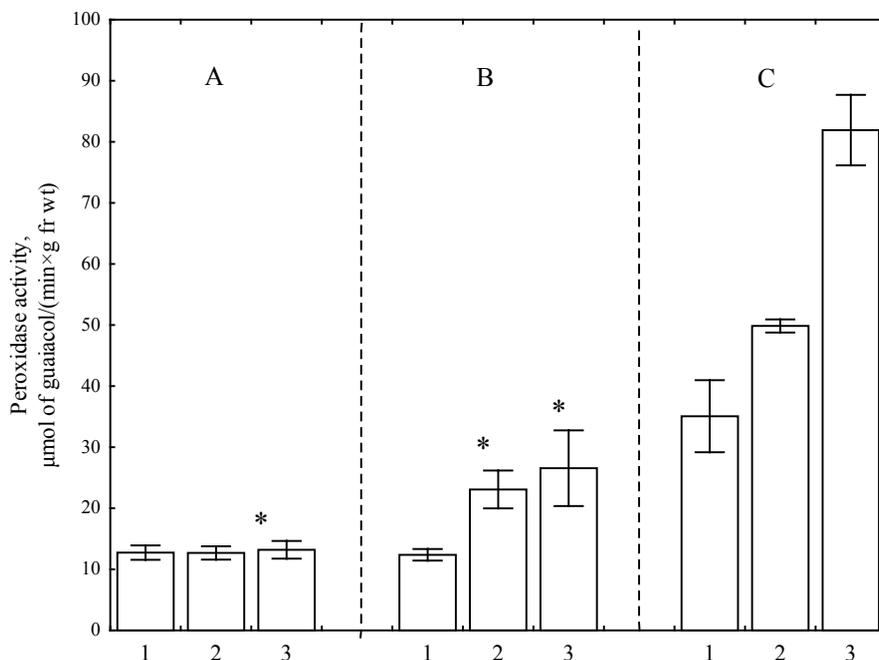


Fig. 4. Peroxidase activity in 12-day wheat roots in the experiments: A - Optimal conditions, B - Arid conditions, C - Humid conditions; 1 - Without bacterial treatment (control), 2 - Inoculation with *Aeromonas media* GS4 strain, 3 - Inoculation with *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 strain.

The data are expressed as the mean with standard error.

*Statistically significant difference from the control ($p < 0.05$)

Plant bacterization resulted, on average, in a 2-fold increase in peroxidase activity both in leaves and roots of plants compared to nonbacterized plants grown under appropriate conditions (Fig. 3 and 4). The largest increase in the enzyme activity in plant leaves and roots was due to wheat bacterization with bacteria *P. extremorientalis* PhS1. In this test, we almost always observed the greatest plant height and the least seedling infestation by root rot pathogens, which indicates the presence of a link between the given parameters and peroxidase activity in plant tissues. We noted an increase in the activity of this enzyme (from 4 to 76%) during bacterization with the given bacterial strains when growing bacterized and control plants with and without phytopathogen [16].

It is known that plants have evolved very efficient antioxidant systems for stress protection [4, 6, 7-9, 33-34]. In Shalygo et al. experiments [7], overwatering of barley seedlings changed the activity of all antioxidant enzymes (ascorbate

peroxidase, glutathione reductase, catalase) and activated synthesis of stress proteins (heat shock proteins Hsp70 and dehydrins), which improved their resistance to cold stress. Javadian et al. [4] showed that there is a correlation between peroxidase activity and low temperature tolerance of wheat plants which suggests the functioning of this enzyme as an internal protective mechanism preventing oxidative damage of wheat plants.

Conclusion

Bacterization of soft wheat plants with microbial cultures *Aeromonas media* GS4 and *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 showed a statistically significant decrease in wheat seedling infestation by root rot pathogens and, simultaneously, an increase in the activity of free guaiacol dependant peroxidases in wheat leaves and roots under different abiotic factors. Under optimal and arid conditions, the greatest resistance to root rot pathogens was due to wheat bacterization with *P. extremorientalis* PhS1, maximally intensifying the activity of free peroxidases in plant roots and leaves. Under humid climatic conditions, the lowest incidence was observed during bacterization with *A. media* GS4. Based on the obtained data, we can conclude that it is possible to improve wheat productivity under stress conditions by seed bacterization with *P. extremorientalis* PhS1 due to their growth-promoting and antifungal activity. The data on the activity of guaiacol-dependant peroxidase in the tissues of roots and leaves of bacterized wheat plants show an increase in the activity of this enzyme correlating with a decrease in seedling infestation by root rot. The ability of bacteria to stimulate the activity of this enzyme can serve as an information indicator of strengthening plant protective mechanisms under bacterization.

The authors are grateful to Alexander V Kartashov, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher (K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia) for his advice and assistance in developing methodology and presenting research results.

References

1. Gontia-Mishra I, Sapre S, Sharma A, Tiwari S. Amelioration of drought tolerance in wheat by the interaction of plant growth-promoting rhizobacteria. *Plant Biology*. 2016;18(6):992-1000. doi: 10.1111/plb.12505
2. Choudhary DK, Kasotia A, Jain S, Vaishnav A, Kumari S, Sharma KP, Varma A. Bacterial-mediated tolerance and resistance to plants under abiotic and biotic stresses. *J Plant Growth Regul*. 2016;35:276-300. doi 10.1007/s00344-015-9521-x
3. Kumar A, Verma JP. Does plant-microbe interaction confer stress tolerance in plants: A review? *Microbiological Research*. 2018;207:41-52. doi: 10.1016/j.micres.2017.11.004
4. Javadian N, Karimzadeh G, Mahfoozi S, Ghanati F. Cold induced changes of enzymes, proline, carbohydrates, and chlorophyll in wheat. *Russ J Plant Physiol*. 2010;57(4):540-547.
5. Kasim WA, Osman ME, Omar MN, Abd El-Daim IA, Bejai S, Meijer J. Control of drought stress in wheat using plant-growth-promoting bacteria. *J Plant Growth Regul*. 2013;32:122-130. doi: 10.1007/s00344-012-9283-7

6. Khalilzadeh R, Sharifi RS, Jalilian J. Antioxidant status and physiological responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to cycocel application and bio fertilizers under water limitation condition. *J Plant Interactions*. 2016;11(1):130-137. doi: [10.1080/17429145.2016.1221150](https://doi.org/10.1080/17429145.2016.1221150)
7. Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. 2010;48(12):909-930. doi: [10.1016/j.plaphy.2010.08.016](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016)
8. Kreslavski VD, Los DA, Allakhverdiev SI, Kuznetsov VIV. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Russ J Plant Physiol*. 2012;59(2):141-154. doi: [10.1134/S1021443712020057](https://doi.org/10.1134/S1021443712020057)
9. Perez IB, Brown PJ. The role of ROS signaling in cross-tolerance: From model to crop. *Front Plant Sci*. 2014;5:754-. doi: [10.3389/fpls.2014.00754](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00754)
10. Baxter A, Mittler R, Suzuki N. ROS as key players in plant stress signalling. *J Experimental Botany*. 2013;65(5):1229-40. doi: [10.1093/jxb/ert375](https://doi.org/10.1093/jxb/ert375)
11. Shalygo NV, Domanskaya IN, Radyuk MS, Shcherbakov RA, Dremuk IA. Accumulation of hydrogen peroxide and functioning of defense system in overwatered barley seedlings. *Russ J Plant Physiol*. 2012;59(6):748-756. doi: [10.1134/S1021443712050147](https://doi.org/10.1134/S1021443712050147)
12. Maksimov IV, Cherepanova EA, Burkhanova GF, Sorokan AV, Kuz'mina OI. Structural and functional features of plant isoperoxidases. *Biochemistry (Moscow)*. 2011;76(6):609-621. doi: [10.1134/S0006297911060010](https://doi.org/10.1134/S0006297911060010)
13. Dimkpa C, Weinand T, Asch F. Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. *Plant, Cell and Environment*. 2009;32:1682-1694. doi: [10.1111/j.1365-3040.2009.02028.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02028.x)
14. de Souza R, Ambrosini A, Passaglia LMP. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and Molecular Biology*. 2015;38(4):401-419. doi: [10.1590/S1415-475738420150053](https://doi.org/10.1590/S1415-475738420150053)
15. Maksimov IV, Veselova SV, Nuzhnaya TV, Sarvarova ER, Khairullin RM. Plant growth promoting bacteria in regulation of plant resistance to stress factors. *Russ J Plant Physiol*. 2015;62:715-726.
16. Minaeva OM, Akimova EE, Tereshchenko NN, Zyubanova TI, Apenysheva MV, Kravets AV. Effect of *Pseudomonas* bacteria on peroxidase activity in wheat plants when infected with *Bipolaris sorokiniana*. *Russ J Plant Physiol*. 2018;65(5):366-375. doi: [10.1134/S1021443718040052](https://doi.org/10.1134/S1021443718040052)
17. Sukkasem P, Kurniawan A, Kao T-C, Chuang H-W. A multifaceted rhizobacterium *Bacillus licheniformis* functions as a fungal antagonist and a promoter of plant growth and abiotic stress tolerance. *Environmental and Experimental Botany*. 2018;155:541-551. doi: [10.1016/j.envexpbot.2018.08.005](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.005)
18. Abd El-Daim IA, Bejai S, Fridborg I, Meijer J. Identifying potential molecular factors involved in *Bacillus amyloliquefaciens* 5113 mediated abiotic stress tolerance in wheat. *Plant Biology*. 2018;20(2):271-279. doi: [10.1111/plb.12680](https://doi.org/10.1111/plb.12680)
19. Tereshchenko N, Akimova E, Minaeva O, Kravets A, Zyubanova T. Presowing with bacteria improved the productivity and resistance to fungal root pathogen in wheat and barley. In: *Grasses as Food and Feed*. Tadele Z, editor. London, United Kingdom: IntechOpen Publ.; 2018. pp. 153-167. doi: [10.5772/intechopen.80084](https://doi.org/10.5772/intechopen.80084)
20. Minaeva OM, Akimova EE, Tereshchenko NN, Kravets AV, Zyubanova TI, Apenysheva MV. Pseudomonads associated with soil lumbricides as promising agents in root rod biocontrol for spring grain crops. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2019;54(1):91-100. doi: [10.15389/agrobiology.2019.1.91rus](https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.1.91rus) In Russian, English Summary
21. Minaeva OM, Akimova EE. Effectiveness of applying bacteria *Pseudomonas* sp., strain B-6798, for anti-phytopathogenic protection of crops in Western Siberia. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;3(23):19-37.

22. Baslavskaya SS, Trubetskova OM. Praktikum po fiziologii rasteniy [Practical Works on Plant Physiology]. Moscow: Moscow State Univ. Publ.; 1964. 326 p. In Russian
23. Cooke BM. Disease assessment and yield loss. In: *The Epidemiology of Plant Diseases*. Cooke BM, Jone DG, Kaye B, editors. 2nd ed. Dorchester: Springer Publ.; 2006. pp. 43-80.
24. Chupakhina GN. Fiziologicheskie i biokhimicheskie metody analiza rasteniy: Praktikum [Physiological and biochemical methods of plant analysis: Workshop]. Kaliningrad: Kaliningrad Univ. Publ.; 2000. 59 p. In Russian
25. Chance B, Maehly AC. Assays of catalases and peroxidases. In: *Methods in Enzymology*. Colowick SP and Kaplan NO, editors. New York: Academic Press; 1955. Vol II. pp. 764-775.
26. Kovalev VM. Teoriya urozhaya [Harvesting theory]. 3rd ed. Moscow: Moscow Agricultural Academy Publ.; 2003. 332 p. In Russian
27. Acevedo E, Silva P, Silva H. Wheat growth and physiology. In: *Bread wheat Improvement and production*. Curtis BC, Rajaram S and Gomez Macpherson H, editors. Rome: FAO; 2002. pp. 39-70. Available at: <http://www.fao.org/3/Y4011E/y4011e00.htm#Contents> (access 15.01.2019).
28. Arraktham S, Tancho A, Niamsup P, Rattanawaree P. The potential of bacteria isolated from earthworm intestines, vermicompost and liquid vermicompost to produce indole-3-acetic acid (IAA). *J Agricultural Technology*. 2016;12(2):229-239.
29. Aarab S, Ollero FJ, Megías M, Laglaoui A, Bakkali M, Arakrak A. Isolation and screening of bacteria from rhizospheric soils of rice fields in Northwestern Morocco for different plant growth promotion (PGP) activities: An *in vitro* study. *Int J Curr Microbiol App Sci*. 2015;4(1):260-269.
30. Egamberdieva D, Berg G, Lindström K, Räsänen LA. Co-inoculation of *Pseudomonas* spp. with *Rhizobium* improves growth and symbiotic performance of fodder galega (*Galega orientalis* Lam.). *European J Soil Biology*. 2010;46:269-272.
31. Egamberdieva D, Davranov K, Wirth S, Hashem A, Abd-Allah EF. Impact of soil salinity on the plant-growth - promoting and biological control abilities of root associated bacteria. *Saudi J Biological Sciences*. 2017;24:1601-1608.
32. Nelson EB. Microbial dynamics and interactions in the spermosphere. *Annu Rev Phytopathol*. 2004;42:271-309. doi: [10.1146/annurev.phyto.42.121603.131041](https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.42.121603.131041)
33. Koshkin EI. Fiziologiya ustoychivosti sel'skokhozyaystvennykh kul'tur [Resistance physiology of agricultural crops]. Moscow: Drofa Publ.; 2010. 638 p. In Russian
34. Savich IM. Peroksidazy - stressovye belki rasteniy [Peroxidase are stress proteins of plants]. *Uspekhi sovremennoy biologii = Biology Bulletin Reviews*. 1989;107:406-417. In Russian

Received 29 December 2018; Revised 02 March 2019;

Accepted 12 March 2019; Published 21 March 2019

Author info:

Minaeva Oksana M, Senior Researcher, BIOCENTR, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of the Federal State Budgetary Institution of Science, Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnologies, Russian Academy of Sciences, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation; Assoc. Prof., Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation. E-mail: mom05@mail.ru

Akimova Elena E, Senior Researcher, BIOCENTR, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of the Federal State Budgetary Institution of Science, Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnologies, Russian Academy of Sciences, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation; Assoc. Prof., Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation. E-mail: akimovanel@mail.ru

Tereshchenko Natalia N, Chief Researcher, BIOCENTR, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of the Federal State Budgetary Institution of Science, Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnologies, Russian Academy of Sciences, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation; Professor, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation. E-mail: ternat@mail.ru

Zyubanova Tatyana I, Junior Researcher, BIOCENTR, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of the Federal State Budgetary Institution of Science, Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnologies, Russian Academy of Sciences, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation; Postgraduate Student, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: zyubanovat.i@gmail.com

For citation: Minaeva OM, Akimova EE, Tereshchenko NN, Zyubanova TI. Effect of bacterization with *Aeromonas media* GS4 and *Pseudomonas extremorientalis* PhS1 on wheat seedlings under different abiotic conditions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:128-141. doi: 10.17223/19988591/44/7

ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.55; 574.587
doi: 10.17223/19988591/45/8

А.В. Андрианова^{1,2}, Е.В. Дербинева², А.Н. Гадинов²,
Д.А. Криволицкий², И.И. Мельников²

¹ Институт вычислительного моделирования СО РАН, г. Красноярск, Россия
² Красноярский филиал «ВНИРО» («Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов»), г. Красноярск, Россия

Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение)

Представлены современные сведения о кормовой базе (зообентос) и ихтиофауне в р. Енисей (верхнее и среднее течение) и его притоках (рр. Кан, Агул, Кунгус, Мана, Абакан). Установлено, что в донной фауне преобладают литореофильные организмы, представленные личинками насекомых. Енисей характеризовался низкой биомассой в верховье (4,2 г/м²) и максимальной на участке от плотины Майнской ГЭС до г. Абакан (19,5 г/м²), где в массе развиваются амфиоды байкальского происхождения. В притоках Енисея распределение биомассы зависело от таксономической структуры донных сообществ. В рр. Мана и Кан биомасса составила 12,3 и 10,8 г/м² соответственно при доминировании ручейников. В рр. Абакан, Агул и Кунгус биомасса в среднем не превышала 8 г/м², основной вклад вносили веснянки. На основе количественных показателей зообентоса определена рыбопродуктивность водотоков, обозначены объекты искусственного воспроизводства и рассчитан предельно допустимый объем вселения молоди рыб. Приоритетными объектами искусственного воспроизводства признаны стерлядь, обыкновенный таймень, сиг, сибирский осетр, ленок, харцус сибирский. Наибольшей приемной емкостью обладает р. Енисей (на участке от плотины Красноярской ГЭС до р. Ангары), наименьшей – р. Агул и ее приток р. Кунгус. Рыбохозяйственный потенциал исследованных водотоков очень высок. Однако для восстановления популяций ценных для региона видов рыб недостаточно только искусственного воспроизводства. Необходим комплекс мер, включающий охрану водных биоресурсов и рациональную организацию промысла.

Ключевые слова: *Acipenser ruthenus*; *Thymallus arcticus*; *Brachymystax lenok*; *Coregonus lavaretus*; зообентос; ихтиофауна; искусственное воспроизводство.

Введение

Ограничение импорта водных биологических ресурсов должно стать положительным стимулом для рыбохозяйственных предприятий к тому, чтобы

усилить позиции отечественной продукции на внутреннем рынке. Бассейн Енисея издавна славился своими рыбными богатствами, а основу промысла составляли ценные породы – лососевые, сиговые и осетровые. Однако строительство Ангаро-Енисейского каскада ГЭС привело к коренному изменению гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов рек [1–3], что в свою очередь сыграло огромную роль в изменении структуры ихтиоценозов и существенно изменило ареалы рыб [4–6]. Зарегулирование Енисея привело к исчезновению и сокращению численности ценных видов осетровых, лососевых и сиговых рыб, которые являлись одними из основных промысловых объектов промышленного лова в 30–50-х гг. XX в. Помимо зарегулирования, водотоки бассейна Енисея испытывают многогранную антропогенную нагрузку. Загрязнение бытовыми и промышленными отходами, засорение нерестовых участков рек, техногенный морфогенез водоемов в результате разработки россыпных месторождений золота, а также интенсивный потребительский вылов, осуществляемый рыболовами-любителями и браконьерами, привели к сокращению запасов и снижению естественного воспроизводства ценных и особо ценных видов рыб [4].

Для сохранения и восстановления природных популяций ценных видов рыб необходимо повышать эффективность воспроизводства – как естественного, так и искусственного [7–9]. В Северной Америке существует множество рыбоводных программ для сохранения и увеличения численности ценных видов рыб в природных водоемах [10]. Например, в США ежегодно выпускается в водоемы заводская молодь более 100 видов рыб как для консервационных, так и рекреационных целей [11]. При правильной организации биотехнологического процесса и адекватном выборе видов рыб массовые выпуски молоди могут быть высокоэффективными, однако зачастую рыбоводные мероприятия оказываются неэффективными, негативно влияют на природные ихтиологические сообщества или приводят даже к разрушению экосистемы [12–14]. За рубежом, кроме мер, направленных на регулирование рыболовства и борьбу с браконьерством, предусмотрена разработка специальных планов по воссозданию естественных условий для рыб. Так, в США и Канаде основной метод сохранения редких и исчезающих видов осетрообразных – это сохранение и восстановление среды обитания, а не заводское воспроизводство [14].

Успешная реализация планов по аквакультуре невозможна без оценки рыбных запасов, их демографического состояния, условий обитания и емких сведений о кормовой базе. Развитие Сибири в новых социально-экономических условиях выдвигает требования более точных, современных и конкретных количественных сведений о биологических ресурсах.

Цель работы – выявить современный уровень развития ихтиофауны и кормовой базы рыб в бассейне Енисея, на основе чего оценить потенциальную рыбопродуктивность и предельно допустимые объемы вселения молоди рыб – объектов искусственного воспроизводства.

Материалы и методики исследования

Маршрутные биосъемки в р. Енисей и реках его бассейна (Абакан, Мана, Кан, Агул, Кунгус) проведены в августе–сентябре 2015 г. в период относительно максимальной биомассы зообентоса, который является основным компонентом кормовой базы рыб в исследуемых реках. В р. Енисей исследованы 3 участка: 1-й – от г. Кызыл до г. Шагонар, 2-й – от плотины Майнской ГЭС до г. Абакан, 3-й – от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангара. В притоках Енисея станции располагались на всем протяжении в зависимости от возможности доступа. Река Абакан в верховье труднодоступна, поэтому исследования вели лишь в среднем и нижнем течении. Таким образом, в Енисее намечено 5 станций в верхнем течении (Республики Тыва и Хакасия) и 10 станций в среднем течении; в притоках Енисея – от 4 (р. Кунгус) до 10 (р. Мана) станций.

При сборе и обработке ихтиологического и гидробиологического материала применяли общепринятые методики [15]. Пробы зообентоса отбирали в рипали водотоков круговым скребком Дулькейта с площадью захвата $1/9 \text{ м}^2$ и бентометром с площадью захвата $1/16 \text{ м}^2$. Беспозвоночных животных идентифицировали согласно определительным таблицам [16] и статьям по систематике отдельных групп и видов макробеспозвоночных [17, 18].

Отлов рыбы проводили набором ставных жаберных сетей с ячейей 18–90 мм, мальковым неводом длиной 15 м с ячейей 10 мм в крыльях, а также крючковыми снастями (спиннинг, удочка), в медиальной части рек с большими скоростями течения использовали ряжевые плавные сети с ячейей 30/120 и 32/120 мм. Облов приурочен к местам взятия гидробиологических проб. Всего проведено 54 контрольных облова ставными сетями и 30 контрольных обловов набором плавных сетей. Ихтиоценозы среднего течения Енисея (от Красноярской ГЭС до устья р. Ангара) и р. Кунгус охарактеризованы по материалам [4, 19]. В данном исследовании представлены результаты обработки 175 проб зообентоса и около 600 экз. рыб, отобранных на полный биологический анализ.

Оценка потенциальной рыбопродуктивности исследованных рек проведена на основе данных по уровню развития кормовой базы. Метод впервые предложен П.Л. Пирожниковым в 1932 г. и нашёл широкое применение в ряде нормативно-методических рыбохозяйственных документов, посвященных оценке ущерба, наносимого рыбным запасам в результате той или иной хозяйственной деятельности [20]. Потенциальную рыбопродуктивность, обеспеченную резервом продукции донных кормовых организмов, рассчитывали аналогично работе [20], при этом кормовой коэффициент k_2 для рыб Енисейского рыбохозяйственного района принимали равным 6. При расчете потенциальной продукции зообентоса P/V – коэффициент за сезон принимали равным 3 [21]. Общую биомассу кормовых организмов (зообентос) вычисляли с учетом площади водного объекта. Предельно допустимый объем

вселения молоди (личинок) объектов искусственного воспроизводства, который может быть выпущен в водный объект, определяли исходя из резерва продукции кормовых организмов, а также с учетом промыслового возврата (коэффициент пополнения промыслового запаса) и средней массы производителей рыб. Коэффициент промыслового возврата и массу производителей для осетра принимали равными 0,11% и 10 кг соответственно, для стерляди – 0,28% и 2,25 кг, тайменя – 0,7% и 6 кг, ленка – 0,7% и 0,95 кг, хариуса – 0,6% и 0,3 кг, сига – 1,8% и 1,6 кг.

Все полученные результаты обработаны статистически с использованием пакета программ Excel и StatSoft STATISTICA for Windows 6.0. Результаты анализа численности и биомассы зообентоса в реках представлены в виде средних арифметических с доверительными интервалами.

Описание района исследований

Основной водной артерией на территории Средней Сибири является р. Енисей, протекающая в центре России в меридиональном направлении на север, ее протяженность составляет 3 487 км, площадь водосбора – 2 580 тыс. км². По водному режиму Енисей принято делить на три участка: 1) Верхний Енисей – от г. Кызыл до устья р. Тубы; 2) Средний Енисей – до устья р. Ангары; 3) Нижний Енисей – до его устья. Исследованные нами рр. Абакан, Мана и Кан являются притоками Енисея первого порядка, при этом Абакан впадает с левого берега, а Мана и Кан – с правого; р. Агул принимает воды р. Кунгус и впадает в р. Кан. Согласно классификации рек Сибири [22] притоки Енисея относятся к большим рекам с длиной более 200 км, за исключением Кунгуса, попадающего в категорию средних рек протяженностью от 50 до 200 км (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Характеристики исследованных рек в бассейне Енисея [Characteristics of the investigated rivers in the Yenisey basin]

Реки [Rivers]	Длина, км [Length, km]	Площадь водосбора, км ² [Catchment area, km ²]	Ширина русла в устье, м [Channel width in the mouth, m]	Т°С воды* [T°С of water]	Содержание O ₂ в воде, мг/л* [Concentration of O ₂ in water, mg/l]
Абакан [Abakan River]	514	32 000	330	13,3–20,9	8,3–9,7
Мана [Mana River]	475	9 320	400	8,4–21,7	10,1–12,7
Кан [Kan River]	629	36 900	300	12,1–18,6	8,9–11,5
Агул [Agul River]	350	11 500	150	15,2–21,7	9,2–10,3
Кунгус [Kungus River]	174	3 600	88	17,4–22,5	9,5–10,5

Примечание. * Собственные данные на момент исследования.

[Note. *Our own data at the time of the study].

Водотоки берут начало на склонах Восточного Саяна, за исключением р. Абакан, верховья которой расположено на стыке Западного Саяна и Алтая. Верховья рек имеют горный характер с бурным течением до 2,5 м/с, каменистым дном, незначительным количеством плесов и ям, небольшой ширины, со средней глубиной до 1,5 м. В нижнем течении облик рек закономерно меняется, приобретая предгорные и равнинные черты: снижаются скорости течения (менее 1,0 м/с), увеличиваются ширина и глубина русла, каменистые грунты сменяются на галечно-песчаные, появляются илистые отложения в заводях со спокойным течением. Лишь в р. Мана, несмотря на расширение долины в низовье, сохраняется быстрое течение.

Результаты исследования и обсуждение

Зообентос. В водных экосистемах зообентос – важнейшая составляющая кормовой базы бентосоядных рыб, а по уровню его развития можно судить о потенциальной рыбопродуктивности водоемов, зависящей от количества доступного корма для рыб-бентофагов [23]. В р. Енисей и его притоках донные беспозвоночные животные играют основную роль в создании рыбопродукции. Количество бентоса варьирует на разных участках рек и определяется величиной площадей, занимаемых тем или иным биотопом, типом грунта дна, скоростью течения, уровнем развития растительности и другими факторами. В донной фауне исследованных водотоков преобладают литореофильные организмы, заселяющие каменистые грунты на большом течении. В зообентосе обнаружен 231 вид и таксон более высокого ранга макробеспозвоночных, широко распространенных в Палеарктике и Голарктике. Наибольшее количество видов (99) отмечено среди двукрылых насекомых, из них 82 относятся к семейству Chironomidae. Кроме того, выявлен богатый видовой состав личинок ручейников, поденок и веснянок – 41, 37 и 12 таксонов соответственно. Видовой состав олигохет включает 11 видов, амфипод – 6, остальные группы беспозвоночных (брюхоногие и двустворчатые моллюски, планарии, пиявки, стрекозы, вислокрылки, водяные клещи, жуки и клопы) представлены 1–5 таксонами.

В р. Енисей количество таксонов бентонтов увеличивалось от верховья к низовью: на участке 1 выявлено 48 видов и таксонов более высокого ранга, на участке 2 – 53, на участке 3 – 69. При этом уменьшалось количество таксонов поденок, ручейников и веснянок (с 11–13 до 1–2), но увеличивалось число олигохет (с 1 до 9) и особенно хирономид (с 13 до 38). Известно, что лотическим системам свойственна гетерогенность видовой структуры сообществ по продольному профилю реки [24–26]. Увеличение видового богатства донных сообществ при удалении от истоков отмечено для рек различных регионов и связано с ростом содержания органических веществ, гетерогенностью биотопов и дрифтом гидробионтов [27, 28].

На участке 1 (от г. Кызыл до г. Шагонар) ядро донных сообществ представляли литореофильные виды поденок (доминировали *Epeorus* gr. *pellucidus*, *Ephemera sachalinensis* Matsumura, 1911), ручейников (*Ceratopsyche nevae* (Kolenati, 1858), *Apatania zonella* (Zetterstedt, 1840)) и хирономид (*Rheotanytarsus* sp.). Они вносили по 38, 25 и 20% общей численности соответственно; биомассу обуславливали поденки (50%) и ручейники (31%) (рис. 1).

На участке 2 (от плотины Майнской ГЭС до г. Абакан) определяющим фактором для формирования структуры зообентоса является обилие фитоценозов. В прибрежной зоне русла реки зарастаемость достигала 60%, а в мелководных протоках со слабым течением - до 90%. В донной фауне среди растений абсолютными доминантами (70% численности) являлись амфиподы байкальского происхождения – *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), единично встречался *Philolimnogammarus viridis* (Dybowsky, 1874). В других биоценозах первостепенное значение имели олигохеты и хирономиды. На галечных грунтах среди олигохет в массе развивались *Lumbriculus variegatus* (O.F. Müller, 1773) и *Stylodrilus heringianus* Claparede, 1862; в группе хирономид на лидирующие позиции вышли представители родов *Cricotopus* и *Orthocladius*, а также *Diamesa baicalensis* Tshernovskij, 1949, *Pagastia orientalis* (Tshernovskiy, 1949). С увеличением заиленности грунта преимущество получили олигохеты *Tubifex tubifex* O.F. Müller, 1773 и хирономиды *Tanytarsus pallidicornis* (Walker, 1856), *Microtendipes* gr. *pedellus*.

На участке 3 по сравнению с верховьем Енисея в зообентосе существенно возросла доля хирономид (см. рис. 1). Они обуславливали 58% общей численности и 37% биомассы, амфиподы добавляли 35 и 47% соответственно. При высоких скоростях течения доминировали *Micropsectra* gr. *praecox* и *P. orientalis*. На слабозаиленной гальке лидирующие позиции занимали ортокладиины: *Pseudodiamesa* gr. *nivosa* и представители родов *Cricotopus* и *Orthocladius*. Слабое течение и заиливание давали преимущество для обитания представителей подсемейства Chironominae: *Stictochironomus* sp., *Sergentia* gr. *longiventris*, *Polypedilum* gr. *nubeculosum*, *Chironomus* sp. и др. Видовой состав амфипод Среднего Енисея расширился за счет байкальских эндемиков: *Ph. cyaneus* (Dybowsky, 1874), *Pallasea cancelloides* (Gerstfeldt, 1858), *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858). Преобладает, как и выше по течению, *G. fasciatus*.

Количественное распределение донной фауны в Енисее (рис. 2) характеризовалось низкими показателями в верховье (612 экз./м² и 4,2 г/м²) и высокими на участке 2 (5,5 тыс. экз./м² и 19,5 г/м²). При этом увеличение плотности на участке 2 наблюдалось в фитофильных сообществах (18,0 ± 6,6 тыс. экз./м² и 38,4 ± 13,3 г/м²) за счет обилия молоди амфипод; в остальных биоценозах численность составила 2,1 ± 0,4 тыс. экз./м², биомасса – 14,3 ± 2,4 г/м². В среднем течении Енисея (участок 3) количественные показатели донных сообществ (2,8 тыс. экз./м² и 10,5 г/м²) вполне согласуются с результатами более ранних исследований, проведенных нами в начале 2000-х гг. [1, 2, 29].

На том же участке в аналогичный период вегетационного сезона (август–сентябрь) численность составила 3,5 тыс. экз./м², биомасса – 10,8 г/м².

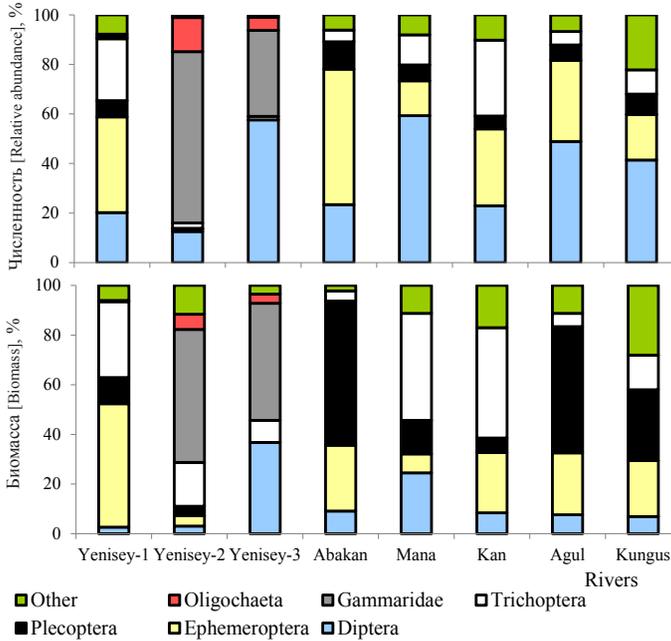


Рис. 1. Структурная организация зообентоса в р. Енисей и водотоках его бассейна (верхнее и среднее течение)

[Fig. 1. Structural organization of zoobenthos in the Yenisey River and the watercourses of its basin (upstream and midstream). On the Y-axis - Relative abundance and biomass of zoobenthos, %; on the X-axis - Investigated rivers]

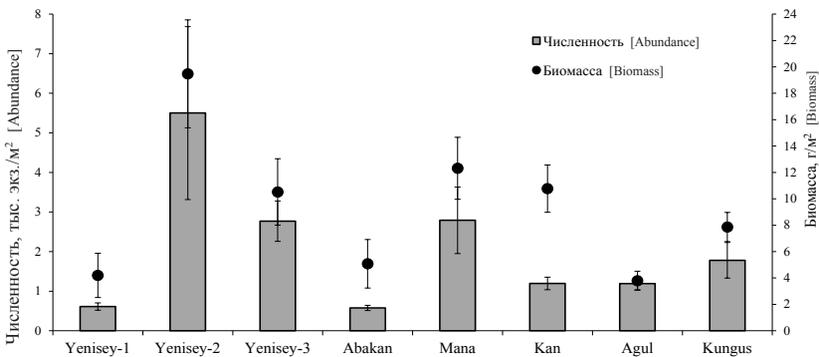


Рис. 2. Численность и биомасса зообентоса в р. Енисей и водотоках его бассейна (верхнее и среднее течение). Планки погрешностей представлены в виде доверительных интервалов

[Fig. 2. Abundance and biomass of zoobenthos in the Yenisey River and the watercourses of its basin (upstream and midstream). Error bars are presented as confidence intervals. On the Y-axis - Abundance (thousand ind./m²) and biomass (g/m²) of zoobenthos; on the X-axis - Investigated rivers]

В притоках видовой состав бентонтов оказался богаче, чем в Енисее. Наибольшее число таксонов выявлено в р. Мана (110), наименьшее – в р. Абакан (70); в рр. Кан, Агул и Кунгус – 103, 98 и 81 таксон соответственно. Зообентос рек представлен личинками хирономид и поденок, которые в совокупности определяли от 54 (р. Кан) до 82% (р. Агул) общей численности (см. рис. 1). В р. Кан 30% численности дополняли ручейники. Вклад хирономид и поденок в общую биомассу в среднем составил 33%, на лидирующие позиции в рр. Абакан и Агул вышли веснянки (более 50%), а в рр. Мана и Кан – ручейники (более 40%).

В р. Абакан лидерами являлись поденки *E. sachalinensis*, *Rhithrogena* gr. *lepnevae* и *Epeorus* gr. *pellucidus*. В группе хирономид явных доминантов не отмечено, лишь в верховье исследованного участка в приоритете были *Micropsectra curvicornis* Tshernovskij, 1949 и *Stictochironomus* sp. Основу биомассы вносят веснянки *Pteronarcus reticulata* (Burmeister, 1839).

В р. Мана на верхнем участке преобладали поденки (*Ephemerella mucronata* (Bengtsson, 1909), *E. sachalinensis*, *E. aurivillii* Bengtsson, 1908, *Rh.* gr. *lepnevae*); биомассу составляли преимущественно ручейники (*Dicosmoecus palatus* McLachlan, 1872, *Rhyacophila* gr. *hyporhyacophila*, *Stenopsyche marmorata* Navas, 1920, *Neophylax relictus* (Martynov, 1935) и веснянки *P. reticulata*. В нижнем районе реки в зообентосе преобладали личинки хирономид, среди которых количественно доминировали *M. gr. pedellus*.

В верховье р. Кан преобладали поденки *Ephemerella lenoki* Tshernova, 1952, *Rh.* gr. *lepnevae* и хирономиды *M. gr. pedellus*. Эпизодически отмечалось массовое развитие ручейников *Glossosoma* sp. и *C. nevae*. Биомассу чаще всего формировали крупные ручейники *S. marmorata*. В среднем и нижнем течении явное преимущество в развитии зафиксировано для поденок *E. sachalinensis*. Эпизодически лидирующие позиции занимали ручейники (*Sericostoma* sp., *C. nevae*, *Setodes* sp.) и поденки *Rh.* gr. *lepnevae*. Высокую биомассу обуславливали *E. sachalinensis* и *S. marmorata*.

В р. Агул повсеместно ядро доминирующего комплекса представляли поденки *E. gr. pellucidus* и *Rh.* gr. *lepnevae*. Они же составляли основу общей биомассы зообентоса, за исключением мест пребывания крупных веснянок *P. reticulata*. На заиленных песчано-галечных грунтах при снижении скорости течения развивались представители пелофильного хирономидного комплекса (*M. gr. pedellus*, *Stictochironomus* sp., *Polypedilum scalaenum* (Schrank, 1803), *Chironomus* sp., несколько видов танитарзин) и поденки *E. sachalinensis*.

Приток Агула – р. Кунгус – характеризовался доминированием хирономид *M. gr. pedellus* и поденок *E. sachalinensis*, эпизодически приоритет переходил к ручейникам *Psychomyia* sp. и поденкам *Cloeon* sp. Основную биомассу приносили крупные веснянки (*P. reticulata*), поденки (*E. sachalinensis*) и немногочисленные стрекозы *Ophiogomphus obscurus* Bartenev, 1930.

Количественное распределение донной фауны в притоках Енисея носило неоднородный характер (см. рис. 2). Наименьшая численность (577 экз./м²)

зафиксирована в р. Абакан, относящейся к бассейну Верхнего Енисея. Максимальная численность (2,8 тыс. экз./м²) характерна для р. Мана, впадающей в Енисей выше г. Красноярска (бассейн Среднего Енисея). В р. Кан, впадающей в Енисей ниже г. Красноярска, численность бентоса сопоставима с его притоками Агул и Кунгус (1,2–1,9 тыс. экз./м²). Распределение биомассы в притоках Енисея зависело от таксономической структуры донных сообществ. Максимальные значения (10,1 и 12,3 г/м²) выявлены в рр. Мана и Кан и связаны с доминированием ручейников (см. рис. 1, 2). В рр. Абакан, Агул и Кунгус общая биомасса бентоса ниже (5,1, 3,8 и 7,9 г/м² соответственно), при этом основу составляют веснянки.

Ихтиофауна. В р. Енисей состав ихтиоценозов расширялся от верховья к низовью. Адаптивный (экологический) характер распределения видов и популяций рыб присущ, по сути дела, всем водоемам Сибири: в реках и озерах, расположенных на сравнительно больших высотах над уровнем моря, ихтиоценозы по числу входящих в них видов рыб бедны, а численность рыб низкая. Ограничивающую роль в формировании видового разнообразия ихтиоценозов играют небольшие размеры и модули стока рек, их высокие скорости течения и значительные уклоны, подвижность донного субстрата, отсутствие пойменной системы, короткий период открытой воды и ее низкие температуры, слабо развитая кормовая база рыб [30].

Согласно собственным и литературным данным [2, 31, 32] на участке 1 обитает 22 вида рыб и рыбообразных, на участке 2 – 25, на участке 3 – 31 вид. В контрольных уловах доминировали хариус сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) (далее хариус), елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) и окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (рис. 3), составляя в совокупности до 87% численности всех рыб. Доля хариуса и ельца в Енисее увеличивалась от верхья к низовью исследованного участка, а доля окуня, напротив, снизилась. В группу «прочие» вошли: на участке 1 – лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и язь *L. idus* (Linnaeus, 1758); на участке 2 – лещ, голец сибирский *Barbatula toni* (Dybowski, 1869), подкаменщик сибирский *Cottus sibiricus* (Kessler, 1899), пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), каменная широколобка *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874), тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814); на участке 3 – лещ, язь, ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), сиг *C. lavaretus* (Linnaeus, 1758), пелядь *C. peled* (Gmelin, 1788).

Зарегулирование Енисея и создание Красноярского водохранилища, повлекшие нарушение гидрологического режима, в корне изменило реку, создав при этом новые условия обитания для водных организмов. До зарегулирования Енисея ихтиоценоз на участке реки от г. Красноярска до устья Ангары характеризовался как ельцово-стерляжий, в настоящее время – хариусово-ельцовый; сиг – второй по численности и биомассе вид после хариуса среди лососевидных рыб. Доминирование хариуса в уловах связано с увеличением продукции зообентоса. Кроме того, структурная перестройка ихтиоценоза во многом связана со скатом рыб из Красноярского водохранилища.

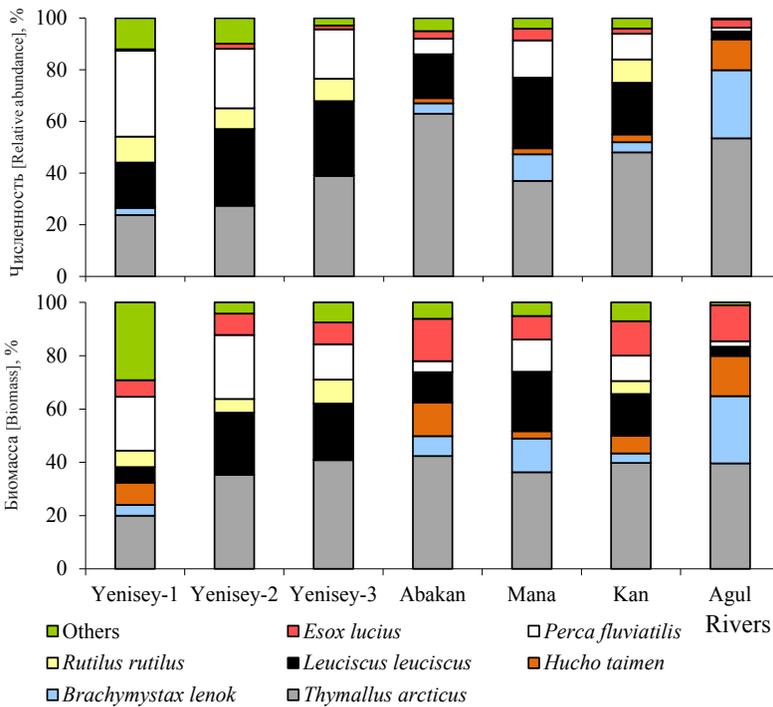


Рис. 3. Относительные численность и биомасса рыб в контрольных уловах в р. Енисей (верхнее и среднее течение) и его притоках
 [Fig. 3. Relative abundance and biomass of fish in control catches in the Yenisey River (upstream and midstream) and its tributaries. On the Y-axis - Relative abundance and biomass of fish, %; on the X-axis - Investigated rivers]

Так, большая часть окуня и плотвы в приплотинной зоне Енисея имеет «водохранилищное» происхождение. За счет ската рыб из верхнего бьефа водохранилища, а также случайной интродукции ихтиофауна пополнилась форелью, пелядью, карпом, лещом и другими видами, из которых только лещ успешно натурализовался в реке [2]. В то же время зарегулирование стока оказало негативное воздействие на популяции осетровых, лососевых, сиговых и других ценных видов рыб, существенно нарушив их ареалы. Численность осетра *Acipenser baerii* (Brandt, 1869) и стерляди *A. ruthenus* (Linnaeus, 1758) в Енисее значительно сократилась, и они теперь встречаются в основном ниже устья Ангары [5]. Валек и нельма практически исчезли из состава ихтиофауны Енисея изучаемого участка реки. Тепловое загрязнение Енисея в результате функционирования ГЭС приводит к преждевременной инкубации икры сиговых рыб и как следствие – к неизбежной гибели личинки из-за отсутствия зоопланктона – пищи личинки [6].

В притоках Енисея по материалам открытой печати [19, 33] и собственным наблюдениям ихтиофауна представлена рыбами из 11 семейств

и 1 видом рыбообразных. В рр. Абакан, Мана и Кан зафиксировано 19, 21 и 24 видов рыб соответственно; в рр. Агул и Кунгус – 18. Исследованные нами притоки Енисея по составу ихтиофауны относятся к лососевому типу: хариус, таймень *Hucho taimen* (Pallas, 1773) и ленок *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) в совокупности составляли в среднем от 55 до 92% численности рыб в контрольных уловах (см. рис. 3).

Состав ихтиофауны в реках традиционно варьировал в пространственном аспекте в зависимости от ландшафтных и гидрологических условий. Ихтиоценоз р. Абакан в горных ландшафтах верхнего и среднего течения относится к лососевому типу, а в равнинных условиях нижнего течения – к смешанному типу с увеличением численности карповых, окуневых видов рыб и щуки. Наибольшее видовое разнообразие рыб наблюдается в нижнем течении реки. В горных районах р. Мана встречаются только хариус и голец; ниже по течению к ним добавляются ленок, таймень, налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758), подкаменщик *C. sibiricus* (Kessler, 1899); на участке реки с развитой поймой появляются голяны – речной *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) и озерный *Ph. percnurus* (Pallas, 1814), щука *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), окунь, елец, пескарь, речной сиг; еще ниже – ерш, шиповка *Cobitis melanoleuca* (Nichols, 1925), плотва, язь, карась; в устье иногда встречаются стерлядь, тугун, минога *Lethenteron kessleri* (Anikin, 1905).

Верхнее течение р. Кан проходит через горный ландшафт и вместе с притоками является местом нагула и нереста ленка, тайменя и хариуса. Однако в наших уловах лососеобразные появились лишь ниже устья р. Агул. На территории Канской лесостепи (среднее течение) течение ослабевает, появляется заиленность, и уловы представлены ельцом, щукой, окунем, хариусом. На расстоянии 92 км от устья р. Кан зарегулирована плотиной Красноярской ГРЭС-2, которая не имеет рыбопропускных сооружений, поэтому популяции рыб нижнего бьефа изолированы от верхнего. Зона подпора характеризуется спокойным гидрологическим режимом, и ихтиофауна здесь представлена сообществами жилых речных и озёрно-речных видов (хариус, щука, плотва, елец, окунь, карась и др.), а также единично встречающимися рыбами, использующими данный участок реки для нереста и зимовки (шиповка), и вид-акклиматизант (лещ), успешно натурализовавшийся в новых условиях; из объектов рыбоводства встречаются карп, радужная форель и канальный сомик. Нижний участок Кана имеет горный характер и труднодоступен; здесь отмечены максимальные сетные уловы хариуса, ленка, тайменя, сига.

Уровень современных рыбных запасов исследованных рек Мана, Агул и Кунгус напрямую связан с деятельностью человека в XX столетии, когда большой урон ихтиофауне нанесен молевым сплавом. Так, популяция стерляди, которая исторически обитала в р. Мана, практически исчезла. Осуществление промышленной добычи рыбы в 1950–1980 гг. в рр. Агул и Мана еще более ухудшило состояние ихтиоценозов. Промысел не ограничивался

периодами вылова и велся в «критические» для рыбы периоды – во время нерестовых миграций и ската на зимовку. В настоящее время в бассейне р. Агул исчезли сиг и тугун, что связано с последствиями лесосплава и экологией сиговых рыб (осеннее-зимний нерест) [19]. Близость изучаемых рек к промышленным центрам (гг. Красноярск, Канск, Зеленогорск, Бородино) увеличивает пресс рыболовов-любителей и браконьеров. При этом ежегодно сокращается численность тайменя, ленка, хариуса [7].

В сложившихся условиях восстановление численности ценных для региона видов рыб возможно только при комплексе мероприятий, в котором искусственное воспроизводство играет немаловажную роль. Выделение объектов искусственного воспроизводства происходит согласно ряду критериев, учитывающих рыбохозяйственную и природную ценность вида, состояние и естественное воспроизводство запасов, ущерб от хозяйственной деятельности и др. В Енисейском рыбохозяйственном районе, согласно результатам наших исследований, приоритетные группы объектов искусственного воспроизводства по мере убывания представлены следующим образом: 1) стерлядь, обыкновенный таймень, сиг, сибирский осетр; 2) ленок; 3) хариус сибирский.

Приёмная ёмкость водотоков. Основой рыбопродуктивности водных объектов является уровень развития в них кормовых ресурсов. Известно, что сообщество зоопланктона не играет существенной роли в формировании кормовой базы рыб исследованных водотоков [4, 5, 19]. Поскольку облигатных планктофагов в составе ихтиофауны исследованных рек нет, и основную ее часть составляют бентофаги, то потенциальную рыбопродуктивность рассчитывали, исходя из резерва продукции зообентоса.

Наименьшей потенциальной рыбопродуктивностью (менее 20 кг/га) характеризовались рр. Енисей (участок от г. Кызыл до г. Шагонар), Абакан, Агул (табл. 2). В Енисее от Майнской ГЭС до г. Абакан рыбопродуктивность достигала максимума (96 кг/га). Обилие зообентоса на данном участке определяется высокой степенью зарастания мелководной зоны макрофитами, где в массе обитают амфиподы. Известно, что в зарослях макрофитов кормовые объекты, особенно амфиподы, труднодоступны для массового потребления взрослыми рыбами [34]. Поэтому при расчете рыбопродуктивности на данном участке Енисея биомасса зообентоса в фитофильных сообществах не учитывалась.

Расчетные величины потенциальной рыбопродуктивности превышают ихтиомассу основных бентофагов (ленок, хариус), полученную исходя из контрольных уловов (см. табл. 2), поскольку факторы гибели, как естественной, так и промысловой, методически не учитываются.

Основываясь на потенциальной рыбопродуктивности водного объекта, а также на численности и биомассе рыб, общий предельно допустимый объем вселения подращенной молоди для целей искусственного воспроизводства может достигать 139,28 млн шт. (табл. 3). Первое место по объемам вселе-

ния занимает молодь лососевых рыб (таймень, ленок, хариус) – 135,82 млн шт. Наибольшей приемной емкостью обладает р. Енисей (на участке от плотины Красноярской ГЭС до р. Ангары), наименьшей – р. Агул и ее приток р. Кунгус.

Таблица 2 [Table 2]

**Потенциальная рыбопродуктивность бассейна р. Енисей
(верхнее и среднее течение)
[Potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream)]**

Водный объект [Waterbody]	Биомасса зообентоса, г/м ² [Zoobenthos biomass, g/m ²]	Продукция зообентоса, г/м ² [Zoobenthos products, g/m ²]	Площадь участка, га [Water surface area, ha]	Продукция зообентоса, т [Zoobenthos products, t]	Потенциальная рыбопродуктивность, кг/га [Potential fish productivity, kg/ha]	Ихтиомасса бентофагов*, кг/га [Ichthyomass of benthophages, kg/ha]
р. Енисей (от г. Кызыл до г. Шагонар) [Yenisey River (from Kyzyl city to Shagonar city)]	4,20±1,68	12,6±5,03	7 963	1 003	10,5	2,3
р. Енисей (от Майнской ГЭС до г. Абакан) [Yenisey River (from the Mainskaya HPS to Abakan city)]	14,3±2,38**	42,9±7,14**	3 082	1 322**	35,8	17,2
р. Енисей (от Красноярской ГЭС до устья р. Ангара) [Yenisey River (from the Krasnoyarsk HPS to the mouth of the Angara River)]	10,5±2,51	31,6±7,54	24 440	7 699	26,3	18,8
р. Абакан [Abakan River]	5,08±1,84	15,2±5,51	9 438	1 438	12,7	8,6
р. Мана [Mana River]	12,3±2,35	37,0±7,03	3 542	1 307	30,8	4,5
р. Кан [Kan River]	10,8±1,80	32,3±5,38	10 707	3 469	27,0	6,9
р. Агул [Agul river]	3,76±0,72	11,3±2,17	4 427	503	9,5	4,5
р. Кунгус [Kungus River]	7,86±1,11	23,6±3,33	870	205	19,6	4,5

Примечание. * – ихтиомасса основных бентофагов (ленок, хариус) согласно контрольным уловам; ** – без учета фитофильного зообентоса.

[Note. * ichthyomass of major benthophages (lenok, grayling) according to control catches; ** without regard to phytophilic zoobenthos].

Таблица 3 [Table 3]

Предельно допустимые объемы (млн шт.) вселения объектов искусственного воспроизводства в бассейн р. Енисей (верхнее и среднее течение)
[The maximum permissible volumes (million pieces) of installation of artificial reproduction objects in the Yenisey basin (upstream and midstream)]

Водный объект [Waterbody]	Объекты искусственного воспроизводства [Artificial reproduction objects]						Итого [Total]
	Осетр [Sturgeon]	Стерлядь [Sterlet]	Хариус [Grayling]	Ленок [Lenok]	Сиг [Whitefish]	Таймень [Taimen]	
р. Енисей (от г. Кызыл до г. Шагонар) [Yenisey River (from Kyzyl city to Shagonar city)]	–	0,13	8,36	0,16	–	0,12	8,77
р. Енисей (от Майнской ГЭС до г. Абакан) [Yenisey River (from the Mainskaya HPS to Abakan city)]	–	0,17	11,02	0,21	–	0,12	11,52
р. Енисей (от Красноярской ГЭС до устья р. Ангары) [Yenisey River (from the Krasnoyarsk HPS to the mouth of the Angara River)]	0,44	1,78	49,01	0,96	0,56	0,12	52,87
р. Абакан [Abakan River]	–	0,19	19,98	0,23	–	0,12	20,52
р. Мана [Mana River]	–	0,17	10,47	0,20	–	0,07	10,91
р. Кан [Kan River]	–	–	26,45	0,40	0,02	0,11	26,98
р. Агул [Agul River]	–	–	5,24	0,08	–	0,11	5,43
р. Кунгус [Kungus River]	–	–	2,14	0,03	–	0,11	2,28
Итого [Total]	0,44	2,44	132,67	2,27	0,58	0,88	139,28

Полученные значения допустимых объемов вселения молоди исследованных водотоков дают представление о том, что рыбохозяйственный потенциал исследованных нами водотоков очень высок. Однако осуществляемых на сегодняшний день объемов вселения явно недостаточно для обеспечения высокой и устойчивой рыбопродуктивности водоемов. В Енисейском рыбохозяйственном районе за период 2012–2016 гг. в общей сложности выпущено около 29 млн шт. молоди, ежегодно выпускается в среднем 5,8 млн шт. молоди рыб. Лидирующие позиции по выпуску искусственно выращенной молоди занимают осетровые (осетр, стерлядь) и хариус [35]. При этом ущерб водным объектам от разноплановой антропогенной нагрузки существенно превышает уровень проводимых компенсационных мероприятий, которые ограничиваются, в свою очередь, мощностью рыбоводных заводов в регионе. Восстановление искусственным воспроизводством популяций ценных для региона рыб в полном объеме не решает возникшую проблему. Как показывает мировой опыт [36–38], необходимо разработать целый комплекс мер, включающий охрану водных биоресурсов, рациональную организацию промысла (любительского рыболовства) и т.д. Также, важно учитывать воз-

можные негативные последствия от вселения искусственно выращенной рыбы при взаимодействии с аборигенной ихтиофауной в естественных условиях [39, 40].

Заключение

В р. Енисей и его притоках организмы зообентоса являются основой кормовой базы рыб. В донной фауне преобладали литореофильные беспозвоночные, в частности – личинки насекомых. Макрозообентос р. Енисей характеризовался низкой биомассой ($4,2 \text{ г/м}^2$) в верховье и максимальной на участке от плотины Майнской ГЭС до г. Абакан ($19,5 \text{ г/м}^2$), где в массе развиваются амфиподы байкальского происхождения. Распределение биомассы в притоках Енисея зависело от таксономической структуры донных сообществ. Высокие значения бентоса выявлены в рр. Мана и Кан ($12,3$ и $10,8 \text{ г/м}^2$ соответственно) при доминировании ручейников. В рр. Абакан, Агул и Кунгус биомасса в среднем не превышала 8 г/м^2 , основной вклад составляли веснянки. В ихтиоценозах Енисея на исследованных участках доминировали хариус, елец и окунь. Притоки Енисея относятся к лососеобразному типу, где основу ихтиофауны составляли хариус, таймень и ленок. Выявлено, что рыбохозяйственный потенциал бассейна Енисея высок. Общий предельно допустимый объем вселения подрощенной молоди (преимущественно таймень, ленок, хариус) для целей искусственного воспроизводства может достигать 140 млн шт. Наибольшей приемной емкостью обладает р. Енисей (на участке от плотины Красноярской ГЭС до р. Ангары), наименьшей – р. Агул и ее приток р. Кунгус.

Авторы благодарят с.н.с., д-ра биол. наук В.А. Заделенова (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов, г. Красноярск, Россия) за рекомендации при подготовке рукописи.

Литература

1. Gladyshev M.I., Moskvicheva A.V. Baikal invaders have become dominant in the Upper Yenisei benthofauna // Doklady Biological Sciences. 2002. Т. 383, № 1–6. С. 138–140.
2. Андрианова А.В. Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 74–88.
3. Пономарева Ю.А., Постникова П.В. Временная динамика структурных и функциональных характеристик Енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 38. С. 167–182.
4. Гадинов А.Н., Долгих П.М. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // Вестник КрасГАУ. 2008. № 3. С. 169–174.

5. Заделенов В.А. Современное состояние популяций осетровых рыб (Acipenseridae) и их кормовой базы в бассейне Енисея // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7, вып. 3. С. 287–291.
6. Белов М.А., Заделенов В.А. Состояние нерестовой части популяции нельмы *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) в реке Енисей // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 368. С. 177–179.
7. Шадрин Е.Н., Иванова Е.В. Искусственное воспроизводство хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в условиях временного рыбоводного комплекса, установленных на реках Енисей и Мана // Рыбное хозяйство. 2012. № 5. С. 83–88.
8. Uiblein F., Jagsch A., Honsig-Erlenburg W., Weiss S. Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters // Journal of Fish Biology. 2001. Vol. 59. PP. 223–247.
9. Cowx I.G. Characterisation of inland fisheries in Europe // Fisheries Management and Ecology. 2015. Vol. 22. PP. 78–87.
10. Тренклер И.В. Рыбоводные программы для повышения запасов ценных видов рыб в Северной Америке. 2. Атлантическое побережье. Лососевидные рыбы // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2018. № 2. С. 60–75.
11. Lapointe N.W.R., Fuller P.L., Mathew N., Murphy B.R., Angermeier P.L. Pathways of fish invasions in the Mid-Atlantic region of the United States // Management of Biological Invasions. 2016. Vol. 7, Iss. 3. PP. 221–233.
12. Lichatowich J., Mobrand L., Lestelle L. Depletion and extinction of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.): A different perspective // ICES Journal of Marine Science. 1999. Vol. 56, Is. 4. PP. 467–472.
13. Christie M.R., Marine M.L., French R.A., Waples R.S., Blouin M.S. Effective size of a wild salmonid population is greatly reduced by hatchery supplementation // Heredity. 2012. № 109. PP. 254–260.
14. Тренклер И.В. «Консервационная аквакультура» США и Канады. 1. Редкие и исчезающие виды осетрообразных // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2016. № 11. С. 58–70.
15. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М. : Наука, 1975. 240 с.
16. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолыхина. СПб. : ЗИН, 1994. Т. 1. 399 с.; 1995. Т. 2. 627 с.; 1997. Т. 3. 439 с.; 1999. Т. 4. 998 с.; 2001. Т. 5. 836 с.; 2004. Т. 6. 528 с.
17. Brundin L. Zur Systematik der Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae) // Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. 1982. Bd. 37. S. 5–185.
18. Cranston P.S. A key to larvae of the british // Freshwater biological association scientific publications. 1982. № 45. PP. 1–152.
19. Заделенов В.А., Шадрин Е.Н., Щур Л.А. Современное состояние водных биологических ресурсов водотоков Ирбейского района (рр. Агул, Кунгус) // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Красноярск : КНИИГиМС, 2004. Вып. 6. С. 48–57.
20. Шашуловский В.А., Мосияш С.С. Методический подход к определению совокупного допустимого улова рыб малых водоёмов // Труды ВНИРО. 2014. Т. 151. С. 136–140.
21. Гресе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. М. : Пищепромиздат, 1957. Т. 41. 236 с.
22. Корытный Л.М. Бассейновая концепция в природопользовании. Иркутск : Ин-т географии СО РАН, 2001. 163 с.
23. Khrennikov V., Baryshev I., Shustov Y., Pavlov V., Ilmast N. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia) // Ecohydrology & Hydrobiology. 2007. Vol. 7, № 1. PP. 71–77.

24. Webster J.R. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve // *J. North Am. Benthol. Soc.* 2007. № 26. PP. 375–389.
25. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // *Водные ресурсы.* 2014. Т. 41, № 5. С. 530–540.
26. Masikini R., Kaaya L.T., Chicharo L. Evaluation of ecohydrological variables in relation to spatial 4 and temporal variability of macroinvertebrate assemblages along the Zigi River – Tanzania // *Ecohydrology & Hydrobiology.* 2018. Vol. 18, № 2. PP. 130–141.
27. Clarke A., MacNally R., Bond N., Lake P.S. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review // *Freshwater Biology.* 2008. Vol. 53. PP. 1707–1721.
28. Яныгина Л.В. Макрозообентос как показатель экологического состояния горных водотоков // *Экология.* 2017. № 2. С. 141–146.
29. Andrianova A., Shaparev N., Yakubailik O. Geoinformation support and web technologies for problems of hydrobiological monitoring of Yenisei river // *MATEC Web of Conferences.* 2016. Vol. 79. Article 01056. doi: [10.1051/mateconf/20167901056](https://doi.org/10.1051/mateconf/20167901056)
30. Попов П.А. О характере распределения рыб на территории горного Алтая // *Вестник Томского государственного университета. Биология.* 2013. № 2 (22). С. 141–149.
31. Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // *Изв. ВНИОРХ. М. : Пищепромиздат, 1958. Т. 44. С. 97–178.*
32. Вышегородцев А.А., Заделенов В.А. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск : Сиб. федер. ун-т, 2013. 303 с.
33. Запекина-Дулькейт Ю.И., Дулькейт Ю.И. Рыбы бассейна р. Маны // *Вопросы изучения гидрофауны водоемов верхнего Енисея. Красноярск: Кр. книж. изд-во, 1972. Вып. IX. С. 106–179.*
34. MacNeil C., Platvoet D., Dick J.T.A., Fielding N., Constable A., Hall N., Aldridge D., Renals T., Diamond M. The Ponto–Caspian “killer shrimp”, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), invades the British Isles // *Aquat. Invasions.* 2010. Vol. 5, № 4. PP. 441–445.
35. Дербинева (Иванова) Е.В. Искусственное воспроизводство рыб в Енисейском рыбохозяйственном районе // *Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление: сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 85-летию Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (3–6 октября 2017 г.). Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. С. 395–397.*
36. Molony B.W., Lenanton R., Jackson G., Norriss J. Stock enhancement as a fisheries management tool // *Reviews in Fish Biology and Fisheries.* 2003. Vol. 13. PP. 409–432.
37. Bell J.D., Bartley D.M., Lorenzen K., Loneragan N.R. Restocking and stock enhancement of coastal fisheries: Potential, problems and progress // *Fisheries Research.* 2006. Vol. 80. PP. 1–8.
38. Cooke S.J., Paukert C., Hogan Z. Endangered river fish: factors hindering conservation and restoration // *Endangered species research.* 2012. Vol. 17. PP. 179–191.
39. Einum S., Fleming I.A. Implications of stocking: ecological interactions between wild and released salmonids // *Nordic Journal of Freshwater Research.* 2001. Vol. 75. PP. 56–70.
40. Jonsson B., Jonsson N. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish // *ICES Journal of Marine Science.* 2006. Vol. 63. PP. 1162–1181.

*Поступила в редакцию 17.04.2018 г.; повторно 28.11.2018 г.;
принята 25.12.2018 г.; опубликована 21.03.2019 г.*

Авторский коллектив:

Андреанова Анна Владимировна – канд. биол. наук, с.н.с. зав. Отделом технологий мониторинга природной среды ФГБУН Институт вычислительного моделирования СО РАН (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50, строение 44); с.н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33). E-mail: AndrAV@icm.krasn.ru

Дербинева Елена Валерьевна – канд. биол. наук, н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33). E-mail: nii_erv@mail.ru

Гадинов Андрей Николаевич – канд. биол. наук, н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33).

Кривоуцкий Дмитрий Андреевич – м.н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33). E-mail: nii_erv@mail.ru

Мельников Иван Иванович – м.н.с., Красноярский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов) (660097, г. Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33). E-mail: nii_erv@mail.ru

For citation: Andrianova AA, Derbineva EV, Gadinov AN, Krivolutskiy DA, Melnikov II. Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:142-163. doi: 10.17223/19988591/45/8 In Russian, English Summary

**Anna V. Andrianova^{1,2}, Elena V. Derbineva²,
Andrey N. Gadinov², Dmitriy A. Krivolutskiy², Ivan I. Melnikov²**

¹ *Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation*

² *Krasnoyarsk Branch of VNIRO («Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs»), Krasnoyarsk, Russian Federation*

Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream)

The Yenisey basin had been famous for its fish richness for a long time, and the core of the fishery had been such valuable species as salmon, whitefish and sturgeon. However, the construction of the Angara-Yenisey cascade of hydroelectric power stations, domestic and industrial waste pollution, and intensive consumer catching played a huge role in changing fish habitats and the structure of ichthyocoenosis. The complex anthropogenic load eventually led to a reduction in stocks and a decrease in the natural reproduction of valuable and highly valued fish species. To preserve and restore natural populations of valuable fish species, it is necessary to increase the efficiency of reproduction, both natural and artificial. On the other hand, successful implementation of aquaculture plants is impossible without assessing fish stocks, their demographic status, habitat conditions and capacious information about the feed base. The aim of this research was to reveal the current development level of ichthyofauna and feed base in the Yenisey basin, and, on this basis, to assess the potential fish productivity and the maximum allowable volumes of introduction of juvenile fish as objects of artificial reproduction.

In 2015, we carried out zoobenthos and ichthyofauna studies in the Yenisey and the rivers of its basin (Abakan, Mana, Kan, Agul, Kungus) (See Table 1). In the Yenisey, the material was collected from 5 stations in the upper reaches (the Republics of Tyva and Khakassia) and 10 stations in the middle reaches (from the dam of the Krasnoyarsk HPS to the mouth of the Angara River); in the tributaries of the Yenisey there were from 4 (Kungus River) to 10 (Mana River) stations. In the collection and processing of ichthyological and hydrobiological material, we used generally accepted methods. Zoobenthos samples were taken in watercourse ripals; fishing was confined to the sites of hydrobiological sampling. We assessed potential fish productivity based on the reserve of benthic feeding organisms' production. The total biomass of forage organisms (zoobenthos) was calculated taking into account the area of the water body. The maximum allowable amount of immigration of juveniles (larvae) of artificial reproduction objects, which can be released into a water body, was determined based on the reserve of production of food organisms, as well as taking into account the yield to the fishery (the commercial stock replenishment factor) and the average mass of fish producers. In total, we carried out 54 control catches with fixed nets and 30 catches with drift nets. Ichthyocenoses were described according to Gadinov and Dolgikh (2008) and Zadelenov et al. (2004). This research presents the results of studying 175 zoobenthos samples and approximately 600 fish samples selected for a comprehensive biological analysis.

In the benthic fauna of the investigated watercourses, lithoreophilic organisms predominated, they populated stony soils on a fast current. The basis of biomass in the upper reaches of the Yenisey and in its tributaries was mayflies, stoneflies and caddis flies; within the republic of Khakassia and in the middle reaches of the Yenisey, amphipods and chironomids took the lead (See Fig. 1). The Yenisei was characterized by a low biomass in the upper reaches (4.2 g/m²) and the maximum biomass in the area from the Mainskaya dam to the city of Abakan (19.5 g/m²), where Baikal-born amphipods develop in bulk. High values were found in the Mana and Kan Rivers (12.3 and 10.8 g/m², correspondingly) with caddisflies' domination. In the Abakan, Agul and Kungus Rivers, the biomass did not exceed 8 g/m², on average, the main contribution was made by stoneflies (See Fig. 2). Grayling, dace and perch dominated in the studied areas in ichthyocenoses of the Yenisey; the tributaries of the Yenisey belong to the salmon-like type, the basis of the ichthyofauna was taimen, lenok and grayling (See Fig. 3). Since there are no obligate plankton eaters in the ichthyofauna of the investigated rivers, the potential fish productivity was calculated on the basis of the reserve of zoobenthos production. The upper reaches of the Yenisey and tributaries of the Abakan and Agul Rivers are characterized by the lowest potential fish productivity (less than 20 kg/ha) (See Table 2). In the Yenisey from the Mainskaya HPS to Abakan (Republic of Khakassia), the potential fish productivity reaches the maximum (96 kg/ha) due to the abundance of higher aquatic vegetation in the ripal of the river, which is densely populated by amphipods. However, food objects in macrophyte thickets are difficult to access for mass consumption by adult fish, so we did not take into account the fish productivity of the shallow-water zone when calculating the receiving capacity in this area. The total maximum permissible volume of introduction of grown-up juvenile fish (mainly taimen, lenok, grayling) into the studied watercourses for the purposes of artificial reproduction can reach 140 million pieces (See Table 3). The greatest receiving capacity (53 million pieces) is possessed by the Yenisey (on the area from the dam of the Krasnoyarsk HPS to the Angara River), the lowest by the Agul River and its tributary Kungus (5.4 and 2.3 million pieces, correspondingly). The received values of the permissible volumes of juvenile infestation of the studied watercourses give an idea that the fishery potential of the studied watercourses is very high. Nevertheless, to restore the population of fish valuable for the region through artificial reproduction, it

is necessary to develop a whole range of measures, including the protection of aquatic biological resources and the rational organization of the fishery.

The paper contains 3 Figures, 3 Tables and 40 References.

Key words: *Acipenser ruthenus*; *Thymallus arcticus*; *Brachymystax lenok*; *Coregonus lavaretus*; zoobenthos; ichthyofauna; artificial reproduction.

Acknowledgments: The authors thank VA Zadelenov, Dr.Sci. (Biol.), Senior Researcher (Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs, Krasnoyarsk, Russia), for recommendations in preparing the manuscript.

References

1. Gladyshev MI, Moskvicheva AV. Baikal invaders have become dominant in the Upper Yenisei benthofauna. *Doklady Biological Sciences*. 2002;383(1-6):138-140.
2. Andrianova AV. Dynamics of Yenisei zoobenthos evolution in the downstream of Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):74-88. doi: [10.17223/19988591/21/6](https://doi.org/10.17223/19988591/21/6) In Russian, English Summary
3. Ponomareva YuA, Postnikova PV. Temporal dynamics of structural and functional characteristics of the Yenisei river phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk hydroelectric power station. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:167-182. doi: [10.17223/19988591/38/10](https://doi.org/10.17223/19988591/38/10) In Russian, English Summary
4. Gadinov AN, Dolgikh PM. Prostranstvenno-vidovaya struktura ikhtiotsenoza, otnositel'naya chislennost' i faktory, vliyayushchie na raspredelenie ryb r. Enisey [Spatial and species composition of ichthyocenosis; relative abundance and factors affecting fish distribution in the Yenisey River]. *The Bulletin of KrasGAU*. 2008;3:169-174. In Russian
5. Zadelenov VA. Sovremennoe sostoyanie populyatsiya osetrovykh ryb (Acipenseridae) i ikh kormovoy bazy v bassejne Eniseya [Modern state of Sturgeon (Acipenseridae) populations and their nutrition base in the Yenisei river basin]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2000;7(3):287-291. In Russian
6. Belov MA, Zadelenov VA. Condition of spawning of part of *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) population in Yenisei River. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2013;368:177-179. In Russian
7. Shadrin EN, Ivanova EV. Artificial reproduction of Arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) under conditions of temporary fish-breeding farm on the Yenisey and Mana rivers. *Rybnoe khozyaystvo = Fisheries*. 2012;5:83-88. In Russian
8. Uiblein F, Jagsch A, Honsig-Erlenburg W, Weiss S. Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters. *Journal of Fish Biology*. 2001;59:223-247. doi: [10.1111/j.1095-8649.2001.tb01388.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb01388.x)
9. Cowx IG. Characterisation of inland fisheries in Europe. *Fisheries Management and Ecology*. 2015;22(1):78-87. doi: [10.1111/fme.12105](https://doi.org/10.1111/fme.12105)
10. Trenkler IV. Hatchery programs in North America: Hatchery programs in North America. Atlantic coast. Salmonid fishes. *Rybovodstvo i rybnoe khozyaystvo = Fish and Fisheries*. 2018;2:60-75. In Russian
11. Lapointe NWR, Fuller PL, Mathew N, Murphy BR, Angermeier PL. Pathways of fish invasions in the Mid-Atlantic region of the United States. *Management of Biological Invasions*. 2016;7(3):221-233. doi: [10.3391/mbi.2016.7.3.02](https://doi.org/10.3391/mbi.2016.7.3.02)
12. Lichatowich J, Moberg L, Lestelle L. Depletion and extinction of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.): A different perspective. *ICES Journal of Marine Science*. 1999;56(4):467-472. doi: [10.1006/jmsc.1999.0457](https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0457)
13. Christie MR, Marine ML, French RA, Waples RS, Blouin MS. Effective size of a wild salmonid population is greatly reduced by hatchery supplementation. *Heredity*. 2012;109:254-260. doi: [10.1038/hdy.2012.39](https://doi.org/10.1038/hdy.2012.39)

14. Trenkler IV. Conservation aquaculture of USA and Canada: Part 1. Threatened and endangered species of Acipenseriformes. *Rybovodstvo i rybnoe khozyaystvo = Fish and Fisheries*. 2016;11:58-70. In Russian
15. *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov* [Methods for studying biogeocenoses of inland waters]. Mordukhay-Boltovskoy FD, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 240 p. In Russian
16. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy* [Identification guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories]. Tsalolikhin SYa, editor. Vol. 1. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 1994. 399 p.; Vol. 2. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 1995. 627 p.; Vol. 3. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 1997. 439 p.; Vol. 4. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 1999. 998 p.; Vol. 5. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 2001. 836 p.; Vol. 6. Saint Petersburg: ZIN Publ.; 2004. 528 p. In Russian
17. Brundin L. Zur Systematik der Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae). *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*. 1956;37:5-185. In German
18. Cranston PS. A key to larvae of the British. *Freshwater Biological Association Scientific Publications*. 1982;45:1-152.
19. Zadelenov VA, Shadrin EN, Shchur LA. Sovremennoe sostoyanie vodnykh biologicheskikh resursov vodotokov Irbeyskogo rayona (rr. Agul, Kungus) [Current state of water biological resources of watercourses in Irbeyskiy district (Agul and Kungus Rivers)]. In: *Problemy ispol'zovaniya i okhrany prirodnnykh resursov Tsentral'noy Sibiri* [Problems of using and protecting natural resources in Central Siberia]. Miroshnikov AE, editor. Krasnoyarsk: KNIIGiMS Publ.; 2004. Vol. 6. pp. 48-57. In Russian
20. Shashulovskiy VA, Mosiyash SS. The methodological approach to determination of the cumulative allowable catch of fishes of small reservoirs. *Trudy VNIRO*. 2014;151:136-140. In Russian
21. Greze VN. Kormovye resursy ryb reki Enisey i ikh ispol'zovanie [Feed resources of fish in the Yenisey River and their use]. Vol. 41. Moscow: Pishchepromizdat Publ.; 1957. 236 p. In Russian
22. Korytnyy LM. Basseynovaya kontseptsiya v prirodopol'zovanii [Basin concept in natural resource management]. Irkutsk: VB Sochava Institute of Geography SB RAS Publ.; 2001. 163 p. In Russian
23. Khrennikov V, Baryshev I, Shustov Y, Pavlov V, Ilmast N. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia). *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2007;7(1):71-77.
24. Webster JR. Spiraling down the river continuum: stream ecology and the U-shaped curve. *J. North Am. Benthol. Soc.* 2007;26:375-389. doi: [10.1899/06-095.1](https://doi.org/10.1899/06-095.1)
25. Shitikov VK, Zinchenko TD. Statistical analysis of structural variations of benthic communities and testing the hypothesis of river continuum. *Water Resources*. 2014;41(5):543-552. doi: [10.1134/S0097807814050121](https://doi.org/10.1134/S0097807814050121)
26. Masikini R, Kaaya LT, Chicharo L. Evaluation of ecohydrological variables in relation to spatial 4 and temporal variability of macroinvertebrate assemblages along the Zigi River – Tanzania. *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2018;18(2):130-141. doi: [10.1016/j.ecohyd.2018.03.004](https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2018.03.004)
27. Clarke A, MacNally R, Bond N, Lake PS. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: A review. *Freshwater Biology*. 2008;53:1707-1721. doi: [10.1111/j.1365-2427.2008.02041.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02041.x)
28. Yanygina LV. Macrozoobenthos as an indicator of the ecological state of mountain watercourses. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48(2):185-190. doi: [10.1134/S1067413617020114](https://doi.org/10.1134/S1067413617020114)
29. Andrianova A, Shaparev N, Yakubailik O. Geoinformation support and web technologies for problems of hydrobiological monitoring of Yenisei river. *MATEC Web of Conferences*. 2016;79(01056). doi: [10.1051/mateconf/20167901056](https://doi.org/10.1051/mateconf/20167901056)
30. Popov PA. On the nature of fish distribution in Gorny Altai. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;2(22):141-149. In Russian, English Summary

31. Podlesnyy AV. Ryby Eniseya, usloviya ikh obitaniya i ispol'zovanie [Fish of the Yenisey River, their habitat conditions and use]. In: *Izvestiya VNIORKh*. 1958;44:97-178. In Russian
32. Vyshegorodtsev AA, Zadelenov VA. Promyslovye ryby Eniseya [Commercial fish of the Yenisey River]. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ.; 2013. 303 p. In Russian
33. Zapekina-Dul'keyt Yu, Dul'keyt YuI. Ryby basseyna r. Many [Fish of the Mana River basin]. In: *Voprosy izucheniya gidrofauny vodoemov verkhnego Eniseya* [Issues of studying the hydrofauna of the upper Yenisey River]. Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe knizhnoe Publ.; 1972. Vol. IX; pp. 106-179. In Russian
34. MacNeil C, Platvoet D, Dick JTA, Fielding N, Constable A, Hall N, Aldridge D, Renals T, Diamond M. The Ponto-Caspian “killer shrimp”, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), invades the British Isles. *Aquat. Invasions*. 2010;5(4):441-445. doi: [10.3391/ai.2010.5.4.15](https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.4.15)
35. Derbineva (Ivanova) EV. Iskusstvennoe vosproizvodstvo ryb v Eniseyskom rybokhozyaystvennom rayone [Artificial reproduction of fish in the Yenisei fishery area]. In: *Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie* [Aquatic biological resources of Russia: Condition, monitoring, management. Proc. of the All-Russian Sci. Conf. (Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, 3-6 October 2017)]. D'yakov YuP, editor-in-chief. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO Publ.; 2017 pp. 395-397. doi: [10.15853/978-5-902210-51-1](https://doi.org/10.15853/978-5-902210-51-1) In Russian
36. Molony BW, Lenanton R, Jackson G, Norriss J. Stock enhancement as a fisheries management tool. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2003;13:409-432. doi: [10.1007/s11160-004-1886-z](https://doi.org/10.1007/s11160-004-1886-z)
37. Bell JD, Bartley DM, Lorenzen K, Loneragan NR. Restocking and stock enhancement of coastal fisheries: Potential, problems and progress. *Fisheries Research*. 2006;80:1-8. doi: [10.1016/j.fishres.2006.03.008](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.03.008)
38. Cooke SJ, Paukert C, Hogan Z. Endangered river fish: Factors hindering conservation and restoration. *Endangered species research*. 2012;17:179-191. doi: [10.3354/esr00426](https://doi.org/10.3354/esr00426)
39. Einum S, Fleming IA. Implications of stocking: Ecological interactions between wild and released salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research*. 2001;75:56-70.
40. Jonsson B, Jonsson N. Cultured Atlantic salmon in nature: A review of their ecology and interaction with wild fish. *ICES Journal of Marine Science*. 2006;63:1162-1181. doi: [10.1016/j.icesjms.2006.03.004](https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.03.004)

*Received 17 April 2018; Revised 28 November 2018;
Accepted 25 December 2018; Published 21 March 2019*

Author Info:

Andrianova Anna V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Head of the Environmental Monitoring Technologies Department, Institute of Computational Modeling, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation; Senior Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO (“Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs”), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: AndrAV@icm.krasn.ru

Derbineva Elena V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO (“Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs”), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: nii_erv@mail.ru

Gadinov Andrey N, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO (“Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs”), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: nii_erv@mail.ru

Krivolutskiy Dmitriy A, Junior Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO (“Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs”), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: nii_erv@mail.ru

Melnikov Ivan I, Junior Researcher, Krasnoyarsk Branch of VNIRO (“Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs”), 33 Parizhskoi Kommuny Str., Krasnoyarsk 660097, Russian Federation. E-mail: nii_erv@mail.ru

УДК 551.794: 551.583.7
doi: 10.17223/19988591/45/9

Т.А. Бляхарчук, И.В. Курьина, **Н.Н. Пологова**

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

Позднеголоценовая динамика растительного покрова и увлажнённости климата юго-восточного сектора Западно-Сибирской равнины по данным палинологического и ризоподного исследований торфяных отложений

Исследование выполнено в рамках госбюджетной темы
№ ААААА-А16-116041356666-6 и при поддержке гранта РФФИ № 17-55-52020 / MNT_a.

На восточной окраине Большого Васюганского болота, на террасе р. Бакчар комплексом палеоэкологических методов (спорово-пыльцевым, ризоподным, ботаническим анализом торфа, микроугольковым) изучен изолированный торфяной массив болото Круглое. Две радиоуглеродные даты показали, что седиментация подстилающих минеральных отложений, а затем торфа на данном массиве началась около 5320 календарных лет назад и продолжалась до современности. По данным спорово-пыльцевого анализа за это время растительный покров района исследования сменился от степных разнотравно-полюнных сообществ к берёзовой лесостепи с участками богато-разнотравных лугов, а затем к сомкнутым южно-таёжным кедрово-берёзовым и берёзово-кедровым лесам. Болото в своём эндогенном развитии прошло эвтрофную, мезотрофную и олиготрофную стадии. Переход от эвтрофной стадии в мезотрофную произошёл около 3130 календарных лет назад. Одновременно, вероятно вследствие общего повышения увлажнённости климата, на месте существовавшей здесь берёзовой лесостепи распространяются сомкнутые южно-таёжные леса. В период максимального распространения кедровых лесов на исследуемой территории (около 1340–880 календарных лет назад) болото перешло в верховую стадию развития. Исследование комплексов раковинных амёб из этого же разреза показало, что их обилие и видовой состав в значительной степени определяются эндогенной стадией развития болота. Но в течение олиготрофной стадии развития болота комплексы раковинных амёб более чувствительны к вековым и десятилетним колебаниям увлажнённости климата, чем локальная болотная и региональная суходольная растительность. В целом выявленная по биологическим индикаторам (пыльцевым комплексам, комплексам раковинных амёб, ботаническому составу торфа, видовому разнообразию палиноморф и микроуголькам) динамика увлажнённости климата хорошо совпадает с данными по более южным лесостепным районам и с историческими свидетельствами климатических изменений, происходивших на юге Западной Сибири. Биологические индикаторы из болота Круглое подтвердили также гипотезу об асинхронности увлажнения степной и лесной зон.

Ключевые слова: *Западная Сибирь; спорово-пыльцевой анализ; раковинные амебы; климатические изменения; Большое Васюганское болото; история растительности.*

Введение

На юге Западно-Сибирской равнины расположены основные сельскохозяйственные территории производящего хозяйства. Урожайность в этом регионе сильно зависит от погодных условий вегетационного сезона, так как эта территория целиком расположена в «зоне рискованного земледелия». Такая агроклиматическая ситуация в настоящее время и так было в прошлом. Поэтому изучение динамики климата южных территорий Западно-Сибирской равнины имеет большое практическое значение для предвидения экстремальных погодных явлений, приносящих существенный экономический ущерб. Новейшими исследованиями установлено, что частота экстремальных погодных явлений возрастает вследствие наблюдаемого в последние годы глобального потепления климата [1]. Для предсказания возможных неблагоприятных для сельского хозяйства региона климатических изменений необходимо выявить движущие факторы и закономерности, лежащие в их основе. С этой целью проводится мониторинг современных параметров климата. Однако имеющиеся ряды инструментальных метеонаблюдений пока очень коротки и не позволяют определить долговременную цикличность изменения климата. Между тем уже более полувека для реконструкции прошлых изменений ландшафтов и климата используются палеопалинологические исследования ретроспективных серий образцов из осадочных отложений различного генезиса. Перспективными для этой цели являются торфяные и озёрные отложения. При этом наиболее информативными среди них являются разрезы отложений, расположенные в экотональных районах на границах широтных и высотных зон, например, на южной [2], северной [3] или высотной [4] границах лесной зоны. В целом мы принимаем определения понятий «экотон» и «экотональная экосистема» в трактовке В.В. Соловьёвой [5]. Южная часть Томской области частично захватывает южный экотон лесной зоны Западной Сибири.

О длительной и сложной истории формирования ландшафтов изучаемой территории свидетельствует комплексный характер растительного [6] и почвенного покровов [7, 8]. Палеопалинологические исследования, проводившиеся на этой территории, также выявили сложный характер изменения растительного покрова в голоцене [6, 9], наложивший отпечаток на облик пыльцевых диаграмм, делая их порой трудно сопоставимыми друг с другом [10]. Однако палинологический, как и любой другой метод, используемый в изучении долговременных изменений климата, имеет свои особенности, которые необходимо понимать и учитывать. Это позволяет преодолевать многие трудности при использовании палинологических данных для реконструкции палеоклимата и растительности.

Особенностью палеопалинологической информации является отражение в ней разномасштабной организации биоценозов. Поэтому необходимо по-разному интерпретировать локальные, сублокальные, субрегиональные и региональные компоненты пыльцевых спектров [11]. Однако для этого нужно хорошо знать местную флору и особенности организации растительного покрова. Решение проблемы иногда возникающей несхожести разновозрастных пыльцевых разрезов возможно также при увеличении числа хорошо датированных пыльцевых диаграмм для исследуемой территории и последующей их кластеризации согласно почвенно-растительной комплексности.

Понять разномасштабность палеоэкологической информации, заключенной в спорово-пыльцевых диаграммах, позволяющих и данные других методов, полученные по тому же разрезу, но отражающие изменение исключительно локальных экологических условий. Для торфяных отложений дополнительным традиционным методом исследования является ботанический анализ торфа [12] и разрабатываемый в последние годы инновационный метод анализа комплексов раковинных амёб, именуемый также ризоподным анализом [13]. Вторая проблема, возникающая при палеоэкологических и палеопалинологических реконструкциях, связана с выявлением движущих факторов изменения растительного покрова и климата в регионе. Её решение также возможно лишь при четком разграничении локальных и региональных факторов, повлиявших на биоценозы. Такой подход, в конечном итоге, позволяет более достоверно выявить региональные и глобальные механизмы, контролировавшие динамику климата на юге Западно-Сибирской равнины в позднем голоцене. Палеопалинологические исследования, сопровождаемые дополнительными палеоэкологическими методами исследования, дают ценнейшую информацию о динамике биогеоценотической оболочки Земли на разных уровнях её организации, позволяя увязывать в логическую картину геоморфологию, почвы, растительный покров, воздушные потоки, климат, а также биоценозы на разных уровнях их организации (от микромира до географической зональности). Однако переход от локального уровня к региональному требует накопления палеоэкологических данных для адекватного отражения географической неоднородности поверхности Земли, без учета которой любые реконструкции глобальных изменений климата будут несостоятельны. В этом плане обширные территории Сибири остаётся одним из наименее изученных в палеогеографическом отношении регионов. До недавнего времени для южно-таёжной зоны центрального сектора Западной Сибири имелось всего несколько недостаточно хорошо датированных спорово-пыльцевых диаграмм [9]. В последние годы опубликовано еще несколько новых пыльцевых диаграмм для более восточных [10–14] и южных лесостепных районов [15–17]. Предлагаемая работа имеет целью реконструировать долговременные изменения климата и растительности на юге центральной части Западно-Сибирской равнины на основе новых комплексных палинологических и ризоподных исследований торфяных отложений болота

Круглое южно-таёжной зоны для выявления природно-климатической обстановки, на фоне которой происходило развитие древних археологических культур Сибири.

Материалы и методики исследования

На восточной окраине Большого Васюганского болота у пос. Полынянка Томской области изучен спорово-пыльцевым и ризоподным методами изолированный болотный массив болота Круглое ($56^{\circ}53'01,63''$ с.ш., $82^{\circ}34'40,63''$ в.д.), расположенное на правобережной террасе р. Бакчар (рис. 1). Современный растительный покров болота представлен сосново-кустарничково-сфагновой фацией олиготрофного болота (рослым рямом). Для палеопалинологических исследований из наиболее глубокой части болотного массива отобран керн торфяных отложений мощностью 140 см.

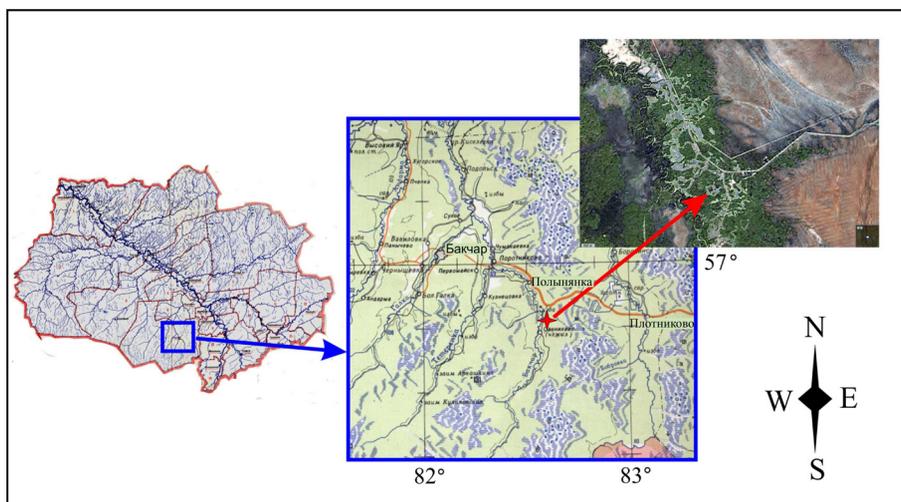


Рис. 1. Карта района исследования в Томской области и расположение болота Круглое
[Fig. 1. Map of Tomsk oblast with the area of investigation and location of Krugloe Mire]

Из полученного торфяного керна для спорово-пыльцевого анализа образцы отбирались через каждые 5 см объемом 1 см^3 . Всего отобрано 32 образца.

Для выделения спор и пыльцы использовалась щелочная методика Поста и сепарационная методика Гричука [18]. Щелочной методикой обрабатывались торфяные образцы без минеральной примеси. Согласно этой методике образцы помещались в 10% щелочь и нагревались до кипения. Щелочная суспензия каждого образца пропускалась через сито $0,3 \text{ мм}$ в литровый стакан, и осадок на сите промывался большим количеством дистиллированной воды до заполнения литрового стакана. Затем стаканы с просеянной суспен-

зией и растворёнными в воде гуминовыми веществами отстаивались в течение суток для осаждения пыли. На следующий день вода сливалась с помощью сифона без взмучивания осадка и добавлялась новая порция воды до заполнения стакана. Процедура повторялась несколько раз до полного удаления гуминовых веществ и обесцвечивания раствора. Нижние образцы исследуемого торфяного керна, загрязнённые минеральными частицами, обрабатывались и щелочной, и сепарационной методиками. Для разделения органики и минеральной части использовалась тяжелая жидкость из смеси равных весовых частей йодистого калия (KI) и йодистого кадмия (CdI₂) с добавлением дистиллированной воды до удельного веса 2,3. Очищенный от гумуса, торфяных и минеральных загрязнений осадок собирался с помощью центрифугирования в центрифужные пробирки, освобождался от воды и помещался в глицерин. Для спорово-пыльцевого анализа образец тщательно перемешивался с глицерином. Капля глицериновой суспензии наносилась на предметное стекло, окрашивалась фуксином и накрывалась покровным стеклом. Просмотр и определение пыли проводились на световом микроскопе при 400-кратном увеличении. Для определения палиноморф использовались отечественные и зарубежные определители. Из отечественных работ для определения спор папоротникообразных и пылицы однодольных растений использовалась монография А.Е. Боброва с соавт. [19], для определения пылицы ряда семейств двудольных растений использовалась монография Л.А. Куприяновой и Л.А. Алёшиной [20]. Определитель пылицы и спор Муура с соавт. [21], построенный не на таксономическом принципе, а на морфологической классификации пылевых и споровых зёрен, использовался для определения родовых таксонов в семействах *Apiaceae*, *Asteraceae* и ряда морфологических типов пылицы. В данной работе мы придерживались номенклатуры конвенции EPD (European Pollen Database, Arles, France). Кроме того, для родовых и видовых определений мы использовали собственную обширную коллекцию препаратов пылицы и спор местной флоры и фотоопределитель, сделанный нами по этой коллекции.

В результате спорово-пыльцевого анализа образцов исследуемого торфяного керна получена палинологическая характеристика последних 5320 календарных лет, которая отражает динамику растительного покрова и климата позднего голоцена южно-таёжной зоны восточно-центрального сектора Западно-Сибирской равнины (рис. 3).

Пробы для ризоподного анализа готовили при помощи модифицированной стандартной методики [13]. Образцы сырого торфа объемом 2–3 см³ взбалтывали с небольшим количеством воды в пластиковой бутылке в течение 2 мин, чтобы извлечь раковинки амёб из растительных остатков. Затем промывали через сито (размер ячейки 0,355 мм), чтобы отделить крупные волокна торфа. Полученную водную суспензию отстаивали в течение суток, аккуратно сливали избыток воды и доводили объем пробы до 10 мл. Каплю полученной водной суспензии, смешанную с каплей глицерина, анализируют

вали под световым микроскопом при 200–400-кратном увеличении, идентифицировали обнаруженные раковинки амёб и определяли относительное обилие видов. Плотность населения раковинных амёб вычислена в расчете на 1 г воздушно-сухого вещества (в.с.в.) торфа. Для расчетов использованы коэффициенты потери влаги для каждого исследованного слоя торфа, полученные путем взвешивания дополнительных проб торфа в сыром виде и после полного высыхания до воздушно-сухого состояния в комнатных условиях. Реконструкция уровня болотных вод (рис. 4) проведена по данным ризоподного анализа при помощи переходной функции взвешенного осреднения (Weighted Averaging). Использовано две модели трансферной функции: 1) одна модель для слоев верхового торфа (Weighted Averaging (classical); RMSEP = 8,4) и 2) другая модель – для переходного и низинного торфа (Weighted Averaging (classical); RMSEP = 7,1) [11].

Использование разных моделей обусловлено тем, что в болотных местообитаниях с разной трофностью видовой состав комплексов раковинных амёб разный. А те эврибионтные виды раковинных амёб, которые могут населять болотные биотопы с разной трофностью, имеют разные оптимумы по УБВ (уровню болотных вод) на верховых и на переходных и низинных болотах.

При спорово-пыльцевом анализе одновременно с определением и подсчетом палиноморф по тем же образцам подсчитывались микроугольки размером 5–100 микрон [22] для оценки распространённости пожаров и определялось число таксонов пыльцы в группе трав [23] для оценки соотношения лесных и безлесных территорий в окрестностях болота. Н.А. Черновой проведен детальный ботанический анализ торфа по общепринятой методике [24] с использованием атласов растительных остатков и определителей [12, 25–27]. Для этого образцы торфа объемом около 2 см³ промывались текучей струей воды на сите с размером ячеек 0,3 мм до полного вымывания гуминовых веществ. Промытые таким образом растительные макрофоссилии, оставшиеся на сите, использовались для изготовления препарата для просмотра под световым микроскопом при увеличении в 100 и 200 раз. Открытый препарат площадью около 36 см² изготовлялся путём разбавления макрофоссильных остатков водой и окрашивания их метиленовой синью. Просматривалась вся площадь препарата и давалась визуальная оценка в процентах содержанию отдельных макрофоссилий.

Методом жидкостной сцинтилляции для разреза получены 2 радиоуглеродные даты в радиоуглеродной лаборатории ИМКЭС СО РАН (табл. 1). С помощью программы Bacon [28–29], использующей статистику Бэйсона для реконструкции истории аккумуляции осадка, соединяющей радиоуглеродные даты с другой имеющейся для разреза информацией, построена глубинно-возрастная модель калиброванного возраста и вычислен календарный возраст каждого образца в разрезе (рис. 2). В программе использована калибровочная кривая IntCal13 [30]. Все дальнейшие палеорекострукции

для этого разреза сделаны на основе калиброванного (календарного) возраста.

Таблица 1 [Table 1]

Радиоуглеродные даты торфяного разреза болота Круглое
[Radiocarbon dates of the peat section of Krugloe Mire]

Глубина от поверхности, см [Depth from the surface, cm]	Лабораторный номер [Laboratory number]	14C датировка (лет назад) [14C dating (years ago)]
48–50	ИМКЭС-14С174	1510±22
138–140	ИМКЭС-14С175	4640±35

По процентным цифровым данным спорово-пыльцевого анализа, с помощью формулы Букреевой, основанной на многомерном статистическом анализе большого количества современных пыльцевых спектров территории Западной Сибири и соответствующих климатических параметров [31–32], мы рассчитали интегральный показатель годового количества осадков (в мм/год):

$$\begin{aligned} \text{Годовое количество осадков} = & 453 + 0,79*(Pinus\ sibirica) + \\ & + 0,62*(Betula\ pendula + B.\ pubescens) - 3,23*(Betula\ nana) + \\ & + 3,6*(Alnus\ fruticosa) + 1,7*(Picea) + 2,65*(Abies) - 1,75*(Salix). \end{aligned}$$

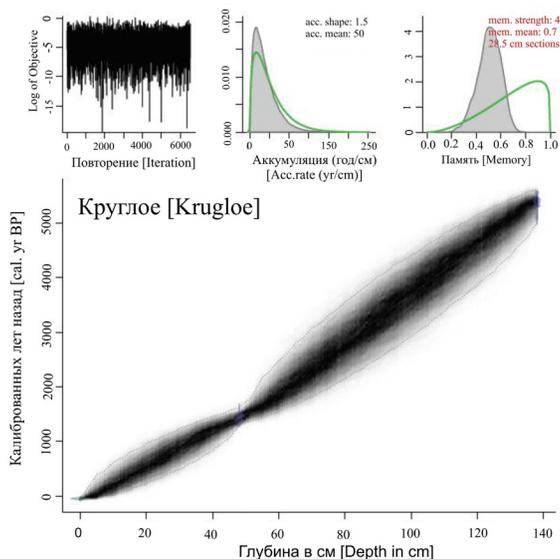


Рис. 2. Глубинно-возрастная модель торфяного разреза болота Круглое, построенная по двум радиоуглеродным датам с помощью модели Bacon
[Fig. 2. Depth-age model of Krugloe Mire peat section constructed by two radiocarbon dates using the Bacon model]

Данные спорово-пыльцевого анализа, ботанического анализа торфа, микроугольковые данные, индекс биоразнообразия и результаты реконструкции количества осадков заносились в программу Tilia [33], с помощью которой построены спорово-пыльцевая диаграмма со всей сопутствующей информацией (см. рис. 3) и диаграмма распределения видов раковинных амёб (см. рис. 4). Проценты в спорово-пыльцевой диаграмме рассчитывались от суммы пыльцы и спор за вычетом пыльцы и спор водно-болотных растений.

Имеющиеся исторические сведения о динамике увлажнения пояса Великой степи и движении древних народов на территории Сибири за летописный период, суммированные в работе Л.Н. Гумилёва [34], мы наложили на хронологию и палеоэкологические события болота Круглое. Это позволило сопоставить наблюдаемые изменения в растительности и в комплексах раковинных амёб (индикаторов изменения локальных условий увлажнения болота) с вековой цикличностью изменения увлажнения в южно-таёжной, лесостепной и степной зонах Западной Сибири, отмечаемой по археологическим и летописным данным, использовавшимся Л.Н. Гумилёвым.

Результаты исследования и обсуждение

Для реконструкции сложной картины развития болотного массива и окружающей растительности под действием долговременных эндогенных (саморазвитие болотного массива) и экзогенных (глобальных климатических) факторов результаты спорово-пыльцевого анализа, ботанического анализа торфа, микроуголькового анализа, показатель изменения видового состава трав, реконструированное по пыльцевым данным годовое количество осадков, данные анализа комплексов раковинных амёб и реконструированный по ним уровень болотных вод мы представили в виде диаграмм и графиков на равномерной глубинно-возрастной шкале (рис. 3–5).

Сопоставление палинологических, микроугольковых и макрофоссильных данных (см. рис. 3) позволило выявить основные этапы в развитии регионального растительного покрова (по палинологическим данным), локальной болотной растительности (по данным ботанического анализа торфа и локальным компонентам пыльцевого спектра). Изменения локальных условий обитания на уровне микрорельефа индицированы по комплексам раковинных амёб (см. рис. 4).

В целом выявлена ведущая роль эндогенного фактора в развитии изолированного болотного массива, наложившего отпечаток как на локальные спорово-пыльцевые спектры, так и на плотность сообществ и видовое богатство комплексов раковинных амёб. За время торфонакопления, продолжавшееся около 5150 лет, болото в своём развитии прошло 3 стадии эндогенного развития: эвтрофную, мезотрофную и олиготрофную. Эвтрофное осоково-хвощёвое (торфяная залежь на глубине 135–90 см), а затем осоковое болото с берёзовым древостоем (глубина торфяного слоя 90–75 см)

ненности на болотах, а второй вид встречается очень часто в широком спектре болотных местообитаний. Плотность населения раковинных амёб значительно варьировала по глубине торфяных отложений ($1\,775 \pm 2\,228$ тыс. экз./г в с.в., среднее арифметическое и стандартное отклонение). В образцах торфа на глубинах 93–100, 108–140 см раковинки амёб отсутствовали.

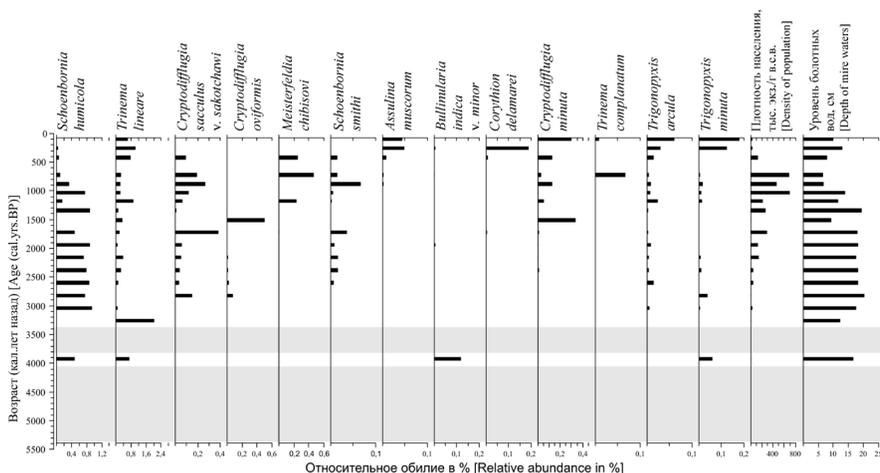


Рис. 4. Распределение видов раковинных амёб по глубине торфяных отложений болота Круглое и результаты реконструкции уровня болотных вод.

Представлены виды с относительным обилием не менее 5%. Серым цветом обозначены слои торфа, в которых раковинки амёб не обнаружены [Fig. 4. Distribution of testate amoebae species in the peat deposits of Krugloe mire and the results of reconstructed water-table depth values. Only species with relative abundance more than 5% are shown. Peat layers without remains of testate amoebae are marked in grey]

Представленная ниже реконструкция динамики растительности и климата основана на совместном анализе палинологических, макрофоссильных (ботанического состава торфа), ризоподных (комплексов раковинных амёб) и микрогольковых данных, а также рассчитанных по ним интегральных показателей годового количества осадков и уровня стояния болотных вод (см. рис. 3–5; табл. 2).

До начала заболачивания, т.е. с 5320 до 5240 л.н. (пыльцевая зона 1), когда накапливался минеральный осадок, подстилающий самый нижний торф, климат был засушливым, и в растительном покрове района исследования могла существовать разнотравно-попынная степь, судя по обилию пыльцы полыни.

С конца шестого тысячелетия назад, в пятом и почти до конца четвёртого тысячелетия назад (пыльцевые зоны 2, 3, и большая часть зоны 4, 5240–3130 л.н.)

во всех спорово-пыльцевых спектрах изучаемого разреза доминирующим компонентом являлась пыльца берёзы как древовидных видов (*Betula pendula*, *B. pubescens*), так и кустарничковая (*B. nana*). Очень малое обилие пыльцы сосны и кедра, характерное для этого периода, указывает на её дальнезаносное происхождение и отсутствие этих древесных видов в окружающих лесах. Кроме того, для этого периода отмечено повышенное видовое разнообразие пыльцы трав, в составе которых относительно много пыльцы василистника (*Thalictrum*), встречено 2 пыльцевых зерна ковыля (*Stipa* sp.) и 1 пыльцевое зерно эфедры (*Ephedra distachia*). Всё это свидетельствует о сдвиге зоны берёзовой лесостепи к северу вследствие, вероятно, более аридного климата, существовавшего с начала торфонакопления до 3130 л.н. Климат в это время был теплее и суше современного, хотя реконструкции количества осадков показывают весьма неустойчивое увлажнение региона. Неустойчивое увлажнение в целом характерно для лесостепной зоны. На болоте были распространены хвощево-осоковые сообщества с куртинами зелёных мхов и эвтрофных видов сфагнома. Хотя первые комплексы раковинных амёб были выявлены уже в эвтрофных торфах на глубине 100–110 см, однако в конце эвтрофной стадии – начале мезотрофной стадии раковинные амёбы исчезают. Возможно, что обилие микроугольков на этой глубине (93 см, 3390 л.н.) свидетельствует о пожарах на болоте, которые могли повлиять на сохранность раковин.

Первая половина третьего тысячелетия назад (пыльцевая зона 5, 3130–2380 л.н.) ознаменовалась распространением в окружающих ландшафтах кедра, пихты, сосны и снижением роли берёзы. Сосна, вероятнее всего, стала распространяться на соседних отрогах Большого Васюганского Болота, достигших олиготрофной стадии развития. На болоте Круглое в это время (в период с 3040 по 2820 л.н.) произошли кардинальные изменения растительного покрова, в результате которых оно заросло берёзовым древостоем. Эти изменения были связаны с постепенным переходом болотного массива к мезотрофной стадии развития вследствие заполнения торфом всего понижения в рельефе. В водном питании болота значительно меньшую роль стали играть поверхностно-сточные воды, что вызвало частичное обсыхание эвтрофных топяных сообществ и зарастание его берёзовым древостоем с формированием пограничного горизонта осоково-пушицево-древесного торфа, сформировавшегося на границе четвёртого и третьего тысячелетий назад. Исторические свидетельства [34] указывают на увлажнение Великой степи, имевшее место в X в. до н. э. (граница четвёртого и третьего тысячелетий назад). В этот период, по данным Л.Н. Гумилёва, влагоносные циклоны сместились на юг, а в таёжной зоне количество выпадающих осадков уменьшилось. Таким образом, резкая смена открытого осокового болота на облесенное на рубеже четвёртого и третьего тысячелетий обусловлена как эндогенным саморазвитием болотного массива, приведшим к переходу в мезотрофную стадию развития, так и уменьшением обилия осадков к северу от степной зоны. Интересно, что

индикаторы локальных условий (ботанический состав торфа и уровень болотных вод, рассчитанный по комплексам раковинных амёб) указывают на более сухие условия на болоте (см. рис. 3–4), а пыльцевые данные и рассчитанное по ним годовое количество осадков отражают увеличение годового обилия осадков (см. рис. 3). Это кажущееся противоречие вполне объяснимо, если учесть роль локальных и региональных компонентов в общей картине рассматриваемых индикаторов. Годовое количество осадков рассчитано на основе пыльцы деревьев, которая может попадать на болото с довольно обширной территории, включая более южную лесостепь, где имело место увлажнение климата и расширение лесных участков. Ботанический же состав торфа и комплексы раковинных амёб отразили исключительно локальные условия болотного массива южно-таёжной зоны, которые стали суше.

Таблица 2 [Table 2]

Пыльцевые зоны, их глубина, возраст и доминантные типы пыльцы среди региональных и локальных компонентов пыльцевого спектра
[Pollen zones, their depth, age and dominant taxa among regional and local components of spore-pollen spectra]

№ ПЫЛЬЦЕВОЙ ЗОНЫ (снизу вверх) [Pollen zone (bottom upwards)]	Глубина в разрезе, см [Depth, cm]	Пыльцевая зона [Pollen zone]	Доминанты среди локальных компонентов с.п.с. ¹ [Dominant local components]	Возраст (кал. лет назад) ² [Age cal. yr.BP]	Округлённый возраст (кал. лет назад) [Rounded age]
1	140–135	Зона полыни, ивы и сосны [Zone of <i>Artemisia</i> , <i>Salix</i> and <i>Pinus sylvestris</i>]	<i>Plantago</i> , <i>Thalictrum</i>	5317,8–5234,2	5320–5240
2	135–120	Зона берёзы и сосны [Zone of <i>Betula pendula</i> and <i>Pinus sylvestris</i>]	<i>Carex</i> , Bryales	5234,2–4577	5240–4580
3	120–112	Зона берёзы [Zone of <i>Betula pendula</i>]	<i>Betula nana</i>	4577–4224,8	4580–4230
4	112–87	Зона берёзы и сосны [Zone of <i>Betula pendula</i> and <i>Pinus sylvestris</i>]	Bryales	4224,8–3122,9	4230–3130
5	87–70	Зона берёзы, сосны и кедра [Zone of <i>Betula pendula</i> , <i>Pinus sylvestris</i> and <i>Pinus sibirica</i>]	<i>Sphagnum</i> , Ericaceae	3122,9–2372,9	3130–2380
6	70–45	Зона сосны, берёзы и кедра [Zone of <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Betula pendula</i> and <i>Pinus sibirica</i>]	<i>Sphagnum</i> , Ericaceae	2372,9–1332,4	2380–1340
7	45–30	Зона кедра, сосны и берёзы [Zone of <i>Pinus sibirica</i> , <i>Pinus sylvestris</i> and <i>Betula pendula</i>]	<i>Sphagnum</i>	1332,4–872,5	1340–880

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

№ пыльцевой зоны (снизу вверх) [Pollen zone (bottom upwards)]	Глубина в разрезе, см [Depth, cm]	Пыльцевая зона [Pollen zone]	Доминанты среди локальных компонентов с.п.с. ¹ [Dominant local components]	Возраст (кал. лет назад) ² [Age cal. yr.BP]	Округлённый возраст (кал. лет назад) [Rounded age]
8	30–10	Зона сосны и берёзы с резким спадом обилия пыльцы кедра [Zone of <i>Pinus sylvestris</i> and <i>Betula pendula</i> with decrease of <i>Pinus sibirica</i>]	<i>Artemisia</i> , <i>Ericaceae</i> , резкое сокращение обилия <i>Sphagnum</i> [a sharp decline in the abundance of <i>Sphagnum</i>]	872,1–252,1	880–260
9	10–5	Зона сосны. [Zone of <i>Pinus sylvestris</i>]	<i>Betula nana</i>	252,1–н/в	260–н/в

Примечание. 1 – спорово-пыльцевые спектры; 2 – календарных лет назад, оригинальные расчеты по Бэкон.

[Note. 1 - Spore-pollen spectra; 2 - Calibrated years before present according to Bacon].

С середины третьего тысячелетия назад (пыльцевая зона 6, 2380–1340 л.н.) климат стал еще влажнее. Об этом свидетельствует увеличение роли темнохвойных пород (кедра и пихты) в лесных сообществах, что подтверждается палинологическими данными болота Круглое (см. рис. 3). Вероятно, вследствие некоторого увлажнения климата в таёжной зоне на исследуемом болоте распространилась пушицевая топь (2640–2380 л.н.), что привело к гибели болотного берёзового древостоя, существовавшего ранее. Летописные свидетельства [34] говорят о засухе в Великой степи в V в. до н. э., так как в это время циклоны сместились к северу. Вероятно, этот влажный климатический этап стимулировал развитие на болоте пушицевых топяных сообществ, а территория этого региона покрылась сомкнутыми южно-таёжными лесами, в которых доминировали берёзово-кедровые древостои с участием пихты и ели. Сосна распространилась на болоте. Однако начавшееся увлажнение климата еще не было стабильным. Об этом свидетельствует реконструкция по комплексам раковинных амёб (см. рис. 4, 5), отражающая низкое стояние уровня болотных вод.

Период с конца третьего тысячелетия назад до начала второго тысячелетия известен в палеогеографии как период «Римского потепления климата». На нашей пыльцевой диаграмме в это время отмечается некоторое увеличение видового разнообразия пыльцы трав, что, вероятно, отражает благоприятные условия для развития луговых степей. На фоне повышенного обилия пыльцы берёзы возрастает обилие пыльцы темнохвойных пород ели, пихты, кедра. Данная структура пыльцевых спектров отражает распространение южно-таёжных сосново-кедрово-берёзовых лесов с лес-

ными лугами, участками луговых степей и «ленточными» темнохвойными лесами в поймах рек.

С IV по I в. н. э. исторические свидетельства говорят об оптимальном увлажнении Великой степи [34]. В этот период атлантические циклоны максимально продвигались на восток и юго-восток. Лесная же зона вновь стала испытывать недостаточное увлажнение. На болоте Круглое пушицевые топи сменились на мезотрофно-олиготрофные кустарничково-сфагновые сообщества с доминированием *Sphagnum magellanicum*. Для этого времени оба интегральных показателя – и реконструированное годовое количество осадков, и уровень болотных вод – свидетельствуют о более сухих условиях (см. рис. 3–5).

Во II–III вв. н. э. сильнейшая засуха поразила Великую степь [34] из-за того, что атлантические циклоны сместились к северу в таёжную зону. В результате этого уровень Каспийского моря повысился (так как оно питается реками, текущими с севера из таёжной зоны), Аральское озеро обмелело настолько, что превратилось в Оксийское болото, а Балхаш высох полностью. На это перераспределение влаги из степей в таёжную зону болото Круглое отреагировало новым распространением пушицевых топей (1940–1510 л.н.), а в таёжных лесах вновь усилилась роль пихты. Вероятно, увлажнение локальных условий на болоте благоприятствовало вспышкам плотности сообществ раковинных амёб, среди которых доминировали виды рода *Cryptodiffugia* (см. рис. 4). Таким образом, полученные нами комплексные палеоэкологические данные торфяного разреза с болота Круглое (палинологические, ризоподные, данные ботанического состава торфа) убедительно свидетельствуют о гетерохронности и даже противофазности периодов увлажнения и аридизации степной и лесной зон, подтверждая гипотезу, выдвинутую российскими исследователями в середине прошлого столетия [35–36] и находящую все больше доказательств в новейших палеогеографических исследованиях на территории Евразии [37].

На рубеже второго и первого тысячелетий назад наступил новый период в развитии ландшафта на юге Западной Сибири (пыльцевая зона 7, 1340–880 л.н.), основной чертой которого было максимальное, за весь изученный период, распространение кедровых лесов. Это прослеживается по пыльцевым данным нескольких изученных этим методом отложений [10]. Оно сопровождалось также большим распространением ели и сокращением пихты. Одновременно, около 1340 л.н., болото Круглое перешло в олиготрофную стадию развития, и в его растительном покрове стала доминировать сосново-кустарничково-сфагновая болотная фация рьяма. Это просматривается как по ботаническому составу торфа, так и по составу локальных компонентов спорово-пыльцевых спектров, в которых отмечено повышенное содержание пыльцы эрикоидных кустарничков и спор сфагнума (см. рис. 3). В составе древесного пыльцевого спектра стала доминировать пыльца сосны лесной. Надо отметить, что распространению сфагновых мхов предшествовало уве-

личение роли кедра в окружающих лесах, что указывает на увлажнение климата. Вероятно, усиление роли темнохвойных пород в лесах происходило за счет увеличения влажности климата во время «средневекового потепления климата». Но если это было потепление в Европе, то в Западной Сибири оно проявилось не как потепление, а как в основном увлажнение климата. На это указывает реконструированное годовое количество осадков (см. рис. 3, 5). Однако повышение уровня болотных вод произошло примерно на 350 лет позднее (см. рис. 5). Такое запаздывание реакции комплексов раковинных амёб может быть объяснено тем, что эти индикаторы отразили исключительно локальные условия болотного массива, расположенного в южно-таёжной зоне, а спорово-пыльцевые спектры в силу большей региональности этого индикатора зафиксировали более раннее начало влажного интервала в южнее расположенной лесостепной зоне.

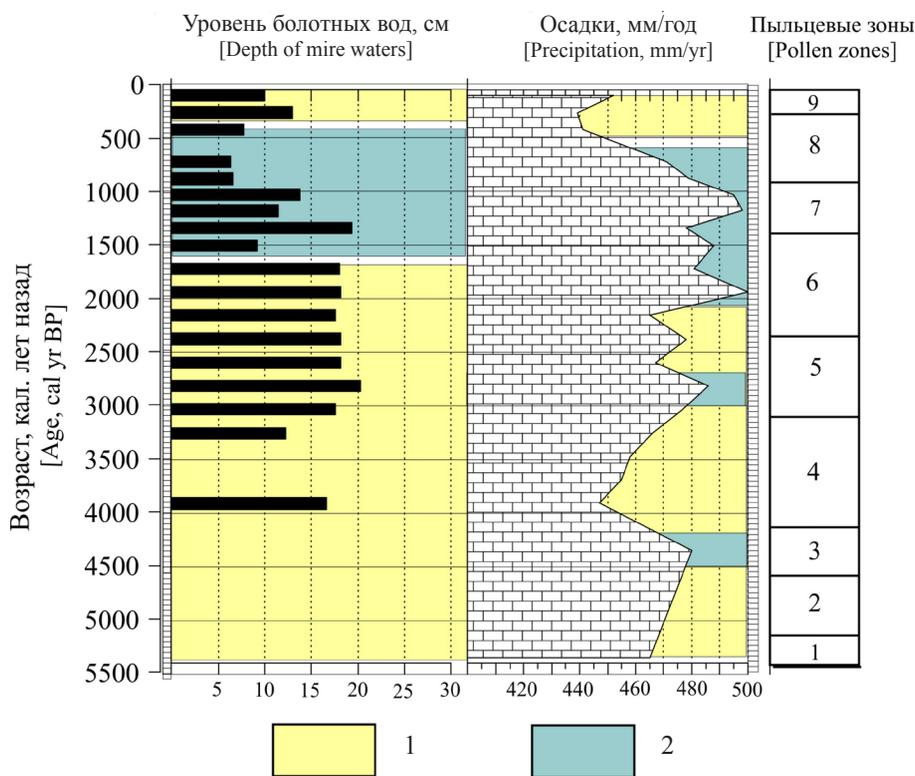


Рис. 5. Сопоставление реконструкций уровня болотных вод, рассчитанного по комплексам раковинных амёб, и годового количества осадков, рассчитанного по составу древесной пыльцы из болота Круглое

Условные обозначения: 1 – более сухой климат; 2 – более влажный климат

[Fig. 5. Comparison of water-table depth reconstructions based on testate amoebae with reconstructed annual precipitation based on pollen data from Krugloe mire.]

Symbols: 1 - More arid climate; 2 - More humid climate]

Хотя переход из мезотрофной стадии в олиготрофную является естественным явлением в эндогенном развитии болотного массива, в случае болота Круглое смена пушицевых топей сфагновым рьямом произошла очень быстро, почти катастрофически. Возможно, с резкой сменой доминантов в растительном покрове болота связана и смена доминанта в комплексах раковинных амёб с вида *Schoenbornia humicola* на вид *Trinema lineare*. Реконструкция годового количества осадков на основе данных пыльцевого анализа показывает высокую влажность климата в этот период. Исторические свидетельства [34] говорят о том, что с VI по XII в. н. э. Великая степная зона Евразии была достаточно увлажнена, за исключением предшествующего сухого эпизода в 491 г. (V в. н. э.) и в X–XI вв. н. э. Эти краткие, хотя, возможно, и резкие, вековые эпизоды аридизации климата не отразились ни на южно-таёжной растительности, ни на локальной болотной растительности болота Круглое. Вероятно, они полностью компенсировались сформировавшейся буферной системой олиготрофного болота и таёжной растительности. Сообщества раковинных амёб, отличающиеся высокой чувствительностью к любым, даже кратковременным изменениям условий водного режима, отреагировали на эпизод увлажнения климата средневековья резким увеличением плотности сообществ (см. рис. 4). Реконструкция уровня болотных вод для этого периода указывает на высокое, хотя и неустойчивое их стояние (см. рис. 5).

В так называемый малый ледниковый период (600–180 л.н.), приходящийся на пыльцевую зону 8 (880–260 л.н.) и частично на пыльцевую зону 9 (260 л.н. – современность) на диаграмме болота Круглое, отмечено увеличение обилия пыльцы полыней. Пыльца полыни является индикатором континентальных степей. Её обилие особенно высоко в спорово-пыльцевых спектрах степных районов Казахстана, Тувы и Монголии. Поскольку пыльца полыни может переноситься на очень дальние расстояния, возможно, максимумы пыльцы полыни в нашей пыльцевой диаграмме отражают глобальное увеличение роли степной растительности в регионе вследствие увеличения континентальности климата в центральных районах Евразии. Альтернативная гипотеза может указывать на начавшееся антропогенное влияние на растительный покров, в результате которого на изучаемой территории стали сокращаться площади кедровых лесов и распространились сорные виды полыней и крапива. Более аридные условия во вторую половину малого ледникового периода отмечены как по пыльце, так и по комплексам раковинных амёб (см. рис. 5). Существенное снижение роли кедра, пихты и ели на исследуемой территории произошло около 800 л. н. С этого времени и по настоящее время в спорово-пыльцевых спектрах болота Круглое стала доминировать пыльца сосны лесной. Возможными причинами резкого увеличения роли сосны в ландшафте может быть как антропогенное влияние, так и расширение заболоченных территорий, открытых олиготрофными болотами.

Интерпретация микрогольковых данных. Содержание микрогольков в торфе максимально в нижних слоях торфа, синхронных пыльцевым зонам

2 и 4. Вероятно, обилие микроугольков в значительной степени обусловлено влиянием пожаров на молодой болотный массив с мощностью торфа менее 45 см. На сильное влияние локальных пожаров в этот период указывает совпадение обилия микроугольков с максимумами обилия спор гипновых мхов. Возможно, что вспышки спороношения гипновых мхов как-то стимулировались низовыми пожарами. Однако данное предположение требует специальных экологических исследований. О влиянии послепожарных растительных сообществ на пыльцевые спектры может свидетельствовать и синхронное микроуголькам увеличение обилия пыльцы полыни (*Artemisia*), злаков (Poaceae), крапивы (*Urtica*), лабазника (*Filipendula*) и василистника (*Thalictrum*). Однако мы имеем основание для предположения о том, что на увеличение частоты пожаров в этот начальный период развития болота влиял и более аридный климат. Так, реконструкция годового количества осадков на основе соотношения пыльцы деревьев указывает на то, что осадков выпадало почти на 50 мм/год меньше, чем в последующий влажный период (см. рис. 3, 5). Кроме того, в краткий влажный период 4300–4400 л.н., синхронный пыльцевой зоне 3, микроугольки практически отсутствовали в торфе, хотя в спектре абсолютно доминировала пыльца берёзы. Фактически ход кривой обилия микроугольков зеркально отражает реконструированное годовое количество осадков, хотя это два не зависимых друг от друга индикатора.

Корреляция палеоэкологических данных болота Круглое с соседними районами. Сопоставление полученных палеоэкологических данных с палинологическими данными соседних районов показало довольно хорошее совпадение выявленных нами рубежей изменения увлажнённости климата с более южными лесостепными и даже степными районами Западной Сибири. Так, например, распространение сосны и кедра по данным пыльцевой диаграммы болота Круглое началось около 3300 л.н., а по данным пыльцевой диаграммы Каякское Займище (54° 57' с.ш., 81° 01' в.д.) в Барабинской лесостепи [15] – после 3500 л.н. В то же время сосна с переменным успехом произрастала в течение последних 6000 лет на песчаных отложениях борových террас р. Оби, что можно видеть по пыльцевой диаграмме болота Ново-Успенка в левобережной пойме р. Оби [10]. Однако в ботаническом составе торфа этой диаграммы зафиксированы периоды увлажнения, синхронные периодам «Римского потепления» и «Средневекового потепления». Такая картина скорее отражает увлажнение более южных регионов Сибири, чем непосредственно лесной зоны. Это не удивительно, поскольку пойменные болота р. Оби увлажняются в большей мере паводковыми водами, приносимыми с гор Южной Сибири. Реконструкции изменений уровня вод и увлажнённости климата по пыльцевым данным озера Большое Яровое (52° 56' с.ш., 78° 35' в.д.), находящегося еще южнее в Кулундинской степи [16], выявило продолжительный сухой период, длившийся с 3700 л.н. до 1920 л.н. Синхронно с этим, реконструкции годового количества осадков по

пыльцевым данным болота Круглое указывают на более сухие климатические условия, имевшие место с 5300 по 2000 л.н., прерываемые более влажными, но краткими эпизодами 4300 и 2800 л.н. Подъем уровня вод в озере Большое Яровое, отмеченный авторами 1920–150 л.н., сопоставим с влажным периодом, зафиксированным пыльцевыми и ризоподными комплексами на болоте Круглое с 1940 по 400 л.н. Сухой и более холодный период реконструирован 2800–1700 л.н. по озёрным отложениям озера Белое (55° 39' с.ш., 82° 70' в.д.), которое находится у южной границы лесной зоны между Новосибирской и Томской областями [17]. Наиболее влажный период по данным этих авторов имел место 1300–200 л.н., что также не противоречит влажному периоду (1940–400 л.н.), выявленному по данным болота Круглое.

Таким образом, полученные нами палеоэкологические свидетельства (пыльцевые и ризоподные) изменения увлажнения климата и локальных болотных условий хорошо совпадают с данными других авторов для территории юга Западной Сибири, но показывают более детальную картину реакции локальных и региональных элементов биогеоценозов на эти изменения. В некоторых случаях эти реакции не совпадают. Это наблюдается при гетерохронном увлажнении лесной и степной зон. Несовпадение имеет место чаще при менее длительных климатических колебаниях. Более же длительные по времени климатические изменения фиксируются на изучаемой территории синхронно как региональными, так и локальными биоиндикаторами.

Выводы

Таким образом, комплексные палеоэкологические исследования изолированного болотного массива Круглое в южно-таёжной зоне Западной Сибири позволили сделать следующие выводы:

1. В атлантическом периоде голоцена, до начала заболачивания, на восточной окраине Большого Васюганского болота были распространены открытые ландшафты с разнотравно-полынными растительными ассоциациями.

2. Заболачивание и эвтрофное торфонакопление на исследуемой территории началось, вероятно, с похолоданием и увлажнением климата после 5150 л.н., с этого времени и до 3130 л.н. на этой территории доминировала берёзовая лесостепь и эвтрофные хвощево-осоковые болота.

3. После 3130 кал. л.н., вероятно, вследствие дальнейшего увлажнения климата, берёзовая лесостепь сменилась сомкнутыми южно-таёжными лесами.

4. Около 1340 л.н. в условиях наиболее влажного климата средневековья на исследуемой территории максимально распространились кедровые леса, и болото Круглое перешло в олиготрофную стадию развития с сосново-кустарничково-сфагновым растительным покровом. Комплексы раковинных амёб отреагировали на это резким увеличением плотности сообществ.

5. Во время малого ледникового периода на исследуемой территории резко сократилась роль кедровых лесов, распространилась берёза, и увеличилось присутствие полыни, что может быть следствием как более сухого климата, так и антропогенного влияния на ландшафт.

6. В южно-таёжной зоне Западной Сибири вековая динамика увлажнения климата была зафиксирована в растительном покрове болота более ярко в период прохождения им эвтрофной и мезотрофной стадий развития, в то время как в олиготрофную стадию болотная растительность не реагировала на неё. Напротив, комплексы раковинных амёб оказались более чувствительными индикаторами вековой динамики увлажнения именно в олиготрофную стадию развития болота.

7. В целом на общую динамику локальной растительности и комплексов раковинных амёб, обитавших на болоте, определяющее влияние оказывало эндогенное развитие болотного массива.

8. Использование двух независимых биоиндикаторов (спорово-пыльцевых и ризоподных комплексов) позволило более достоверно реконструировать вековую динамику увлажнения климата, несмотря на ограничивающее влияние стадий эндогенного развития болота как на спорово-пыльцевые комплексы (в олиготрофной стадии), так и на комплексы раковинных амёб (в эвтрофной стадии).

9. Данные комплексных палеоэкологических исследований изолированного болотного массива в южно-таёжной зоне Западной Сибири подтверждают гипотезу гетерохронности вековой цикличности увлажнения в лесной и степной зонах Западной Сибири.

Литература

1. IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis // Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P.M. Midgley (Eds.). Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA : Cambridge University Press, 2014. 27 p. URL: <http://www.climatechange2013.org> (accessed: 21.05.2018).
2. Кац Н.Я., Кац С.В. О позднечетвертичной истории ландшафтов южной части Западной Сибири // Почвоведение. 1949. № 8. С. 441–456.
3. MacDonald G.M., Velichko A.A., Kremenetski C.V., Borisova O.K., Gol'eva A.A., Andreev A.A., Gwynar L.C., Riding R.T., Forman S.L., Edwards T.W.D., Araven R., Hammalund D., Szeicz J.M., Gattaulin V. Holocene Treeline History and Climate Change Across Northern Eurasia // Quaternary Research. 2000. № 53. PP. 302–311.
4. Тимошок Е.Е., Филимонова Е.О., Пропастилова О.Ю. Структура и формирование деревьев в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта // Экология. 2009. № 3. С. 189–194.
5. Соловьёва В.В. Что такое «экотон» // Самарский научный вестник. 2014. № 2 (7). С. 116–119.
6. Пьявченко Н.И. О возрасте торфяников и сменах растительности на юге Западной Сибири в голоцене // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 1983. № 52. С. 164–170.

7. Dyukarev A.G., Pologova N.N. Soil-geographical zoning of the Tomsk Oblast // *Eurasian Soil Science*. 2002. № 35 (3). PP. 248–257.
8. Kulizhsky S.P., Loiko S.V., Konstantinov A.O., Kritskov I.V., Istigechev G.L., Lim AG., Kuzmina D.M. Lithological sequence of soil formation on the low terraces of the Ob and the Tom rivers in the south of Tomsk Oblast // *International Journal of Environmental studies*. 2015. Vol. 72, № 6. PP. 1037–1046. doi: [10.1080/00207233.2015.1039346](https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1039346)
9. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 199 с.
10. Blyakharchuk T.A. Four new pollen sections tracing the Holocene vegetational development of the southern part of the West Siberian Lowland // *The Holocene*. 2003. № 13 (5). PP. 715–731.
11. Бляхарчук Т.А. Новые палеопалинологические данные о динамике растительного покрова Западной Сибири и прилегающих территорий в голоцене. Новосибирск : ГЕО, 2012. 139 с.
12. Кац Н.Я., Кац С.В., Скобеева Е.И. Атлас растительных остатков в торфах. М. : Недра, 1977. 370 с.
13. Kurina I.V., Li H. Why do testate amoeba optima related to water table depth vary? // *Microbial Ecology*, 2018. URL: <http://link.springer.com/article/10.1007/s00248-018-1202-4> (accessed: 20.05.2018). doi: [10.1007/s00248-018-1202-4](https://doi.org/10.1007/s00248-018-1202-4)
14. Борисова О.К., Зеликсон Э.М., Кременецкий К.В., Новенко Е.Ю. Ландшафтно-климатические изменения в Западной Сибири в позднеледниковье и голоцене в свете новых палинологических данных // *Известия РАН. Серия географическая*. 2005. № 6. С. 38–49.
15. Левина Т.П., Орлова Л.А., Панычев В.А., Пономарёва Е.А. Радиохронология и пыльцевая стратиграфия голоценового торфяника Каякское Займище (Барабинская лесостепь) // *Региональная геохронология Сибири и Дальнего Востока*. Новосибирск : Наука, 1987. С. 136–143.
16. Rudaya N., Nazarova L., Nourgaliev D., Papin D., Frolova L. Mid-Holocene environmental history of Kulunda, southern West-Siberia vegetation, climate and humans // *Quaternary Science Reviews*. 2012. № 48. PP. 32–42. doi: [10.1016/j.quascirev.2012.06.002](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.06.002)
17. Krivonogov S.K., Takahara H., Yamamuro M., Preis Y.I., Khazina I.V., Khazin L.B., Kuzmin Y.V., Safonova I.Y., Ignatova N.V. Regional to local environmental changes in southern Western Siberia: Evidence from biotic records of mid to late Holocene sediments of Lake Beloye // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012. № 331–332. PP. 177–193. doi: [10.1016/j.palaeo.2011.09.013](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.09.013)
18. Гричук В.П., Заклинская Е.Д. Анализ ископаемой пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М. : Географиздат, 1948. 223 с.
19. Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева И.Д., Тарасевич В.Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л. : Наука, 1983. 208 с.
20. Куприянова Л.А., Алёшина Л.А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л. : Наука, 1978. 184 с.
21. Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. *Pollen Analysis*, second ed. Oxford : Blackwell Scientific, 1991. 216 p.
22. Patterson W.A., Edwards L.J., Maguire D.J. Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire // *Quaternary Science Reviews*. 1987. № 6. PP. 3–23.
23. Бляхарчук Т.А. Отражение ботанического биоразнообразия в поверхностных спорово-пыльцевых спектрах гор Южной Сибири // *Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона : материалы 10-й Международной научно-практической конференции 26–29 сентября 2007 г. Кызыл : Изд-во Тувинского государственного университета, 2007. С. 30–32.*
24. Куликова Г.Г. Краткое пособие к ботаническому анализу торфа. М. : Недра, 1974. 94 с.

25. Домбровская А.В., Коренева М.М., Тюремнов С.Н. Атлас растительных остатков, встречающихся в торфе. М. ; Л. : Госэнергоиздат, 1959. 137 с.
26. Савич-Любичская Л.И., Смирнова З.Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л. : Наука, 1968. 112 с.
27. Мульдьяров Е.Я. Определитель листостебельных мхов Томской области : учеб. пособие. Томск: Изд-во Томского университета, 1990. 208 с.
28. Christen J.A., Perez E.S. A new robust statistical model for radiocarbon data // Radiocarbon. 2010. № 51. PP. 1047–1059.
29. Blaauw M., Christen J.A. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process // Bayesian Analysis. 2011. № 6. PP. 457–474. doi: [10.1214/11-BA618](https://doi.org/10.1214/11-BA618)
30. Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Haffidason H., Hajdas I., Hatte C., Heaton T.J., Hoffmann D.L., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Turney C.S.M., van der Plicht J. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 yr cal BP // Radiocarbon. 2013. № 55(4). PP. 1869–1887. doi: [10.2458/azu_js_rc.55.16947](https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947)
31. Букреева Г.Ф., Архипов С.А., Волкова В.С., Орлова Л.А. Климат Западной Сибири в прошлом и в будущем // Геология и геофизика. 1995. № 36 (11). С. 3–22.
32. Bukreeva G.F. Pattern recognition many-dimensional analysis for palaeogeographic reconstruction of Holocene // Acta Palaeobotanica. 1991. № 31. PP. 289–294.
33. Grimm E.C. TGView Version 2.0.2. Springfield : Illinois State Museum research and Collections Center, 2004.
34. Гумилёв Л.Н. Тысячелетие вокруг Каспия. М. : Мишель и К°, 1993. 336 с.
35. Гумилёв Л.Н. Гетерохронность увлажнения Евразии в древности (ландшафт и этнос: IV) // Вестник ЛГУ. 1966. № 6. С. 64–71.
36. Абросов В.Н. Гетерохронность периодов повышенного увлажнения гумидной и аридной зон // Известия ВГО. 1962. № 4. URL: <http://www.gumilevica.kulichki.net/matter/Article25.htm> (дата обращения: 29.05.2018).
37. Chen J.H., Chen F.H., Feng S., Huang W., Liu J.B., Zhou A.F. Hydroclimatic change in China and surroundings during the medieval climate anomaly and Little ice age: spatial pattern and possible mechanisms // Quaternary Science Reviews. 2015. № 107. PP. 98–111. doi: [10.1016/j.quascirev.2014.10.012](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.10.012)

*Поступила в редакцию 31.05.2018 г.; повторно 06.12.2018 г.;
принята 25.12.2018 г.; опубликована 21.03.2019 г.*

Авторский коллектив:

Бляхарчук Татьяна Артемьевна – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (634055, г. Томск, Россия, пр. Академический, 10/3).

E-mail: blyakharchuk@mail.ru

Курьина Ирина Владимировна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (634055, г. Томск, Россия, пр. Академический, 10/3).

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru

Пологова Нина Николаевна – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (634055, г. Томск, Россия, пр. Академический 10/3).

For citation: Blyakharchuk TA, Kurina IV, Pologova NN. Late-Holocene dynamics of vegetation cover and humidity of climate in the southeastern sector of the West Siberian Plain according to the data of palynological and rhizopod research of peat deposits. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:164-189. doi: [10.17223/19988591/44/9](https://doi.org/10.17223/19988591/44/9) In Russian, English Summary

Tatiana A. Blyakharchuk, Irina V. Kurina, Nina N. Pologova

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

Late-Holocene dynamics of vegetation cover and humidity of climate in the southeastern sector of the West Siberian Plain according to the data of palynological and rhizopod research of peat deposits

The study of climatic dynamics that affects the territories with the main concentration of agricultural production in Siberia is complicated by the lack of sufficiently long-term instrumental observations of changes in climatic parameters. Investigations of such natural archives as lake and peat sediments, which are widespread in Western Siberia help to solve this problem. Paleopalynological studies, accompanied by the results of additional paleoecological research methods, namely multi proxy paleoecological studies, provide valuable information on the dynamics of the biogeocoenotic cover of the Earth at various levels of its organization, allowing to link geomorphology, soils, vegetation, air currents, climate, as well as biocenoses at different levels of their organization from the microscopic world to geographic zoning. One of the least paleogeographically studied regions is the vast territory of Siberia.

We performed a multi-proxy paleoecological investigation of isolated peat massif Krugloe mire (56°53'01.44"N, 84°34'43.08"E) located in the eastern outskirts of the Great Vasyugan mire on the terrace of the Bakhchar river (See Fig. 1) by methods of spore-pollen, testate amoebae (rhizopod), macrofossil peat analyses and microcharcoal analysis to study past environmental and climatic changes. Using the results of performed spore-pollen analysis of the peat section, a spore-pollen diagram was constructed (See Fig. 3). Two radiocarbon dates were obtained for study section (See Table 1).

In this research we revealed that sedimentation (first, mineral and, then, peat deposition) on the peat massif began 5320 cal. yrs ago and had continued to the present day. We visually distinguished nine local pollen zones in the spore-pollen diagram reflecting nine stages in the development of regional vegetation (See Table 2). Based on available radiocarbon dates using the Bacon program (See Fig. 2), we calculated the age of pollen zones, and that of the corresponding changes in regional and local vegetation. Also based on pollen data using Bukreeva's formula (1991), calculated by multivariate statistical analysis of a large number of modern pollen spectra and corresponding climatic parameters, we reconstructed the dynamics of the annual amount of precipitation (See Fig. 5). Due to the performed research, we found out that during the existence of the mire, the vegetation cover of the study area changed from steppe mixed-wormwood communities to birch forest-steppe with areas of rich-herb meadows and then to thick southern taiga with cedar-birch and birch-cedar forests. We discovered that a significant decline in the role of cedar, fir and spruce in the study area started about 800 years ago. During the Little Ice Age (LIA) on the pollen diagram of Krugloe mire, an increase in the abundance of wormwood (*Artemisia*) pollen was noted. It is possible that it reflects the global increase in the role of steppe vegetation in the region due to the forming of a more continental climate in the central regions of Eurasia. An alternative hypothesis supposes that an increase in *Artemisia* pollen may indicate the beginning of anthropogenic impact on the vegetation cover in the study area intensified during the LIA. At the same time, we found out that more arid conditions in the second half of the LIA were noted both in pollen and in testate amoebae complexes (See Fig. 4), which supports the climatic hypothesis. We show that the mire in its endogenous development passed through eutrophic, mesotrophic and oligotrophic stages. The mire development

is reflected in macrofossil composition of peat and in pollen of local mire plants. We found out that these stages in the development of the mire coincide with specific changes in regional vegetation surrounding the mire. For example, transition from the eutrophic stage to the mesotrophic one took place 3130 cal. yrs ago, simultaneously with the spread of thick southern taiga forests on the area of the former birch forest-steppe. In the period of the maximum distribution of Siberian cedar (*Pinus sibirica*) forests in the investigated territory 1300 calendar years ago, the mire passed to the oligotrophic stage of development. We hypothesize that the revealed change in local and regional vegetation was caused by a general increase in the climate humidity in the late Holocene. Our investigation of testate amoebae complexes from the same section showed that their abundance and species composition are largely determined by the endogenous stage of the mire development. But during the oligotrophic stage of the mire development, the complexes of testate amoebae were more sensitive to the centennial and decadal fluctuations in the moisture content of the climate than the local mire vegetation and regional terrestrial vegetation. We established that the content of micro charcoal in peat is maximal in the lower layers of peat. Probably, the abundance of micro charcoal increased largely due to the influence of fires on the mire with peat thickness less than 45 cm. We discovered that the effect of post-fire plant communities on pollen spectra is indicated by the increase in the abundance of *Artemisia*, Poaceae, *Urtica*, *Filipendula* and *Thalictrum* pollen synchronous to microcharcoal maxima. We assume that an increase in the frequency of fires during initial period of the mire development was also stimulated by a more arid climate at the beginning of the mire development, since the course of the curve of the abundance of micro charcoals mirrors the reconstructed annual precipitation. Paleoeological evidence from Krugloe mire (pollen and testate amoebae) agree in general with the data of other authors for the territory of southern Western Siberia, but show a more detailed picture of the reaction of local and regional elements of biogeocenoses to climatic changes. In some cases, these reactions do not coincide with the data of other researchers. This is observed when we compare our Krugloe mire paleoreconstructions with more distant points of research, located in the steppe zone of West Siberia. We hypothesize that such cases reflect heterochronic moistening of the forest and steppe zones of Siberia. A mismatch occurs more often with less prolonged climatic variations. When more prolonged climatic changes are recorded, both regional and local bioindicators react synchronously in the study area. In general, the dynamics of climate humidity revealed by biological indicators (pollen complexes, testate amoebae complexes, botanical composition of peat, pollen types diversity, microcharcoal), coincides well with the historical evidence given in the work of LG Gumilev (1993), and confirms the hypothesis of heterochronic moistening of the steppe and forest zones.

The paper contains 5 Figures, 2 Tables and 37 References.

Key words: West Siberia; pollen analysis; testate amoebae; climatic changes; Great Vasyugan Mire; history of vegetation.

Funding: The research was carried out in the framework of the State Budget theme (No AAAAA-A16-116041356666-6) and with the support of the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 17-55-52020 / MNT_a).

Acknowledgments: The authors are grateful to Anatoly Grigor'evich Dyukarev, Dr. Sci. (Geogr.) for providing peat samples and radiocarbon dates of Krugloe mire section and to Natalia Aleksandrovna Chernova, Cand. Sci. (Biol.) for performing the botanical analysis of peat. We are also very thankful to anonymous Reviewers for their attentive writing of the text and efforts to improve the manuscript by remarks and advice.

References

1. IPCC, 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. In: *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM, editors. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press; 2014. 27 p. Available at: <http://www.climatechange2013.org> (accessed 21.05.2018).
2. Kats NY, Kats SV. O pozdnechetvertichnoy istorii landshaftov yuzhnoy chasti Zapadnoy Sibiri [On the late Quaternary history of the landscapes of the southern part of Western Siberia]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1949;8:441-456. In Russian
3. MacDonald GM, Velichko AA, Kremenetski CV, Borisova OK, Gol'eva AA, Andreev AA, Gwynar LC, Riding RT, Forman SL, Edwards TWD, Araven R, Hammalund D, Szeicz J.M, Gattaulin V. Holocene treeline history and climate change across Northern Eurasia. *Quaternary Research*. 2000;53:302-311.
4. Timoshok EE, Filimonova EO, Propastilova OY. Structure and formation of conifer stands in the upper timberline ecotone on the North Chuya Ridge, Central Altai. *Russian Journal of Ecology*. 2009;3:189-194. doi: [10.1134/S1067413609030059](https://doi.org/10.1134/S1067413609030059)
5. Solov'eva VV. Chto takoe "ekoton"? [What means "ecotone"?]. *Samarskiy nauchnyy vestnik = Samara Journal of Science*. 2014;2(7):116-119. In Russian
6. P'yavchenko NI. O vozraste torfyanikov i smenakh rastitel'nosti na yuge Zapadnoy Sibiri v golotsene [On the age of peatlands and change in vegetation in the south of Western Siberia in the Holocene]. *Byulleten' komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda*. 1983;52:164-170. In Russian
7. Dyukarev AG, Pologova NN. Soil-geographical zoning of the Tomsk Oblast. *Eurasian Soil Science*. 2002;35(3):248-257.
8. Kulizhsky SP, Loiko SV, Konstantinov AO, Kritskov IV, Istigechev GL, Lim AG, Kuzmina DM. Lithological sequence of soil formation on the low terraces of the Ob and the Tom rivers in the south of Tomsk Oblast. *International Journal of Environmental Studies*. 2015;6:1037-1046. doi: [10.1080/00207233.2015.1039346](https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1039346)
9. Khotinskiy NA. Golotsen Severnoy Evrazii [Holocene of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 199 p. In Russian
10. Blyakharchuk TA. Four new pollen sections tracing the Holocene vegetational development of the southern part of the West Siberian Lowland. *The Holocene*. 2003;13(5):715-731. doi: [10.1191/0959683603hl658rp](https://doi.org/10.1191/0959683603hl658rp)
11. Blyakharchuk TA. Novye paleopalinologicheskie dannye o dinamike rastitel'nogo pokrova Zapadnoy Sibiri i prilgayushchikh territoriy v golotsene [New paleopalinological data on the dynamics of vegetation cover in Western Siberia and adjacent territories in the Holocene]. Novosibirsk: Akademicheskoe izdatel'stvo «GEO» Publ.; 2012. 139 p. In Russian
12. Kats NY, Kats SV, Skobeeva EI. Atlas rastitel'nykh ostatkov v torfakh [Atlas of plant remnants in peat]. Moscow: Nedra Publ.; 1977. 370 p. In Russian
13. Kurina IV, Li H. Why do testate amoeba optima related to water table depth vary? *Microbial Ecology*. 2019;77(1):37-55. doi: [10.1007/s00248-018-1202-4](https://doi.org/10.1007/s00248-018-1202-4)
14. Borisova OK, Zelikson EM, Kremenetsky KV, Novenko EY. Landscape and climate changes in West Siberia during the Lateglacial and Holocene: New palynological Data. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. 2005;6:38-49. In Russian
15. Levina TP, Orlova LA, Panychev VA, Ponomareva EA. Radiokhronologiya i pyl'tsevaya stratigrafiya golotsenovogo torfyanika Kayakskoe Zaymishche (Barabinskaya lesostep') [Radiochronology and pollen stratigraphy of the Holocene peatland Kayak Zaymische (Barabinsk forest-steppe)]. In: *Regional'naya geokhronologiya Sibiri i Dal'nego Vostoka*

- [Regional geochronology of Siberia and the Far East]. Nikolaeva IV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. pp. 136-143. In Russian
16. Rudaya N, Nazarova L, Nourgaliev D, Papin D, Frolova L. Mid-Holocene environmental history of Kulunda, southern West-Siberia vegetation, climate and humans. *Quaternary Science Reviews*. 2012;48:32-42. doi: [10.1016/j.quascirev.2012.06.002](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.06.002)
 17. Krivonogov SK, Takahara H., Yamamuro M, Preis YI, Khazina IV, Khazin LB, Kuzmin YV, Safonova IY, Ignatova NV. Regional to local environmental changes in southern Western Siberia: Evidence from biotic records of mid to late Holocene sediments of Lake Belye. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012;331-332:177-193. doi: [10.1016/j.palaeo.2011.09.013](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.09.013)
 18. Grichuk VP, Zaklinskaya ED. Analiz iskopaemoy pyl'tsy i spor i ego primeneniye v paleogeografii [Analysis of fossil pollen and spores and its application in paleogeography]. Moscow: Geografizdat Publ.; 1948. 223 p. In Russian
 19. Bobrov AE, Kupriyanova LA, Litvintseva ID, Tarasevich VF. Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa golosemennykh i odnodol'nykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR [Spores of fern-like and monocotyledonous flora of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1983. 208 p. In Russian
 20. Kupriyanova LA, Aleshina LA. Pyl'tsa dvudol'nykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR [Pollen of dicot plants of the flora of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 184 p. In Russian
 21. Moore PD, Web JA, Collinson ME. Pollen Analysis. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publ.; 1991. 216 p.
 22. Patterson WA, Edwards LJ, Maguire DJ. Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire. *Quaternary Science Reviews*. 1987;6:3-23.
 23. Blyakharchuk TA. Otrazheniye botanicheskogo bioraznoobraziya v poverkhnostnykh sporovo-pyl'tsevykh spektrakh gor Yuzhnoy Sibiri [Reflection of botanical biodiversity in the surface spore-pollen spectra of the mountains of Southern Siberia]. In: *Bioraznoobrazie i sokhraneniye genofonda flory, fauny i narodonaseleniya Tsentral'no-Aziatskogo regiona*. Materialy nauch. konf. [Biodiversity and preservation of the flora, fauna and human population of the Central Asian region. Proc. of the Sci. Conf. (Kyzyl, Russia, 26-29 September, 2007)]. Kyzyl: Tuvin State Univ. Publ.; 2007. pp. 30-32. In Russian
 24. Kulikova GG. Kratkoe posobie k botanicheskomu analizu torfa [A short guide to botanical analysis of peat]. Moscow: Nedra Publ.; 1974. 94 p. In Russian
 25. Dombrovskaya AV, Koreneva MM, Tyuremnov SN. Atlas rastitel'nykh ostatkov, vstrechayushchikhsya v torfe [Atlas of plant macrofossils found in peat]. Moscow-Leningrad: Gosenergoizdat Publ.; 1959. 137 p. In Russian
 26. Savich-Lyubitskaya LI, Smirnova ZN. Opredelitel' sfagnovykh mkhov SSSR [Reference book of sphagnum mosses of the USSR]. Leningrad: Nauka, Publ.; 1968. 112 p. In Russian
 27. Mul'diyarov EYa. Opredelitel' listostebel'nykh mkhov Tomskoy oblasti. Uchebnoe posobie [Reference book of frondiferous mosses of Tomsk oblast. Tutorial]. Tomsk: Tomsk University Press; 1990. 208 p. In Russian
 28. Christen JA, Perez ES. A new robust statistical model for radiocarbon data. *Radiocarbon*. 2010;51:1047-1059.
 29. Blaauw M, Christen JA. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*. 2011;6:457-474. doi: [10.1214/11-BA618](https://doi.org/10.1214/11-BA618)
 30. Reimer PJ, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Blackwell PG, Bronk Ramsey C, Buck CE, Edwards RL, Friedrich M, Grootes PM, Guilderson TP, Hafliðason H, Hajdas I, Hatté C, Heaton TJ, Hoffmann DL, Hogg AG, Hughen KA, Kaiser KF, Kromer B, Manning SW, Niu M, Reimer RW, Richards DA, Scott EM, Southon JR, Turney CSM, van der Plicht J. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 yr cal BP. *Radiocarbon*. 2013;55(4):1869-1887. doi: [10.2458/azu_js_rc.55.16947](https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947)

31. Bukreeva GF, Arkhipov SA, Volkova VS, Orlova LA. Klimat Zapadnoy Sibiri v proshlom i v budushchem [The climate of Western Siberia in the past and in the future]. *Geologiya i geofizika = Russian Geology and Geophysics*. 1995;36(11):3-22. In Russian
32. Bukreeva GF. Pattern recognition many-dimensional analysis for palaeogeographic reconstruction of Holocene. *Acta Palaeobotanica*. 1991;31:289-294.
33. Grimm EC. TGView Version 2.0.2 (Software). Springfield: Illinois State Museum research and Collections Center; 2004.
34. Gumilev LN. Tysyacheletie vokrug Kaspiya [Millennium around the Caspian Sea]. Moscow: Mishel' & K° Publ.; 1993. 336 p. In Russian
35. Gumilev LN. Geterokhronnost' uvlazhneniya Evrazii v drevnosti (landshaft i etnos: IV) [Heterochronality of humidification of Eurasia in Antiquity (Landscape and Ethnos: IV)]. *Vestnik Leningradskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 1966;6:64-71. In Russian
36. Abrosov VN. Geterokhronnost' periodov povyshennogo uvlazhneniya gumidnoy i aridnoy zon [Heterochrony of increased humidification periods of humid and arid zones]. *Izvestiya Vserossiskogo Geograficheskogo Obshestva*. 1962;4. Available at: <http://www.gumilevica.kulichki.net/matter/Article25.htm> (accessed 29.08.2018). In Russian
37. Chen JH, Chen FH, Feng S, Huang W, Liu JB, Zhou AF. Hydroclimatic change in China and surroundings during the medieval climate anomaly and Little ice age: spatial pattern and possible mechanisms. *Quaternary Science Reviews*. 2015;107:98-111. doi: [10.1016/j.quascirev.2014.10.012](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.10.012)

*Received 31 May 2018; Revised 06 December 2018;
Accepted 25 December 2018; Published 21 March 2019*

Author info:

Blyakharchuk Tatiana A, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: blyakharchuk@mail.ru

Kurina Irina V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru

Pologova Nina N, 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 Academicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

УДК 631.436; 551.5; 504.456
doi: 10.17223/19988591/45/10

Н.Г. Коронатова, Н.П. Миронычева-Токарева

*Институт почвоведения и агрохимии Сибирского отделения
Российской академии наук, г. Новосибирск, Россия*

Температурный режим торфяных олиготрофных почв лесостепи Западной Сибири (на примере Николаевского яма)

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ
№ 16-55-16007 НЦНИЛ_а.

Приведены результаты пятилетнего наблюдения за температурным режимом торфяной олиготрофной почвы сосново-кустарничково-сфагнового верхового болота (Николаевского яма), расположенного в лесостепной зоне Западной Сибири (55°08'59"N, 79°02'59"E). Почвенную температуру фиксировали автономными измерителями профиля температуры на глубинах 2, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 60, 80, 120, 160, 240 см с шагом в 1 ч. По всему почвенному профилю определены средняя годовая, средняя месячная температуры, годовая амплитуда, суммы положительных и отрицательных средних суточных температур, градиенты температур, длительности безморозных и переходных периодов, динамика глубины сезонномёрзлого слоя. Показано, что температурный режим торфяной олиготрофной почвы определяется ходом температур воздуха, присутствием и уровнем стояния болотных вод, а также наличием и временем установления снежного покрова. По сравнению с аналогичными почвами южной тайги торфяная почва Николаевского яма характеризуется более континентальным почвенным климатом.

Ключевые слова: *верховое сосново-кустарничково-сфагновое болото; ям; лесостепь; автономный измеритель профиля температуры.*

Введение

Верховые сосново-кустарничково-сфагновые болота (ямы) в лесостепной зоне Западной Сибири – это уникальные экстразональные экосистемы, которые существуют в условиях недостаточного увлажнения среди засоленных почв и низинных евтрофных болот (займищ) [1]. Данные ямы имеют вид небольших округлых островков площадью от нескольких единиц до нескольких десятков квадратных километров, в центральной части которых часто образуются вторичные озёра. Ямы являются очагами произрастания арктобореальных и бореальных растений на южной границе их распространения [2], чувствительных к климатическим изменениям. Поэтому необходимы мониторинговые наблюдения за динамикой климатических пара-

метров окружающей среды. Однако до сих пор не проводилось режимных метеорологических наблюдений, в частности, изучения температурного режима торфяной залежи на территории таких болот.

Температурный режим почв зависит от радиационного баланса и интенсивности теплообмена между атмосферой и подстилающими грунтами. Исследования, проведённые в различных регионах Сибири, показывают, что высота снежного покрова в зимний период имеет большее влияние на температуру почвы, чем температура воздуха [3–5]. Начиная с середины XX в. наблюдается тенденция к повышению температуры почв Сибири [6, 7], причём преимущественно в холодный период года [8]. В летнее время быстрый прогрев верхнего слоя торфяной залежи может осуществляться потоком дождевой влаги [9].

Характер растительности оказывает влияние на температурный режим почвы, в частности, время её промерзания и оттаивания [10]. В южной тайге Западной Сибири многолетний мониторинг температурного режима торфяной залежи сосново-кустарничково-сфагнового верхового болота показал, что теплоизолирующая способность мохового очёса и насыщенность водой являются причиной тепловой инерции, что выражается в уменьшении температурных колебаний, снижении прогревания в тёплое время года и остывания – в холодное, а также падении глубины промерзания в три раза по сравнению с минеральными почвами [11, 12]. Теплопроводность мхов и объёмная теплоёмкость не зависят от толщины мохового мата и линейно зависят от содержания в нём воды, но эти зависимости не видоспецифичны; мхи снижают амплитуду почвенной температуры и частоту замерзания-оттаивания в течение вегетационного сезона, но не среднюю температуру почвы [13]. В течение года торфяная залежь открытых травяно-сфагновых верховых болот теплее по сравнению с рьями [14].

Цель данной работы – выявление особенностей температурного режима торфяной олиготрофной почвы сосново-кустарничково-сфагнового верхового болота в Барабинской лесостепи Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

Исследование проведено на территории Николаевского рья (также называемого «урочище Ипатиха»), который расположен в Убинском районе Новосибирской области в пределах Барабинской лесостепи (55°08'59"N, 79°02'59"E). Почвы рья торфяные олиготрофные [15]. Залежь сложена главным образом верховым фускум-торфом слабой степени разложения, глубина залежи в центре рья 4,3 м [16]. Болотные воды весной стояли на глубине 5–20 см (от уровня межкочечных понижений) и опускались к концу лета до 40–70 см. Фитоценоз в центральной части рья представлял собой сосново-кустарничково-сфагновое сообщество, а по периферии – берёзово-кустарничково-сфагновое. Древесный ярус сформирован болотной формой

сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. f. *uliginosa* Abolin и берёзой пушистой *Betula pubescens* Ehrh. Среди кустарничков преобладали *Ledum palustre* L. и *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, присутствовали *Vaccinium vitis-idaea* L., *Охосoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. Травяной покров не развит, редко встречался *Rubus chamaemorus* L. В моховом покрове доминировали *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. и *S. angustifolium* (Russ. ex Russ.) C.Jens., на низких кочках росли *S. magellanicum* Brid. и *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw.

Климатические характеристики района исследования, полученные по данным метеостанции Барабинск [17], приведены в табл. 1. Средняя годовая температура воздуха в течение 4 лет менялась от $-0,1$ до $2,8^{\circ}\text{C}$, при этом среднее многолетнее значение для данной территории за последние 30 лет (1981–2010 гг.) составило $1,2^{\circ}\text{C}$ [18]. Самым тёплым месяцем года являлся не только июль (2013 и 2016 гг.), но также июнь (2015 г.), а в 2014 г. близкие средние месячные температуры ($17,2$ – $17,9^{\circ}\text{C}$) наблюдались в течение трёх летних месяцев с максимумом в августе.

Таблица 1 [Table 1]

**Климатическая характеристика района исследования
по данным метеостанции Барабинск [17]
[Climatic characteristics of the study area according to Barabinsk meteorological station]**

Параметры [Parameters]	Годы [Years]			
	2012/13	2013/14	2014/15	2015/16
Средняя годовая температура [Average annual temperature], $^{\circ}\text{C}$	$-0,1$	$2,0$	$2,0$	$2,8$
Средняя температура самого тёплого месяца [Average temperature of the warmest month], $^{\circ}\text{C}$	$18,7$	$17,9$	$19,6$	$19,8$
Средняя температура самого холодного месяца [Average temperature of the coldest month], $^{\circ}\text{C}$	$-25,5$	$-21,0$	$-15,2$	$-22,1$
Сумма положительных температур воздуха [Sum of positive temperatures], $^{\circ}\text{C}$	$2\ 324$	$2\ 378$	$2\ 595$	$2\ 717$
Сумма отрицательных температур воздуха [Sum of negative temperatures], $^{\circ}\text{C}$	$-2\ 365$	$-1\ 666$	$-1\ 808$	$-1\ 660$
Годовая сумма осадков, мм [Annual precipitations, mm]	513	330	429	417

Примечание. Здесь и далее началом года считается 1 октября предыдущего года, а окончанием – 30 сентября текущего года (так называемый «гидрологический год»), поскольку в календарном году холодный период разбивается летним периодом на два несвязанных временных отрезка, обобщённая метеорологическая характеристика которых не имеет смысла для возможной интерпретации биологических и биохимических процессов в летнее время, обусловленных текущими и предшествующими погодными условиями.

[*Note.* Hereinafter, the beginning of the year is considered October 1 of the previous year, and the end is September 30 of the current year (the so-called “Hydrological Year”), since in the calendar year, the cold period is broken by the summer into two unconnected time intervals, the generalized meteorological characteristics of which are purposeless for possible interpretation of biological and biochemical processes in the summer time which are due to current and previous weather conditions].

Минимальная средняя месячная температура воздуха в Барабе $-17,1^{\circ}\text{C}$ [18]. В течение изучаемого периода разброс средних месячных минимумов составил от -15 до -26°C , которые приходились не только на январь, но и на февраль (в 2014 г.), а также на декабрь зимой 2012/13 г. Средние месячные максимумы изменялись значительно меньше, наибольшая разница между годами не превысила 2°C . Годовая сумма средних суточных положительных температур воздуха увеличивалась из года в год, причём разница между 2013 и 2016 гг. составила почти 400°C . Сумма средних суточных отрицательных температур в течение периода наблюдений не отличалась постоянством, наименьшие абсолютные значения (по модулю) получены в 2014 и 2016 гг., а наибольшее – в 2013 г., максимальная разница между годами оказалась около 700°C .

Осенний устойчивый переход температур воздуха через 0°C происходил в первую декаду ноября, но в 2013 г. он пришёлся на последнюю декаду ноября, а в 2016 г. – на вторую декаду октября. В целом за наблюдаемый период зима наступала позже по сравнению с серединой XX в. [1]. Весенний переход температур через 0°C наблюдался, как правило, в первой декаде апреля, а в 2016 г. – в последней декаде марта.

В течение изучаемого периода сумма осадков оказалась выше по сравнению со среднемноголетней, которая составляет в Барабинском районе 380 мм [1, 18]. Доля осадков в летние месяцы составила 31–48% от годовых. Самым дождливым стало лето 2013 г., когда выпало 210 мм осадков. Наибольшее количество летних осадков выпадало обычно в июле и августе, а в 2016 г. – в июне и июле. В мае и июне осадки, как правило, скудны, от 13 до 27 мм в месяц, но май 2013 г. отличался дождливостью (64 мм). Максимальная мощность снежного покрова достигала к февралю–марту от 32 до 47 см в разные годы.

Для изучения температурного режима торфяной олиготрофной почвы Николаевского рьяма использовали автономный измеритель профиля температуры АИПТ (ИМКЭС СО РАН, г. Томск) [19], установленный в центральной части рьяма в крупной кочке. Температуру фиксировали на глубинах 2, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 60, 80, 120, 160, 240 и 320 см, частота измерений – один раз в час. Запись температуры с 05 октября 2012 г. до 22 мая 2017 г. с перерывом в период 24 мая – 25 сентября 2013 г. Датчик на глубине 320 см вышел из строя через 1,5 года работы, поэтому данные для этой глубины включены в немногие приводимые оценки.

Построение графиков, гистограмм и расчёт средних арифметических с определением ошибки средней выполнены в программе Microsoft Excel 7.0. Для выяснения тесноты связи параметров рассчитали коэффициент корреляции Пирсона в программе StatSoft STATISTICA 8.0.

Результаты исследования и обсуждение

Средняя месячная и средняя суточная температура почвы. В тёплое время года ход температуры в верхнем моховом слое рьяма совпадал с хо-

дом температур воздуха: коэффициент корреляции (k) между средними суточными значениями воздуха и поверхностного слоя болота составил 0,94 ($p < 0,0001$). В холодное время года температура воздуха значительно ниже, чем торфяной залежи, динамика хода средних месячных температур совпала лишь частично (рис. 1), k для средних суточных зимних значений составил 0,74 ($p < 0,0001$). В холодный период ход средних суточных температур воздуха и торфяной залежи совпадал только в начале ноября, когда снежный покров тонок и отсутствовала теплоизоляция наземного растительного покрова и торфяной залежи. Так, в ноябре 2012 г. при снижении температуры воздуха до -17°C температура мохового покрова на глубине 2 см опустилась до -11°C , а уже в середине декабря этого же года при снижении температуры воздуха до -39°C температура на этой же глубине оказалась выше: около -7°C . С января по март температура в верхнем слое болота оставалась в пределах $-2 \dots -6^{\circ}\text{C}$ во все годы наблюдений.

Наибольшие средние месячные температуры верхнего мохового слоя болота зафиксированы в июне или июле и повышались от $18,4$ до $20,2^{\circ}\text{C}$ в течение 2014–2016 гг. В верхнем 20-сантиметровом слое разница температуры между годами составила $1,5$ – $1,8^{\circ}\text{C}$, а с глубины 30 см и ниже сократилась до $0,5$ – $0,7^{\circ}\text{C}$. В течение лета прогревание верхнего 20-сантиметрового слоя, где отсутствовали болотные воды и сосредоточены корневые системы растений и живые мхи, происходило равномерно (средняя месячная температура 17 – 20°C), разница между глубинами 2 и 20 см составляла около $1,5^{\circ}\text{C}$ для каждого летнего периода (см. рис. 1). На глубине 30 и 40 см, где периодически присутствовали болотные воды, температура снижалась более существенно: на $1,5$ – 2°C каждые 10 см. В нижележащих постоянно насыщенных болотными водами слоях дальнейшее уменьшение средней месячной температуры на 1 – $1,5^{\circ}\text{C}$ происходило через каждые 10 см до глубины 80 см. Средняя месячная температура летом на протяжении второго метра залежи не превышала 9°C , на глубине 2,4 м – 5°C , а на глубине 3,2 м – 4°C .

Максимальные средние суточные температуры в поверхностном слое болота зафиксированы также в июне и июле, составив $24,7^{\circ}\text{C}$ в 2014–2015 гг. и $23,2^{\circ}\text{C}$ в 2016 г., а температура воздуха в соответствующие дни этих же лет достигала $25,9$; $26,3$ и $24,2^{\circ}\text{C}$.

В зимний период вся торфяная толща обычно охлаждалась до средних месячных температур не ниже -6°C , в то время как средняя месячная температура воздуха опускалась ниже -20°C в феврале 2014 г. и январе 2016 г. и изменялась от -15 до -17°C в январе 2015 и 2017 гг. В то же время самые низкие средние суточные температуры верхней толщи торфяной залежи приходились всегда на ноябрь, опускаясь до $-11 \dots -17^{\circ}\text{C}$, когда ещё не сформирован теплоизолирующий снежный покров и низкие температуры проникают вглубь мохово-торфяной толщи. Так, в 2012 и 2014 гг. минимум температуры на глубине 2 см составил $-10,9$ и $-11,3^{\circ}\text{C}$ при температуре воздуха $-17,3$ и $-18,9^{\circ}\text{C}$ соответственно. В ноябре 2015 и 2016 гг. зафиксированы сильные

морозы со средней суточной температурой воздуха $-22,0$ и $-28,7^{\circ}\text{C}$, температура поверхностного слоя болота оставалась $-15,7$ и $-15,4^{\circ}\text{C}$ соответственно. В 2013 г. ноябрь оказался аномально тёплым, температура воздуха не опускалась ниже -9°C и температура верхнего слоя болота составила $-5,4^{\circ}\text{C}$.

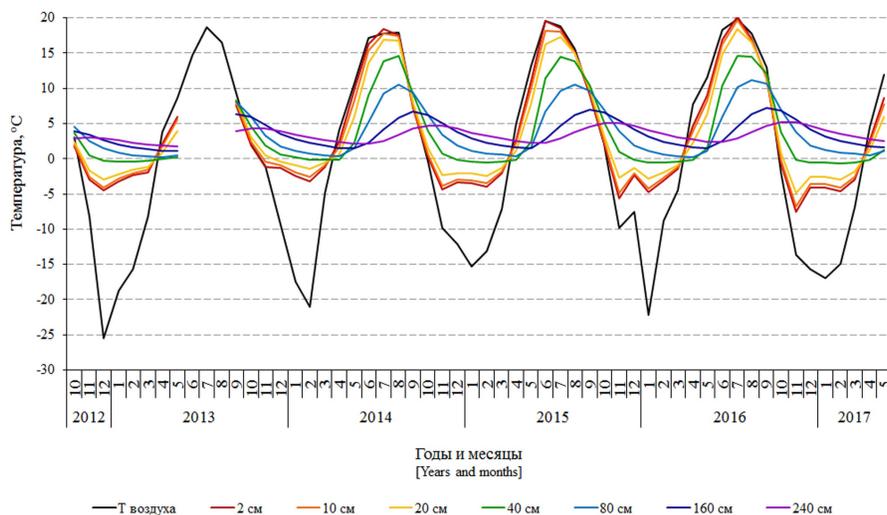


Рис. 1. Динамика хода средних месячных температур воздуха (по данным метеостанции Барабинск) и торфяной залежи на разных глубинах
[Fig. 1. Dynamics of monthly air temperature (according to Barabinsk meteorological station) and peat deposit temperature at different depths.
 On the X-axis - Years and months; on the Y-axis - Temperature, $^{\circ}\text{C}$]

Средние месячные зимние температуры (с ноября по февраль) поверхностного слоя болота снижались год от года, начиная с $-2,0^{\circ}\text{C}$ в 2013/14 г. до $-5,1^{\circ}\text{C}$ в 2016/17 г., хотя более суровые и более мягкие зимы чередовались в течение времени наблюдений. Отрицательные температуры проникали до глубины 40 см во все годы, а в марте–апреле 2016 г. отмечены на глубине 60 см. Ниже 60 см средняя месячная и средняя суточная температура залежи всегда оставалась в зоне положительных значений. Начиная с глубины 40 см и ниже, разница по годам между минимальными средними месячными температурами составила $0,2-0,6^{\circ}\text{C}$, в то время как в верхней 20-сантиметровой толще $-3,5-4,3^{\circ}\text{C}$.

В отличие от такого же болота в южной тайге Западной Сибири [12] в торфяной залежи Николаевского рьяма средние месячные летние температуры выше, а зимние температуры сходны.

Суточные колебания температур имели место в летнее время, и уже на глубине 30 см они составляли около 2°C , а на глубине 40 см – отсутствовали. В то же время в южнотаёжном болоте суточные колебания затухали уже на глубине 15–25 см [9]. Очевидно, более низкое стояние болотных вод Николаевского рьяма определяет большую глубину проникновения суточных колебаний. Изменение температур в связи с кратковременными погодными

флуктуациями длительностью в несколько дней отражалось на динамике температур до глубины 40 см. В нижележащих слоях тепловые волны связаны только с годовой динамикой температур.

Характер запаздывания тепловой волны в верхнем аэрируемом слое торфяной залежи различался в разные годы в зависимости от гидрологических и погодных условий. Так, в 2014 г. запаздывание максимума температуры на месяц отмечено на глубине 30 см, а в 2015 г. – уже на глубине 15 см, и в этом году максимум в поверхностном слое наблюдался в июне, а не в июле, как в другие годы. В 2016 г. во всей толще 2–40 см сдвига температурного максимума, который приходился на июль, по данным средних месячных значений, не наблюдалось. Это можно связать с тем, что в этом году болотные воды стояли высоко, снижаясь от 8 см в конце апреля лишь до 25 см в конце июля, и только осенью они упали ниже 60 см. В залежи ниже 60 см, где постоянно присутствовали болотные воды, динамика запаздывания тепловой волны одинакова из года в год: в слое 60–80 см максимальные месячные температуры зафиксированы в августе, в слое 120–160 см – в сентябре, на глубине 240 см – в октябре, а на глубине 320 см – в декабре, т.е. здесь запаздывание составило 5–6 мес относительно поверхности.

Средние годовые значения температур, годовая амплитуда и сумма температур. Средняя годовая температура составила на глубине 2 см 4,8–5,1°C, почти не изменилась на глубине 20 см (4,7–5,1°C), уменьшилась на глубине 60 см до 4,3–4,6°C и упала на глубине 240 см до 3,3–3,7°C. В каждый год наблюдений отмечено небольшое увеличение средних годовых значений на глубинах 5 и 20 см. Полученные для поверхностного слоя значения на 0,6–0,9°C выше, чем в южной тайге, и снижение температуры с глубиной в Николаевском ряме существеннее, чем в южной тайге, где годовая температура мало менялась ниже 20 см [12].

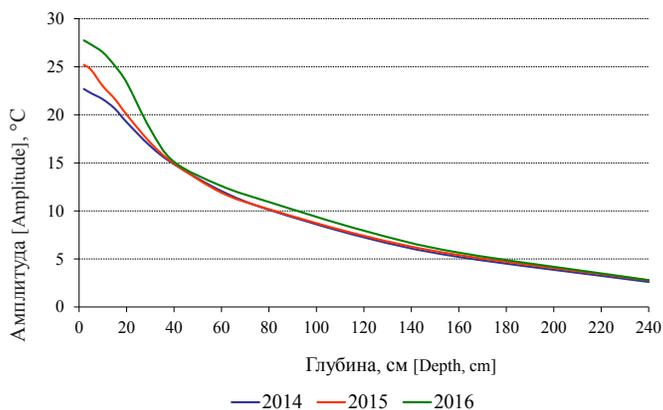


Рис. 2. Годовая амплитуда температур на разных глубинах торфяной залежи
[Fig. 2. Annual amplitude of temperatures at different depths in the peat deposit. On the X-axis - Depth, cm; on the Y-axis - Amplitude, °C]

Годовая амплитуда температуры почвы на глубине 20 см позволяет оценить степень континентальности почв [20]. Амплитуда составила 19,2; 20,0 и 23,4°C с 2014 по 2016 г., что для минеральных почв соответствует умеренному континентальному климату. Годовые амплитуды снижались вниз по профилю (рис. 2). В верхних 30 см разница между годами составила 2–3°C, а в нижележащей торфяной залежи амплитуда оставалась стабильной, разницы между годами не наблюдалось. По сравнению с южно-таёжным болотом [12], амплитуда в лесостепном ряме оказалась выше на глубине 2 см на 4–9°C и на глубине 80 см – на 4°C.

Сумма положительных средних суточных температур характеризует теплообеспеченность биоты. Этот показатель в поверхностном слое болота составил от 2200 до 2400°C, увеличиваясь из года в год (рис. 3). В это же время сумма положительных средних суточных температур воздуха равнялась 2400–2700°C, т.е. поверхность болота весьма эффективно аккумулирует тепло в течение вегетационного периода. До глубины 20 см эта величина снижалась медленно, и составила здесь 2000–2200°C. Между 20 и 30 см сумма температур снижалась быстрее, а глубже снижение опять замедлилось в связи с постоянным присутствием болотных вод. На глубине 2,4 м сумма положительных температур на 1000°C меньше, чем в поверхностном слое.

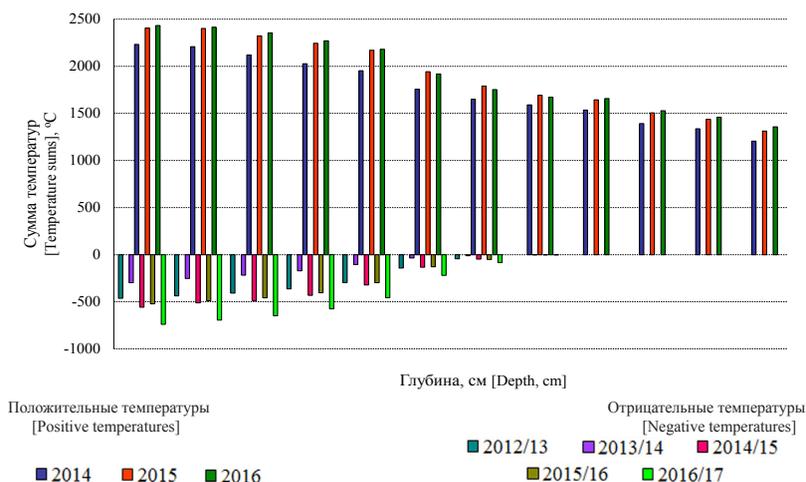


Рис. 3. Сумма положительных и отрицательных температур на разных глубинах торфяной залежи

[Fig. 3. The sum of positive daily temperatures is shown by hatching, the sum of negative daily temperatures - by solid filling. On the X-axis - Depth, cm; on the Y-axis - Temperature, °C]

Сумма отрицательных средних суточных температур, как и сумма положительных температур, имела тенденцию увеличения (по модулю) в течение пяти зимних периодов. В то же время сумма отрицательных температур воздуха составила ниже –2100°C в 2012/13 и 2016/17 гг.; –1660...–1665°C в

2013/14 и 2015/16 гг.; и около -1880°C в 2014/15 г., т.е. динамика изменения этого параметра для воздуха и мохово-торфяной залежи не совпадает в связи с изменением по годам мощности и времени установления снежного покрова, который оказывает существенную роль в температурном режиме почв в зимний период. Так, в наиболее холодную зиму 2012/13 г. первый снег выпал позже обычного, но его накопление шло интенсивно в начале зимы, так что слой снега мощностью 20 см сформировался к 13 ноября. В такую же суровую зиму 2016/17 г. слой снега той же мощности сформировался к 24 ноября. Зимой 2013/14 г. снежный покров установился только 2 декабря, когда после обильного снегопада его мощность стала 15 см, однако высокое стояние болотных вод осенью и аномально тёплая погода в предыдущий период с суммой отрицательных температур в 3–4 раза меньшей, чем в другие годы за этот же отрезок времени, обусловила минимальную сумму отрицательных температур в эту зиму. С глубиной сумма отрицательных температур плавно уменьшалась: слабо – в верхнем десятисантиметровом слое и резко – в нижележащей толще. С глубины 60 см отрицательные температуры отсутствовали.

Солнечная энергия активно преобразуется и аккумулируется в почве в процессе теплообмена между приземным воздухом, приземным растительным покровом, почвой и почвообразующей породой [21]. Поэтому отношения суммы температур почвы к суммам температур воздуха – это интегральный показатель, который характеризует способность и степень прогреваемости почвы, что имеет важнейшее значение в биологических и физико-химических процессах. Одним из таких показателей являются N-факторы, которые рассчитываются как отношение суммы средних суточных температур поверхности почвы к сумме средних суточных температур воздуха. Они различаются в разных почвенно-растительных типах (биогеоценозах) и могут быть инструментом параметризации при моделировании температурного режима [22, 23]. Мы рассчитали отношение суммы средних суточных температур на глубине 2 см от поверхности мохового покрова к сумме средних суточных температур воздуха, поскольку отсчёт глубины в нашем исследовании вёлся от поверхности болота, а верхние 2 см в таких болотах – это слой живых сфагновых мхов. Ещё один общепринятый термический показатель рассчитывают как отношение суммы средних суточных температур почвы на глубине 20 см к сумме средних суточных температур воздуха [20, 21] (табл. 2). Соотношение положительных температур снизилось с 2014 к 2016 г., что говорит о снижении поглощения тепла поверхностью болота в течение этих лет. Напротив, соотношение отрицательных температур, которое характеризует аккумуляцию холода в залежи, оказалось ниже в течение первых двух зим и возросло в последующие три зимних периода. Низкую аккумуляцию холода в зиму 2012/13 г. мы связываем с интенсивным снегонакоплением в начале зимы, когда уже к 13 ноября мощность снежного покрова достигла 20 см, в то время как в остальные зимние пе-

риоды в это же время мощность снежного покрова составляла около 10 см. В следующую зиму 2013/14 г. накопление снега, наоборот, шло медленно, а низкая аккумуляция холода вызвана аномально тёплой погодой в течение октября–ноября, о чём сказано выше, а также нетипично высоким уровнем стояния болотных вод (на глубине около 20 см).

Таблица 2 [Table 2]

Соотношения сумм положительных и отрицательных температур на глубине 2 см (в числителе) и 20 см (в знаменателе) к положительным и отрицательным суммам температуры воздуха
[Ratio of positive and negative temperature sums at a depth of 2 cm (in the numerator) and 20 cm (in the denominator) to positive and negative sums of air temperatures]

Суммы температур [Temperature sums]	Годы [Years]				
	2012/13	2013/14	2014/15	2015/16	2016/17
Положительные [Positive]	Нет данных [No data]	0,96 / 0,82	0,93 / 0,84	0,90 / 0,80	Нет данных [No data]
Отрицательные [Negative]	0,20 / 0,13	0,18 / 0,06	0,31 / 0,18	0,31 / 0,18	0,34 / 0,21

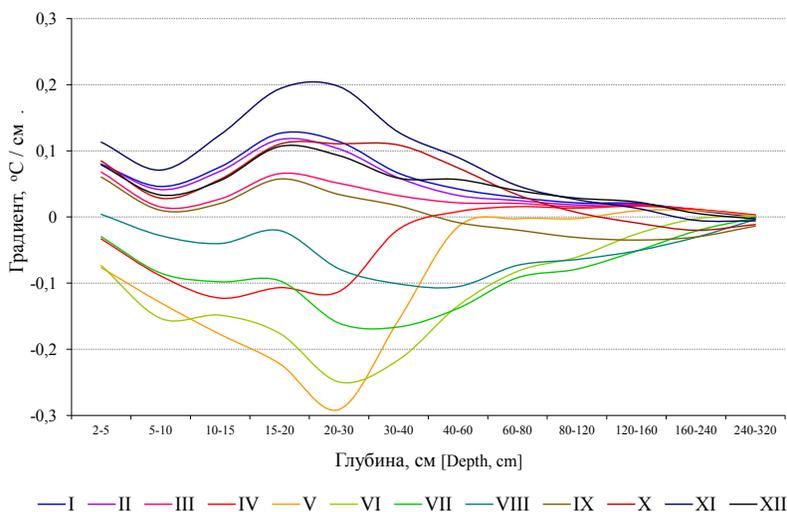


Рис. 4. Усреднённые по годам градиенты температуры (°C / см) на разных глубинах, распределённые по месяцам
[Fig. 4. Temperature gradients averaged over the years (°C / cm) at different depths and distributed by months. On the X-axis - Depth, cm; on the Y-axis - Gradient, °C / cm]

Увеличение суровости климата в течение наблюдаемых лет не противоречит концепции о глобальном климатическом потеплении, поскольку есть модели, предсказывающие при потеплении климата увеличение зимних осадков и, в многоснежных районах, понижение минимальной температуры почвы, что показано для северных регионов США [24].

Градиенты температуры. Градиенты температуры залежи оказались схожи в одни и те же месяцы разных лет. Поэтому на рис. 4 приведены усреднённые по годам изменения градиентов с глубиной для каждого месяца. Градиенты температуры являются положительными, когда поток тепла направлен из почвы в атмосферу, т.е. происходит остывание торфяной залежи, и отрицательными, когда поток тепла направлен в обратном направлении, т.е. происходит прогревание почвы.

В зимние месяцы, с декабря по февраль, изменения градиентов с глубиной идентичны, и градиенты имеют невысокие положительные значения с максимальными значениями от 0,107 до 0,126 °C/см на глубине 15–30 см, где постепенно затухает проникновение волны холода. Самые высокие положительные градиенты получены для ноября, когда происходит интенсивное остывание и наибольшее промерзание почвы. Почти одинаковые и минимальные положительные градиенты (до 0,065 °C/см на глубине 15–20 см) отмечены в марте и сентябре с той разницей, что в марте градиенты всегда положительны, а в сентябре становятся отрицательны в слое ниже 40 см, когда запаздывающая тепловая волна достигает глубоких слоёв.

Отрицательные градиенты температуры характерны для тёплого времени года – с апреля по август. Наибольшие значения (по модулю) получены для мая во время интенсивного прогревания. В течение лета, с насыщением торфяной залежи теплом, они постепенно уменьшались, а также происходил сдвиг максимальных значений с глубины 20–30 см на глубину 40–60 см вслед за падением уровня болотных вод, которые, по-видимому, ограничивают максимальные абсолютные значения градиентов, поскольку здесь проходит граница аэрируемого и насыщенного водой слоёв торфа. В отличие от Николаевского яма, в южнотаёжном верховом болоте более высокое стояние болотных вод обусловило наибольшие абсолютные значения летних градиентов в слое от 10 до 20 см [9].

Динамика промерзания и оттаивания. Осенью и весной, перед установлением стабильных отрицательных или положительных температур в почве, всегда присутствовал переходный период, в течение которого температура колебалась вокруг нулевой отметки в течение суток или нескольких дней. Осенью в поверхностном слое болота он наступал с 30 сентября (в 2014 г.) по 15 октября (в 2012 г.) и заканчивался между 18 октября (в 2016 г.) и 7 ноября (в 2013 г.), так что его длительность составляла от 12 до 25 дней в слое 2–15 см (рис. 5). Наибольшая длительность этого периода отмечена в 2013 и 2014 гг. С глубиной происходило его смещение на более поздние сроки и сокращение длительности. Так, на глубине 15–20 см он наступал в период 4 октября – 21 ноября и продолжался 8–17 дней. На глубине 30–40 см переходного периода не наблюдалось, температура в течение одного дня опускалась до минусовых значений, за исключением осени 2012 г.

Весной такой же период температур, колеблющихся выше и ниже нулевой отметки, начинался и заканчивался между 2 апреля и 21 мая и очень

быстро охватывал весь сезонномёрзлый слой. Из-за постоянных ночных заморозков в 2014 г. его длительность достигла 49 дней, в 2015 и 2017 гг. составила 21–25 дней, а в 2013 и 2016 гг. – 12–17 дней. С глубиной длительность этого периода также снижалась, обычно пропорционально длительности в поверхностном слое. В то же время в 2014 г., когда положительные и отрицательные температуры в верхнем слое сменялись на протяжении 2,5 мес, сезонная мерзлота на глубине 40 см исчезла в течение двух дней, а в 2016 г., когда для установления постоянных положительных температур в верхнем слое понадобилось менее двух недель, на глубине 40 см этот период растянулся почти на месяц.

Таблица 3 [Table 3]

Длительность безморозного периода (в числителе) и длительность периода с положительными средними суточными температурами (в знаменателе)
[The duration of the frost-free period (in the numerator) and the duration of the period with positive average daily temperatures (in the denominator)]

Глубина, см [Depths, cm]	Годы [Years]				Максимальная разни- ца между годами, дни [Maximum difference between years, days]
	2013	2014	2015	2016	
2	168 / 202	132 / 196	133 / 193	170 / 194	38 / 9
5	173 / 207	132 / 200	133 / 202	170 / 195	41 / 12
10	181 / 206	132 / 197	133 / 205	170 / 192	49 / 14
15	182 / 207	152 / 196	187 / 204	170 / 192	35 / 15
20	201 / 218	161 / 197	187 / 209	172 / 196	40 / 22
30	245 / 251	153 / 201	191 / 208	191 / 203	92 / 50
40	282 / 286	182 / 212	198 / 202	179 / 194	103 / 92

Длительность безморозного периода рассчитывают по числу дней между последней зафиксированной отрицательной температурой в весенний период и первой отрицательной температурой в осенний период [25]. Мы рассчитали этот показатель для мохово-торфяной залежи рьяма, поскольку с ним связано функционирование почвенной биоты, включая корневые системы растений. Разница в длительности безморозного периода между годами достигала 1–1,5 мес в верхнем аэрируемом 20-сантиметровом слое (табл. 3). В слое 30–40 см, который непостоянно находится в зоне влияния болотных вод, длительность периода увеличивалась и достигала около 100 дней. В отличие от предыдущего параметра, продолжительность периода с температурой выше 0°C учитывает число дней с положительной средней суточной температурой, которые могут перемежаться с днями, когда средняя суточная температура отрицательна. Этот показатель оставался более стабильным в течение изучаемого периода, составив 196 ± 2 дня в поверхностном слое (см. табл. 3). До глубины 20 см разница по годам увеличивалась до трёх недель, а на глубине 30 и 40 см составила 50 и 92 дня соответственно.

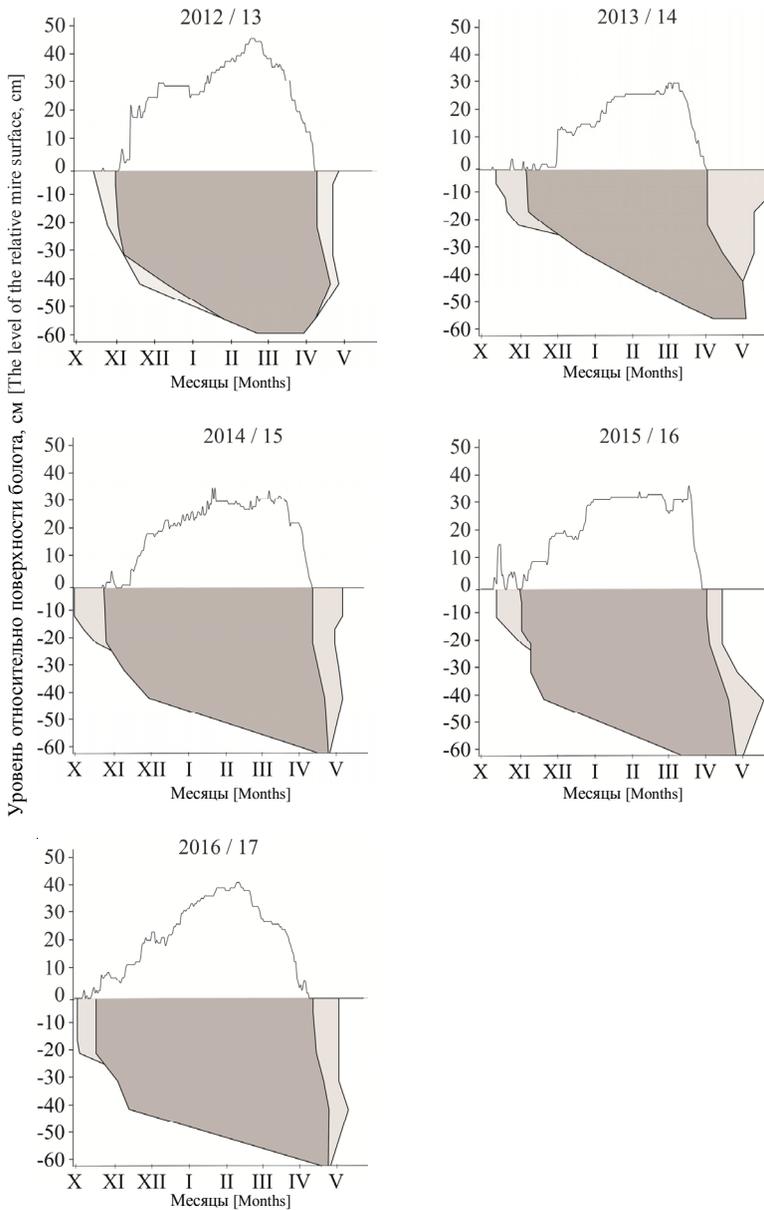


Рис. 5. Динамика высоты снежного покрова (по данным метеостанции Барабинск [17]) и глубины сезонномерзлого слоя в разные годы наблюдений. Тёмной заливкой показан слой с постоянными отрицательными температурами, светлой – период чередующегося промерзания-оттаивания. Расчёт глубины промерзания зимой 2012/13 и 2013/14 гг. проведён стандартным методом [25]

[Fig. 5.] Dynamics of snow cover depth (according to Barabinsk meteorological station [17]) and the depth of the seasonally frozen layer in different years of the study. Dark fill shows a layer with constant negative temperatures, light fill shows a period of alternate freezing-thawing. Calculation of the freezing depth in winter 2012/13 and 2013/14 was carried out by the standard method [25]

Поскольку у основных продуцентов верховых болот, сфагновых мхов, фотосинтез начинается при температуре воздуха чуть выше нулевой, когда снег полностью ещё не сошёл [26], данный показатель может оказаться более информативным при рассмотрении условий функционирования болотных экосистем по сравнению с параметром «длительность безморозного периода». Интересно, что число дней с непрерывными отрицательными температурами на глубине 2 см в Николаевском ряме составило 161 ± 5 , а в более северном болоте южной тайги – 151 ± 20 [12], что можно связать как с более мягким почвенным климатом в условиях большей обводнённости и принадлежности к огромному болотному массиву южнотаёжного болота, так и с многолетними климатическими флуктуациями, так как в южной тайге исследования проводились раньше. Глубина промерзания торфяной залежи достигала в апреле 60 см в последние три года наблюдений (рис. 5). При этом в южной тайге в те же годы наблюдений максимальные глубины промерзания менялись в двух рядах от 31 до 52 см, составив в среднем 38 см [27]. Медленное промерзание зимой 2013/14 г. объясняется как тёплой осенней погодой, так и необычно высоким уровнем стояния болотных вод (около 20 см) при наступлении зимы. Весной оттаивание наступало почти сразу по всей глубине после схода снежного покрова. На нашем болоте мерзлота полностью исчезала в начале мая, в то время как в южной тайге исчезновение мёрзлого слоя происходило в мае–июне [12].

Весенний реверс температур в верхней метровой толще торфяной залежи происходил почти синхронно на разных глубинах в апреле, а осенний реверс продолжался с сентября по октябрь.

Температурный режим торфяных олиготрофных почв в лесостепной зоне Западной Сибири определяется рядом факторов: ходом температуры воздуха; степенью обводнённости и уровнем стояния болотных вод; для зимнего периода – мощностью и временем установления снежного покрова. По сравнению с такими же почвами южной тайги, которые характеризуются сходным ботаническим составом торфа и аналогичным фитоценозом, произрастающим на них, торфяные олиготрофные почвы лесостепи отличаются увеличением мощности деятельного слоя и возрастанием континентальности почвенного климата, что обусловлено более низким стоянием болотных вод.

Выводы

1. В тёплый период года температурный режим мохово-торфяной толщи верховых болот Западно-Сибирской лесостепи определяется ходом летних температур и уровнем стояния болотных вод. В зимний период температурный режим торфяной залежи в меньшей степени определяется ходом температур воздуха и зависит от наличия и времени установления снежного покрова и уровня стояния болотных вод в осенний период. Критическим периодом являются октябрь и ноябрь, когда снежный покров ещё не обе-

спечивает теплоизоляцию. Самые низкие средние суточные температуры почвы приходится на ноябрь.

2. В течение изучаемого периода наблюдалось усиление континентальности почвенного климата, которое проявлялось в увеличении абсолютных значений сумм положительных и отрицательных температур, понижении глубины промерзания торфяной толщи, а также увеличении годовой амплитуды верхнего 40-сантиметрового слоя.

3. Температурный режим в моховом покрове и торфяной почве в поверхностном слое до 40 см зависит от многолетней динамики болотных вод, характеризуется максимальной контрастностью температурных условий, является изменчивым по годам, что должно оказывать влияние на различия в режиме функционирования биоценоза по годам.

4. Температурный режим торфяной залежи ниже 40 см консервативен в связи с постоянным присутствием болотных вод, что определяет одинаковые годовую амплитуду и ход тепловой волны вглубь, отсутствие отрицательных температур, наиболее низкие градиенты температур.

5. По сравнению с такими же почвами в южной тайге торфяные олиготрофные почвы лесостепной зоны отличаются более высокими средними значениями летних температур, большей глубиной затухания суточных колебаний температуры, более существенным снижением средних годовых температур с глубиной, большей годовой амплитудой по профилю, большей глубиной распространения максимальных температурных градиентов, более ранними сроками исчезновения сезонной мерзлоты, а также большей длительностью периода с отрицательными температурами и большей глубиной промерзания, что в целом указывает на более континентальные условия в торфяной почве лесостепи по сравнению с южной тайгой в связи с низким стоянием болотных вод.

Литература

1. Ступина Н.М. Зона лесостепи // Западная Сибирь / под ред. Г.Д. Рихтера. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 376–390.
2. Валуцкий В.И. Растительность лесостепных рямов в Восточной Барабе // Turczaninowia. 2011. № 14(1). С. 109–119.
3. Васильев И.С. О связи температуры почвогрунтов с индексом замерзания и высотой снежного покрова в Якутии в конце XX столетия // Криосфера Земли. 2009. Т. XIII, № 1. С. 17–23.
4. Дюкарев Е.А. Влияние температуры воздуха и снежного покрова на характеристики сезонномёрзлого слоя почвогрунтов // Криосфера Земли. 2015. Т. XIX, № 3. С. 45–51.
5. Шерстюков А.Б. Корреляция температуры почвогрунтов с температурой воздуха и высотой снежного покрова на территории России // Криосфера Земли. 2008. Т. XII, № 1. С. 89–87.
6. Скрябин П.Н., Варламов С.П. Термический режим грунтов нарушенных ландшафтов центральной Якутии // Криосфера Земли. 2013. Т. XVII, № 3. С. 44–49.
7. Park H., Sherstiukov A.B., Fedorov A.N., Polyakov I.V., Walsh J.E. An observation-based assessment of the influences of air temperature and snow depth on soil temperature in

- Russia // *Environmental Research Letters*. 2014. Vol. 9. 064026 (7pp). doi: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/6/064026>
8. Дюкарев Е.А. Прогноз глубины промерзания почвы с помощью простейшей регрессионной модели // *Вестник Томского государственного университета*. 2014. № 387. С. 266–270.
 9. Дюкарев Е.А., Головацкая Е.А., Дучков А.Д., Казанцев С.А. Экспериментальное исследование температурного режима торфяной залежи Бакчарского болота (Западная Сибирь) // *Геология и геофизика*. 2009. Т. 50, № 6. С. 745–754.
 10. Hu G., Liu H., Anenkhonov O.A., Korolyuk A.Yu., Sandanov D.V., Guo D. Forest buffers soil temperature and postpones soil thaw as indicated by a three-year large-scale soil temperature monitoring in the forest-steppe ecotone in Inner Asia // *Global and Planetary Change*. 2013. Vol. 104. PP. 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2013.02.002>
 11. Дюкарев Е.А. Амплитуда суточного хода температуры торфяной почвы // *Вестник Томского государственного университета*. 2012. № 365. С. 201–205.
 12. Дюкарев Е.А., Головацкая Е.А. Особенности температурного режима торфяной залежи олиготрофного болота в южной тайге Западной Сибири // *География и природные ресурсы*. 2013. № 1. С. 65–71.
 13. Soudzilovskaia N.A., Bodegom P.M. van, Cornelissen J.H.C. Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation // *Functional Ecology*. 2013. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12127>
 14. Киселёв М.В., Воропай Н.Н., Дюкарев Е.А. Температурный режим почв осоково-сфагновой топи верхового болота в южной тайге Западной Сибири // *География и природные ресурсы*. 2017. № 3. С. 110–117.
 15. Классификация и диагностика почв России / авт. и сост.: Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
 16. Степанова В.А., Волкова И.И. Особенности генезиса Николаевского яма в лесостепи Западной Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2017. № 40. С. 202–223.
 17. Расписание погоды: банк гидрометеорологических данных. URL: <http://rp5.ru> (дата обращения: 16.11.2017).
 18. Климат городов мира (1981–2010 гг.): – ежемесячные данные: банк данных Гидрометцентра России. М., 2018. URL: <https://meteoinfo.ru/climatcities> (дата обращения: 16.10.2018).
 19. Кураков С.А., Крутиков В.А., Ушаков В.Г. Автономный измеритель профиля температуры АИПТ // *Приборы и техника эксперимента*. 2008. № 5. С. 166–167.
 20. Димо В.Н. Тепловой режим почв СССР. М. : Колос, 1972. 360 с.
 21. Трофимова И.Е., Балыбина А.С. Районирование Западно-Сибирской равнины по термическому режиму почв // *География и природные ресурсы*. 2015. № 3. С. 27–38.
 22. Klene A.E., Nelson F.E., Shiklomanov N.I. The N-factor in natural landscapes: variability of air and soil-surface temperatures, Kuparuk river basin, Alaska, U.S.A. // *Arctic, Antarctic, and Alpin Research*. 2001. Vol. 33, № 2. PP. 140–148.
 23. Гончарова О.Ю., Матышак Г.В., Бобрик А.А., Москаленко Н.Г., Пономарева О.Е. Температурные режимы северотаёжных почв Западной Сибири в условиях островного распространения многолетнемерзлотных пород // *Почвоведение*. 2015. № 12. С. 1462–1473.
 24. Brown P.J., DeGaetano A.T. A paradox of cooling winter soil surface temperatures in a warming northeastern United States // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2011. Vol. 151, № 7. PP. 947–956. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.02.014>
 25. Методы климатологической обработки метеорологических наблюдений / под общ. ред. О.А. Дроздова. Л. : Гидрометеиздат, 1957. 492 с.

26. Moore T.R., Lafleur P.M., Poon D.M.I., Heumann B.W., Seaquist J.M., Roulet N.T. Spring photosynthesis in a cool temperate bog // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. PP. 2323–2335. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01247.x>
27. Kiselev M.V., Dyukarev E.A., Voropay N.N. Features of seasonal temperature variations in peat soils of oligotrophic bogs in south taiga of Western Siberia // *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2018. Vol. 138. 012006. doi: <https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012006>

Поступила в редакцию 20.06.2018 г.; повторно 04.11.2018 г.;
принята 25.12.2018 г.; опубликована 21.03.2019 г.

Авторский коллектив:

Коронатова Наталья Геннадьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биогеоценологии, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (630090, Россия, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).

E-mail: coronat@mail.ru

Миронычева-Токарева Нина Петровна – канд. биол. наук, зав. лабораторией биогеоценологии, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (630090, Россия, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).

E-mail: mirtok@issa-siberia.ru

For citation: Koronatova NG, Mironycheva-Tokareva NP. Temperature regime of peat deposit of ombrotrophic bogs in the forest-steppe zone of Western Siberia (the example of the Nikolayevsky ryam). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:190-209. doi: 10.17223/19988591/44/10 In Russian, English Summary

Nataliya G. Koronatova, Nina P. Mironycheva-Tokareva

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

**Temperature regime of peat deposit of ombrotrophic bogs
in the forest-steppe zone of Western Siberia
(the example of the Nikolayevsky ryam)**

Ombrotrophic raised bogs in the forest-steppe zone of Western Siberia are at the extreme southern limit of their distribution and exist under conditions of insufficient moisture and are surrounded by saline soils. In the changing climate, it is especially important to carry out regime observations of various components of such ecosystems. The aim of this research was to reveal peculiarities of temperature regime of fibrist histosol at a pine - dwarf shrub - *Sphagnum* raised bog in the Baraba forest-steppe of Western Siberia.

We carried out the study at a pine - dwarf shrub - *Sphagnum* raised bog, Nikolaevsky ryam (55°08'59"N, 79°02'59"E). An autonomous soil temperature measurement system (IMCES SB RAS, Tomsk) was used. Temperature was registered at depths of 2, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 60, 80, 120, 160, 240 and 320 cm once per hour, the duration of the study was 4.5 years (05.10.2012-22.05.2017). We used data of Barabinsk meteorological station on air temperature, precipitations and snow cover depth (See Table 1).

Average annual temperature of the fibrist histosol in 2-20 cm layer was 4.7-5.1°C and it decreased at a depth of 240 cm to 3.3-3.7°C. The highest average monthly temperatures of the upper peat layer were 18.4-20.2°C in summer months, and the lowest ones were -2.0...-5.1°C and were recorded from November to February. Simultaneously, monthly air temperatures were -15...-26°C (See Fig. 1). Average

daily temperatures of the peat deposit were always minimal in November, reaching $-11...-17^{\circ}\text{C}$ due to the low thickness of thermal insulating snow cover. The annual soil temperature amplitude in the upper 20 cm ranged from 19 to 23°C in different years, and it did not change over the years below 40 cm and decreased from 12°C at a depth of 60 cm to 3°C at a depth of 240 cm (See Fig. 2). Soil temperatures were always positive below 60 cm. The sum of positive average daily temperatures in the surface layer of the bog ranged from 2200 to 2400°C , at a depth of 20 cm it decreased by 200°C , and at a depth of 2.4 m the sum of positive temperatures decreased by 1000°C in comparison with the surface layer. The sum of negative average daily temperatures was $-1660 ... -2100^{\circ}\text{C}$ in different years of observations (See Fig. 3). The dynamics of changes in the sums of negative temperatures for air and for peat soil do not coincide due to the change in thickness and time of establishment of snow cover and the different water table depths that have a significant role in the temperature regime of the soil in winter. The ratio of the sums of positive and negative temperatures at a depth of 2 cm (under a layer of live *Sphagnum* mosses) and 20 cm to the corresponding sums of air temperatures characterizes the soil warm-accumulating ability. During several years, these indicators decreased for positive temperatures and increased for negative ones, indicating an increase in soil climate severity (See Table 2). Temperature gradients are positive when the heat flux flows from the soil to the atmosphere, and the peat deposit cools down; and negative when the heat flows in the opposite direction and the soil is heated. We observed the maximum temperature gradients in the layer of 15–30 cm, it is the largest negative value typical of May when the soil is intensively warmed, and they gradually decrease during the summer (See Fig. 4). Freezing of the soil took place in October–November; at this time the freezing depth reached 40 cm, and then slowly descended during the winter. High water table standing and warm weather in autumn 2013/14 caused a decrease in the depth of freezing to 20 cm at the beginning of winter. In the spring, the thawing of peat deposit began immediately after the snow had melted and for a few days covered the entire freeze layer (See Fig. 5). The duration of the frost-free period in the moss carpet (at a 2 cm depth) varied from 132 to 170 days, while the number of days with positive average daily temperatures was more stable, 161 ± 5 days (See Table 3). During the observation period, average summer temperatures, the sum of average daily positive temperatures and the sums of negative average daily temperatures (absolute values) increased, as well as average winter temperatures decreased and the depth of freezing lowered. The weather conditions of November were crucial for soil temperature regime during the winter due to air temperature and time of onset of snow cover with 15 cm thickness or more as well as the water table depth in autumn. In comparison with the same soils of the southern taiga, fibrist histosols in the forest-steppe were distinguished by an enlargement in acrotelm thickness and an increase in continentality of soil climate, which were due to the deeper water table. This is expressed in higher average values of summer temperatures, a greater depth of attenuation of daily temperature fluctuation, a more substantial decrease in average annual temperatures with the depth, greater annual amplitude along the profile, greater depth of maximum temperature gradients, an earlier seasonal permafrost melting, as well as a longer duration of periods with negative temperatures and a greater depth of freezing.

The paper contains 5 Figures, 3 Tables and 27 References.

Keywords: pine-dwarf shrub-*Sphagnum* raised bog; ryam; forest-steppe zone; autonomous soil temperature measurement system.

Funding: This research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 16-55-16007).

Acknowledgments: The authors sincerely thank the anonymous Reviewer, whose careful work has greatly improved the paper.

References

1. Stupina NM. Zona lesostepi [Forest-steppe zone]. In: *Zapadnaya Sibir'* [Western Siberia]. Rikhter GD editor. Moscow: AN SSSR Publ.; 1963. pp. 376-390. In Russian
2. Valutskiy VI. Rastitel'nost' lesostepnykh ryamov v vostochnoy Barabe [Vegetation of forest-steppe rams in the eastern part of Baraba]. *Turczaninowia*. 2011;14(1):109-119. In Russian
3. Vasiliev IS. Relation between soil temperature, freezing index and snow depth in Yakutia at the end of the 20th century. *Earth's Cryosphere*. 2009;13(1):17-23.
4. Dyukarev EA. Influence of air temperature and snow cover on characteristics of seasonally frozen soil layer. *Earth's Cryosphere*. 2015;19(3):45-51.
5. Sherstyukov AB. Correlation of soil temperature with air temperature and snow cover depth in Russia. *Earth's Cryosphere*. 2008;12(1):79-87. In Russian
6. Skryabin PN, Varlamov SP. Ground thermal regime in disturbed landscapes of central Yakutia. *Earth's Cryosphere*. 2013;17(3):44-49. In Russian
7. Park H, Sherstiukov AB, Fedorov AN, Polyakov IV, Walsh JE. An observation-based assessment of the influences of air temperature and snow depth on soil temperature in Russia. *Environmental Research Letters*. 2014;9:064026. doi: [10.1088/1748-9326/9/6/064026](https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/6/064026)
8. Dyukarev EA. Soil freezing depth forecast using simple regression model. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2014;387:266-270. In Russian
9. Dyukarev EA, Golovatskaya EA, Duchkov AD, Kazantsev SA. Temperature monitoring in Bakcharsky bog (Western Siberia). *Russian Geology and Geophysics*. 2009;50(6):579-586. doi: [10.1016/j.rgg.2008.08.010](https://doi.org/10.1016/j.rgg.2008.08.010)
10. Hu G, Liu H, Anenkhonov OA, Korolyuk AYu, Sandanov DV, Guo D. Forest buffers soil temperature and postpones soil thaw as indicated by a three-year large-scale soil temperature monitoring in the forest-steppe ecotone in Inner Asia. *Global and Planetary Change*. 2013;104:1-6. doi: [10.1016/j.gloplacha.2013.02.002](https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2013.02.002)
11. Dyukarev YA. Diurnal amplitude of peat soil temperature. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2012;365:201-205. In Russian
12. Dyukarev EA, Golovatskaya EA. Osobennosti temperaturnogo rezhima torfyanoy zalezhi oligotrofnogo bolota v yuzhnoy tayge Zapadnoy Sibiri [Temperature regime characteristics of the peat accumulation of the oligotrophic bog in the southern taiga of Western Siberia]. *Geografiya i prirodnye resursy = Geography and Natural Resources*. 2013;1:65-71. In Russian
13. Soudzilovskaia NA, van Bodegom PM, Cornelissen JHC. Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation. *Functional Ecology*. 2013;27:1442-1454. doi: [10.1111/1365-2435.12127](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12127)
14. Kiselyov MV, Voropay NN, Dyukarev EA. Temperature regime of the soil in the sedge-sphagnum mire of the raised bog in the southern taiga of Western Siberia. *Geografiya i prirodnye resursy = Geography and Natural Resources*. 2017;3:110-117. doi: [10.21782/GIPR0206-1619-2017-3\(110-117\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-3(110-117)) In Russian
15. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, and Gerasimova MI. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian

16. Stepanova VA, Volkova II. Genesis features of the Nikolaevka ryam in the forest-steppe of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;40:202-223. doi: [10.17223/19988591/40/12](https://doi.org/10.17223/19988591/40/12) In Russian, English Summary
17. *Raspisanie pogody: bank gidrometeorologicheskikh dannykh* [Weather forecast: Hydrometeorological data bank] [Electronic resource]. Available at: <http://rp5.ru> (accessed 16.11.2017).
18. *Klimat gorodov mira (1981-2010 gg.) – ezheesyachnye dannye: bank dannykh Gidromettsentra Rossii* [Climate of cities of the world (1981-2010) - monthly data: data bank of the Hydrometeorological Center of Russia] [Electronic resource]. Available at: <https://meteoinfo.ru/climatecities> (accessed 16.10.2018).
19. Kurakov SA, Krutikov VA, Ushakov VG. Avtonomnyy izmeritel' profilya temperatury AIPT [Autonomous temperature profile meter ATPM]. *Pribory i tekhnika ehksperimenta = Instruments and Experimental Technique*. 2008;5:166-167. In Russian
20. Dimo VN. Teplovoiy rezhim pochv SSSR [Thermal regime of soils of the USSR]. Moscow: Kolos Publ.; 1972. 360 p. In Russian
21. Trofimova IE, Balybina AS. Regionalization of the West Siberian Plain from thermal regime of soils. *Geography and Natural Resources*. 2015;3:27-38 .
22. Klene AE, Nelson FE, Shiklomanov NI. The N-factor in natural landscapes: Variability of air and soil-surface temperatures, Kuparuk river basin, Alaska, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpin Research*. 2001;33(2):140-148. doi: [10.1080/15230430.2001.12003416](https://doi.org/10.1080/15230430.2001.12003416)
23. Goncharova OY, Matyshak GV, Bobrik AA, Moskalenko NG, Ponomareva OE. Temperature regimes of northern taiga soils in the isolated permafrost zone of Western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(12):1329-1340. doi: [10.1134/S1064229315100038](https://doi.org/10.1134/S1064229315100038)
24. Brown PJ, DeGaetano AT. A paradox of cooling winter soil surface temperatures in a warming northeastern United States. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2011;151(7):947-956. doi: [10.1016/j.agrformet.2011.02.014](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.02.014)
25. *Metody klimatologicheskoy obrabotki meteorologicheskikh nablyudeniy* [Methods of climatological processing of meteorological observations]. Drozdov OA editor. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1957. 492 p. In Russian
26. Moore TR, Lafleur PM, Poon DMI, Heumann BW, Seaquist JM, Roulet NT. Spring photosynthesis in a cool temperate bog. *Global Change Biology*. 2006;12:2323-2335. doi: [10.1111/j.1365-2486.2006.01247.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01247.x)
27. Kiselev MV, Dyukarev EA, Voropay NN. Features of seasonal temperature variations in peat soils of oligotrophic bogs in south taiga of Western Siberia. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2018;138:012006. doi: [10.1088/1755-1315/138/1/012006](https://doi.org/10.1088/1755-1315/138/1/012006)

*Received 20 June 2018; Revised 04 November 2018;
Accepted 25 December 2018; Published 21 March 2019*

Author info:

Koronatova Natalya G, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Ak. Lavrent'ev Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation. E-mail: coronat@mail.ru

Mironycheva-Tokareva Nina P, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Ak. Lavrent'ev Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation. E-mail: mirtok@issa-siberia.ru

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 579.222.2

doi: 10.17223/19988591/45/11

Т.З. Есикова

Федеральный исследовательский центр «Пуцинский научный центр биологических исследований РАН», Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН, г. Пузино, Россия

Определение оптимальных условий роста грамположительной бактерии *Gulosibacter* sp. BS38 – деструктора токсичного ксенобиотика *epsilon*-капролактама

*Использование микроорганизмов – специфических деструкторов ксенобиотиков для биологической очистки производственных отходов предполагает предварительный отбор наиболее активных в отношении исследуемых субстратов штаммов на основе изучения физиологии их роста на селективных средах. Изучено влияние физико-химических факторов культивирования (температура, pH среды и концентрация субстрата) на параметры роста грамположительной бактерии *Gulosibacter* sp. BS38 – деструктора токсичного неприродного соединения *epsilon*-капролактама. Культивирование штамма BS38 осуществляли в жидкой минеральной среде Эванса, содержащей ксенобиотик в качестве единственного источника углерода и энергии. Показано, что штамм BS38 растет в широком диапазоне концентраций капролактама – от 0,5 до 12,0 г/л, оптимально при 1,0–2,0 г/л, pH 7,5 и температуре 28°C. Штамм BS38 способен расти при высоких концентрациях токсичного поллютанта, является мезофильным и алкалотолерантным организмом, что определяет перспективы его использования в технологиях биологической очистки отходов производств капролактама и полимеров, получаемых на его основе.*

Ключевые слова: *биodeградация; биоремедиация; деструкция ксенобиотиков; культивирование; капролактама.*

Введение

Интенсивное развитие химической промышленности и промышленного производства в целом привело к тому, что различные неприродные химические соединения, токсичные для живых организмов, в больших количествах попадают в окружающую среду. Одним из распространенных поллютантов является *epsilon*-капролактама (далее – капролактама, КАП), ежегодное ми-

ровое производство которого достигает миллионов тонн. Это связано с разнообразными сферами применения получаемых на его основе полимерных материалов (нейлон-6) в различных отраслях промышленности, сельского хозяйства, медицины и быта. В процессе производства и полимеризации КАП образуются отходы, содержащие определенное количество капролактама и низкомолекулярных фракций олигомеров [1]. В настоящее время производственные отходы сжигаются или подвергаются захоронению, что приводит к загрязнению почв и грунтовых вод токсичными поллютантами. По литературным данным, КАП вызывает дерматиты, лихорадку и судороги у людей [1], индуцирует хромосомные aberrации у млекопитающих [2], а также ингибирует рост микроорганизмов, играющих важную роль в поддержании экологического равновесия почв [3]. Отсутствие системных исследований микробных деструкторов КАП является фактором, сдерживающим развитие экологических и экономически выгодных технологий биологической очистки производственных отходов и биоремедиации загрязненных почв.

Первоначально способность разлагать КАП обнаружена у бактерий рода *Pseudomonas*, которые, как известно, способны утилизировать широкий спектр органических соединений, в том числе токсичные поллютанты [4]. Позднее мы показали, что способность бактерий *Pseudomonas* к деградации КАП детерминируется CAP плазмидами, которые содержат генетическую информацию, необходимую для полной минерализации ксенобиотика [5]. В настоящее время описаны капролактаму-утилизирующие бактерии, относящиеся к различным таксономическим группам, однако существуют лишь единичные сообщения о грамположительных бактериях-деструкторах [6]. Особенности биodeградации КАП различными бактериальными штаммами, их разнообразие и филогения остаются мало изученными.

Известно, что эффективному микробному разложению ксенобиотиков в загрязненных почвах препятствуют такие факторы, как неоптимальные значения pH, температуры, а также высокое содержание токсичных поллютантов. По этой причине не все микроорганизмы-деструкторы могут быть использованы в технологиях очистки окружающей среды. Выделение новых штаммов-деструкторов ксенобиотиков, изучение физиологии их роста на селективных средах при различных условиях может рассматриваться как первый шаг исследования их потенциальных возможностей для использования в биологической очистке производственных отходов. Цель работы – изучить характер роста бактерии-деструктора *Gulosibacter* sp. BS38 в минеральной среде с капролактамом в качестве единственного источника углерода и энергии в зависимости от концентрации субстрата, pH среды и температуры.

Материалы и методики исследования

Штамм-деструктор *Gulosibacter* sp. BS38 (JN787120) выделен ранее из почвенных образцов, загрязненных отходами производства КАП и нейло-

на-6 «ОАО ЩекиноАзот» (г. Щекино, Тульская область), методом накопительной культуры [7]. Исследуемый штамм утилизировал КАП в качестве единственного источника углерода и энергии в отличие от ранее описанных бактерий-деструкторов, требующих для деградации ксенобиотика дополнительных источников углерода или факторов роста [8].

При изучении влияния условий культивирования на рост штамма оценивали такие параметры, как оптическая плотность (ОП), длительность лаг-фазы, а также максимальная удельная скорость роста культуры (μ_{\max}). Для определения условий оптимального роста штамма BS38 использовали жидкую минеральную среду Эванса [7], варьируя в зависимости от задачи эксперимента температуру, значение pH или количество субстрата в среде. Клетки культивировали в колбах Эрленмейера объемом 750 мл, содержащих 100 мл среды, в течение 100–120 ч в шейкере-инкубаторе («Multitron Pro», Швейцария) при 180 об/мин. Интенсивность роста культур оценивали спектрофотометрически по изменению ОП («UV Specord», Германия) при длине волны 590 нм. В качестве инокулята использовали культуру, выращенную на этой же среде (pH 7,5, температура культивирования 28°C, концентрация КАП 1,0 г/л) до оптической плотности 0,5, что по предварительным данным соответствовало примерно середине экспоненциальной фазы роста. Клетки осаждали центрифугированием («Rotanta 460R», Германия) при 5000g, в течение 10 мин и вносили в колбы со стерильной средой до ОП 0,05.

Температурный диапазон и оптимум определяли при 15, 28 и 37°C. В этом случае концентрация КАП составляла 1,0 г/л, а pH среды 7,5. Влияние pH на рост культуры оценивали в интервале от 6,0 до 10,0 с шагом в 0,5 единицы при температуре 28°C. Изменения pH среды осуществляли добавлением 3M NaOH или 1M HCl, после чего стерильно вносили раствор КАП до конечной концентрации 1,0 г/л. Для изучения влияния концентрации КАП на рост исследуемого штамма субстрат вносили в среду в количестве 0,5 и далее от 1,0 до 15,0 г/л (вес/об), увеличивая концентрацию ксенобиотика на 1,0 г/л. Бактерии культивировали при температуре 28°C и pH среды 7,5.

Каждый вариант опыта выполнен в трех биологических повторностях. Для каждого значения ОП вычислены среднее арифметическое и стандартная ошибка среднего арифметического. Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены в программе Microsoft Excel 2007. По полученным кривым роста вычисляли длительность лаг-периода и максимальную удельную скорость в экспоненциальной фазе роста по формуле

$$\mu_{\max} = \frac{\ln X_1 - \ln X_0}{t_1 - t_0},$$

где X_0 и X_1 – значения биомассы, соответствующие времени роста t_0 и t_1 . Об увеличении биомассы судили по изменению оптической плотности культуральной жидкости [9].

Результаты исследования и обсуждение

Проведенное ранее изучение морфологических, физиолого-биохимических признаков, а также анализ нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК штамма BS38 показало, что он является представителем класса *Actinobacteria* и относится к роду *Gulosibacter* [7]. Как известно, актинобактерии способны разлагать широкий спектр природных и man-made органических соединений [10], однако штамм-деструктор КАП, относящийся к роду *Gulosibacter*, описан впервые. Примечательно, что род *Gulosibacter* выделен в самостоятельный недавно и представлен в настоящее время всего 2 штаммами, причем один из них – *G. molinativorax* ON4^T, выделенный в Португалии, способен осуществлять деградацию гербицида молината [11]. Интересно, что КАП является промежуточным продуктом разложения молината. Дальнейшее превращение КАП у *G. molinativorax* ON4^T и *Gulosibacter* sp. BS38 происходит, по всей видимости, по общему биохимическому пути. Видовой статус штамма *Gulosibacter* sp. BS38 требует уточнения, поскольку высока вероятность принадлежности штамма BS38 к виду *G. molinativorax*.

Возможность применения микроорганизмов для биологической очистки производственных отходов, содержащих КАП, в настоящее время только исследуется. Показано, что скорость и степень деградации КАП в сточных водах в первую очередь зависят от концентрации ксенобиотика [12]. По имеющимся данным, количество КАП в стоках может варьировать от 1 360 до 3 600 мг/л в зависимости от конкретного предприятия [1, 2], поэтому толерантность микроорганизмов-деструкторов к высоким концентрациям ксенобиотика может иметь принципиальное значение для их использования в технологиях биологической очистки отходов. Следует отметить, что концентрация КАП, оптимальная для большинства описанных бактерий-деструкторов, составляет 1,0–2,0 г/л [13–15]. Так, увеличение концентрации поллютанта до 5,0 г/л приводило к существенному снижению скорости роста и урожая клеток у бактерий *Pseudomonas*, а при концентрации КАП 10,0 г/л их рост полностью прекращался [13]. Максимальное количество КАП, при котором наблюдался рост бактерий *Arthrobacter citreus* и *Alcaligenes faecalis*, – 5,0 и 6,0 г/л соответственно [14], а штамм *Proteus* sp. NTS2 демонстрировал слабый рост при 10,0 г/л субстрата в среде [15].

Изучение ингибирующего влияния капролактама на рост исследуемого штамма проводили в диапазоне концентраций от 0,5 до 15,0 г/л. Длительность лаг-фазы при концентрации КАП 0,5 г/л минимальна (5 ч) по сравнению с другими вариантами опыта. Культура быстро достигала стационарной фазы роста, однако ОП культуры невысокая (0,55), что может свидетельствовать об исчерпании субстрата (рис. 1, А). Максимальная удельная скорость роста в этом случае составляла 0,057 ч⁻¹. При концентрации КАП 1,0 и 2,0 г/л культура достигала наибольших значений ОП (0,71 и 0,73), удельная скорость роста также максимальная – 0,094 и 0,086 ч⁻¹ соответственно. Несмотря на

то, что рост штамма начинался после более длительного лаг-периода (около 15 ч), можно считать эти концентрации субстрата оптимальными. Дальнейшее повышение количества КАП в среде сопровождалось пропорциональным увеличением лаг-периода, замедлением удельной скорости роста, а также уменьшением оптической плотности культуры. При концентрации субстрата 10,0 г/л наблюдалось резкое снижение удельной скорости роста культуры (μ_{\max} 0,039 ч⁻¹), однако он не прекратился полностью. Максимальное количество КАП, при котором еще сохранялся рост бактерий, составило 12,0 г/л, что выше, чем у описанных ранее бактерий-деструкторов КАП [13–15]. Длительность лаг-фазы в этом случае достигала 33–34 ч, ОП – 0,29, а μ_{\max} – 0,018 ч⁻¹. Полученные результаты свидетельствуют о том, что исследуемый штамм способен расти при высоких концентрациях токсичного субстрата и может быть использован для очистки стоков, содержащих поллютант в широком диапазоне концентраций.

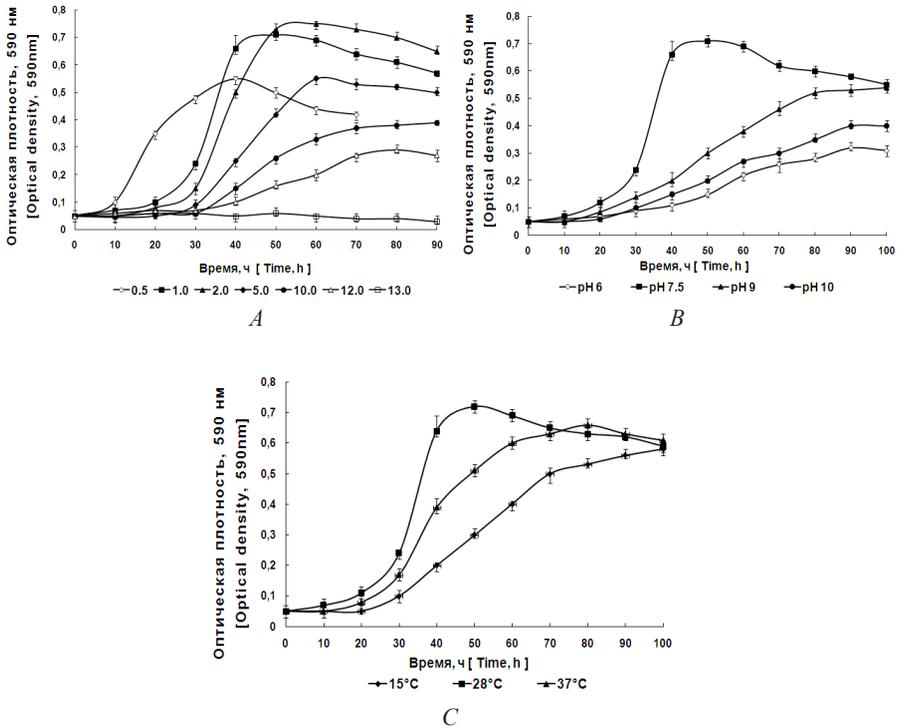


Рис. 1. Динамика роста штамма *Gulosibacter* sp. BS38 в жидкой минеральной среде при различных концентрациях ϵ -капролактама (г/л) (А), pH среды (В) и температуре культивирования (С). Представлены усредненные по трем измерениям данные с доверительными интервалами)

[Fig. 1. Growth dynamics of *Gulosibacter* sp. BS38 in a liquid mineral medium at different ϵ -caprolactam concentrations, g/L (A), initial pH of the medium (B) and incubation temperature (C)]

Изучение влияния рН и температуры культивирования на параметры роста штамма BS38 проводили при концентрации субстрата 1,0 г/л. Установлено, что лучший рост культуры наблюдался при 28°C и рН 7,5 (рис. 1, В, С). При этом температура культивирования преимущественно влияла на удельную скорость роста культуры (μ_{\max} 0,094, 0,052 и 0,038 ч⁻¹ при 28, 37 и 15°C соответственно), тогда как изменение рН среды приводило также к значительному увеличению длительности лаг-фазы и снижению ОП (рис. 1, В). Следует отметить, что удельная скорость роста клеток и ОП культуры выше при значениях рН 9,0 и 10,0 (μ_{\max} 0,036 и 0,024 ч⁻¹), чем при рН 6,0 (μ_{\max} 0,019 ч⁻¹), что позволило отнести исследуемый штамм к алкалотолерантным бактериям. Поскольку стоки, образующиеся при производстве и переработке КАП, представляют собой щелочные растворы [16], то алкалотолерантные бактерии-деструкторы являются наиболее перспективными для использования в биотехнологиях очистки производственных отходов.

Заключение

В данном исследовании установлено, что новый грамположительный штамм-деструктор *Gulosibacter* sp. BS38 обладает уникальной способностью использовать *epsilon*-капролактам в качестве единственного источника углерода в широком диапазоне значений температуры, рН среды и концентрации субстрата. Выявлено, что количество токсичного субстрата и показатель рН среды оказывают существенное влияние на удельную скорость роста, длительность лаг-фазы и оптическую плотность, тогда как температура культивирования преимущественно влияет только на удельную скорость роста культуры. Подобраны оптимальные условия культивирования бактерии: рН 7,5, температура 28°C, концентрация субстрата 1,0–2,0 г/л. Полученные в данной работе результаты являются основой для дальнейшего исследования возможности применения штамма *Gulosibacter* sp. BS38 для биологической очистки производственных отходов предприятий по производству *epsilon*-капролактама и полимеров на его основе.

Литература

1. Понаморева О.Н. Методы определения капролактама и олигомеров в водных средах // Известия ТулГУ. Естественные науки. 2017. № 1. С. 3–11.
2. Esikova T.Z., Ponomoreva O.N., Baskunov B.P., Taran S.A., Boronin A.M. Transformation of low-molecular linear caprolactam oligomers by caprolactam-degrading bacteria // Journal of Chemical Technology and Biotechnology. 2012. № 87. PP. 1284–1290. doi: [10.1002/jctb.3789](https://doi.org/10.1002/jctb.3789)
3. Baxi N.N. Influence of ϵ -caprolactam on growth and physiology of environmental bacteria // Annals of Microbiology. 2013. № 63. PP. 1471–1476. doi: [10.1007/s13213-013-0610-4](https://doi.org/10.1007/s13213-013-0610-4)
4. Boronin A.M., Kosheleva I.A. The role of catabolic plasmids in biodegradation of petroleum hydrocarbons // Current environmental issues and challenges / ed. by C. Giacomo, O. Roberto. Dordrecht : Springer, 2014. PP. 159–168.

5. Есикова Т.З., Волкова О.В., Таран С.А., Боронин А.М. Ключевая роль *dca*-генов в катаболизме *epsilon*-капролактама у бактерий рода *Pseudomonas* // Микробиология. 2015. Т. 84, № 5. С. 616–619. doi: [10.7868/S0026365615050079](https://doi.org/10.7868/S0026365615050079)
6. Otzen M., Palacio C., Janssen D.B. Characterization of the caprolactam degradation pathway in *Pseudomonas jessenii* using mass spectrometry-based proteomics // Applied Microbiology and Biotechnology. 2018. Vol. 102, № 15. PP. 6699–6711. doi: [10.1007/s00253-018-9073-7](https://doi.org/10.1007/s00253-018-9073-7)
7. Есикова Т.З., Акатова Е.В., Таран С.А. Бактерии-деструкторы низкомолекулярных линейных олигомеров *epsilon*-капролактама // Прикладная биохимия и микробиология. 2014. № 5. С. 481–489. doi: [10.7868/S55510991450043](https://doi.org/10.7868/S55510991450043)
8. Wang C.C., Lee C.M. Isolation of the ϵ -caprolactam denitrifying bacteria from a wastewater treatment system manufactured with acrylonitrile-butadiene-styrene resin // Journal of Hazardous Materials. 2007. № 145. PP. 136–141. doi: [10.1016/j.jhazmat.2006.10.092](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2006.10.092)
9. Биотехнология. Автоматизация биотехнологических исследований / Д.В. Зудин, В.М. Кантере, Г.А. Угодчиков ; под ред. Н.С. Егорова. М. : Высшая школа, 1987. 112 с.
10. Соляникова И.П., Головлева Л.А. Физиолого-биохимические свойства актинобактерий как основа их высокой биodeградативной активности // Прикладная биохимия и микробиология. 2015. Т. 51, № 2. С. 132–139. doi: [10.7868/S0555109915020208](https://doi.org/10.7868/S0555109915020208)
11. Estevinho B.N., Lopes A.R., Sousa V., Rocha F., Nunes O.C. Microencapsulation of *Gulosibacter molinivorax* ON4^T cells by a spray-drying process using different biopolymers // Journal of hazardous materials. 2017. Vol. 15, № 338. PP. 85–92. doi: [10.1016/j.jhazmat.2017.05.018](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2017.05.018)
12. Fortmann L., Rosenberg A. // Fate of ϵ -caprolactam in the aquatic environment. Chemosphere. 1984. Vol. 13. PP. 53–65. doi: [10.1016/0045-6535\(84\)90008-0](https://doi.org/10.1016/0045-6535(84)90008-0)
13. Boronin A.M., Naumova R.P., Grishchenkov V.G., Ilijinskaya O.N. Plasmids specifying ϵ -caprolactam degradation in *Pseudomonas* strains // FEMS Microbiology Letters. 1984. Vol. 22. PP. 167–170.
14. Sanuth H.A., Yadav A., Fagade O.E., Shouche Y. E-Caprolactam utilization by *Proteus* sp. and *Bordetella* sp. isolated from solid waste dumpsites in Lagos state, Nigeria, first report // Indian J Microbiol. 2013. Vol. 53. PP. 221–226. doi: [10.1007/s12088-013-0356-5](https://doi.org/10.1007/s12088-013-0356-5)
15. Baxi N.N., Shah A.K. Biological treatment of the components of solid oligomeric waste from a nylon-6 production plant // World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2000. Vol. 16. PP. 835–840. doi: [10.1023/A:1008971216941](https://doi.org/10.1023/A:1008971216941)
16. Соколов А.Б., Печатников М.Г., Крижановский А.С., Петров Г.Г. Комбинирование химических и биологических способов очистки капролактама содержащих стоков // Российский химический журнал имени Д.И. Менделеева. 2006. Т. 50, № 3. С. 48–55.

Поступила в редакцию 24.08.2018 г.; повторно 05.12.2018 г.;
принята 15.02.2019 г.; опубликована 21.03.2019 г.

Есикова Татьяна Зигфридовна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биологии плазмид, Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина РАН (142290, Россия, г. Пущино, пр. Науки, д. 5).
E-mail: das3534@rambler.ru

For citation: Esikova TZ. Determination of optimal growth conditions for gram-positive bacterium *Gulosibacter* sp. BS38, destructor of toxic xenobiotic *epsilon*-caprolactam. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:210-219. doi: [10.17223/19988591/44/11](https://doi.org/10.17223/19988591/44/11) In Russian, English Summary

Tatiana Z. Esikova

Federal Scientific Centre "Pushchinsky Scientific Centre of Biological Research, Russian Academy of Sciences", GK Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Pushchino, Russian Federation

Determination of optimal growth conditions for gram-positive bacterium *Gulosibacter* sp. BS38, destructor of toxic xenobiotic *epsilon*-caprolactam

Caprolactam is one of the widespread pollutants; its annual world production is in millions of tons. In the process of production and polymerization of CAP, wastes are generated that contain a certain amount of caprolactam and low molecular weight fractions of oligomers. Currently, industrial waste is incinerated or disposed of, which leads to pollution of soil and groundwater with toxic pollutants. A lack of systematic studies on microbial destructors of caprolactam is a limiting factor in the development of cost-effective technologies for biological treatment of industrial wastewaters. The aim of this research was to explore the growth pattern of the strain-destructor *Gulosibacter* sp. BS38 in a mineral medium containing caprolactam as a sole carbon and energy source at different substrate concentrations, pH and temperatures.

In order to determine the optimum growth conditions, liquid mineral medium was used at temperature range, pH value or substrate concentration according to the objective of the experiment. When studying the effect of cultivation conditions on the strain growth, such parameters as optical density (OD), the length of the lag-phase and the maximum specific growth rate of the culture (μ_{\max}) were assessed. Cells were cultured in 750 ml Erlenmeyer flasks, containing 100 ml of the medium, during 100-120 hours in an incubator shaker at 180 rpm. As the inoculum, a culture grown in the same medium (pH 7.5, cultivation temperature 28°C, CAP concentration 1.0 g/l) was used up to an optical density equivalent to 0.5. The intensity of culture growth was estimated spectrophotometrically by the change in the optical density (wavelength = 590 nm); the curve of growth patterns was used to calculate the length of the lag-phase and the maximum specific growth rate.

According to literature data, the rate and degree of caprolactam degradation in wastewater, first, depends on the amount of this compound, hence the tolerance of the microorganisms-destructors to high concentrations of caprolactam can be critical in practical use. The strain BS38 was able to grow on this xenobiotic compound, the concentration of which was widely ranging from 0.5 to 12.0 g/l. In the presence of 0.5 g/l, the length of the growth lag-phase was the shortest (5 hours) compared to those observed at higher concentrations (See Fig. 1A), but the optical density was not high (0.55). The maximum specific growth rate was 0.057 h⁻¹. When substrate concentration was 1.0 and 2.0 g/l, the optical density was maximum, 0.71 and 0.73; it was the same for the specific growth rate (0.094 and 0.086 h⁻¹, respectively). A further increase in caprolactam level leads proportionally to extended lag time, slow specific growth rate and decreased optical density of the culture. The highest level of the caprolactam in the medium at which bacterial growth continued was 12.0 g/l. The study of the effect of pH and temperature on growth patterns of the strain BS38 showed that the optimum growth of the bacterium occurred at 28°C and pH 7.5 (See Fig. 1, B, C). It was found that the temperature mostly affected the specific growth rate of the culture (0.094, 0.052, and 0.038 h⁻¹ at a temperature of 28°C, 37°C, and 15°C, respectively) while the change in pH also caused an extension in lag time and a decrease in optical density (Fig. 1, B).

The paper contains 1 Figure and 16 References.

Key words: biodegradation; bioremediation; xenobiotic destruction; cultivation; caprolactam.

References

1. Ponamoreva ON. Methods for determination of caprolactam and oligomers in aqueous environments. *Izvestiya Tul'skogo Gosudarstvennogo universiteta. Estestvennye nauki = News of the Tula State University. Natural Sciences*. 2017;1:3-11. In Russian
2. Esikova TZ, Ponamoreva ON, Baskunov BP, Taran SA, Boronin AM. Transformation of low-molecular linear caprolactam oligomers by caprolactam-degrading bacteria. *J Chem Technol Biotechnol*. 2012;87:1284-1290. doi: [10.1002/jctb.3789](https://doi.org/10.1002/jctb.3789)
3. Baxi NN. Influence of ϵ -caprolactam on growth and physiology of environmental bacteria. *Annals of Microbiology*. 2013;63:1471-1476. doi: [10.1007/s13213-013-0610-4](https://doi.org/10.1007/s13213-013-0610-4)
4. Boronin AM, Kosheleva IA. The role of catabolic plasmids in biodegradation of petroleum hydrocarbons. In: *Current environmental issues and challenges*. Giacomo C and Roberto O, editors. Dordrecht: Springer Publ.: 2014. pp. 159-168.
5. Esikova TZ, Volkova OV, Taran SA, Boronin AM. Key role of the DCA genes in ϵ -caprolactam catabolism in *Pseudomonas* strains. *Microbiology*. 2015;84(5):726-729. doi: [10.1134/S0026261715050070](https://doi.org/10.1134/S0026261715050070)
6. Otzen M, Palacio C, Janssen DB. Characterization of the caprolactam degradation pathway in *Pseudomonas jessenii* using mass spectrometry-based proteomics. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2018;102(15):6699-6711. doi: [10.1007/s00253-018-9073-7](https://doi.org/10.1007/s00253-018-9073-7)
7. Esikova TZ, Akatova EV, Taran SA. Bacteria that degrade low-molecular linear epsilon-caprolactam oligomers. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2014;50(5):463-470. doi: [10.1134/S0003683814050044](https://doi.org/10.1134/S0003683814050044)
8. Wang CC, Lee CM. Isolation of the ϵ -caprolactam denitrifying bacteria from a wastewater treatment system manufactured with acrylonitrile-butadiene-styrene resin. *J Hazard Materials*. 2007;145:136-141. doi: [10.1016/j.jhazmat.2006.10.092](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2006.10.092)
9. Zudin DV, Kantere VM, Ugodchikov GA. Biotekhnologiya. Avtomatizatsiya biotekhnologicheskikh issledovaniy [Biotechnology. Automatization of biotechnological investigations]. Egorova NS, editor. Moscow: "Vysshaya shkola" Publ.; 1987. 112 p. In Russian
10. Solyanikova IP, Golovleva LA. Physiological and biochemical properties of actinobacteria as the basis of their high biodegradative activity (Review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2015;51(2):132-139. doi: [10.1134/S0003683815020180](https://doi.org/10.1134/S0003683815020180)
11. Estevinho BN, Lopes AR, Sousa V, Rocha F, Nunes OC. Microencapsulation of *Gulosibacter molinivorax* ON4^T cells by a spray-drying process using different biopolymers. *J Hazard Materials*. 2017;15(338):85-92. doi: [10.1016/j.jhazmat.2017.05.018](https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2017.05.018)
12. Fortmann L, Rosenberg A. Fate of ϵ -caprolactam in the aquatic environment. *Chemosphere*. 1984;13:53-65. doi: [10.1016/0045-6535\(84\)90008-0](https://doi.org/10.1016/0045-6535(84)90008-0)
13. Boronin AM, Naumova RP, Grishchenkov VG, Ilijinskaya ON. Plasmids specifying ϵ -caprolactam degradation in *Pseudomonas* strains. *FEMS Microbiol Letters*. 1984;22:167-170. doi: [10.1111/j.1574-6968.1984.tb00719.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1984.tb00719.x)
14. Sanuth HA, Yadav A, Fagade OE, Shouche Y. E-Caprolactam utilization by *Proteus* sp. and *Bordetella* sp. isolated from solid waste dumpsites in Lagos state, Nigeria, first report. *Indian J Microbiol*. 2013;53:221-226. doi: [10.1007/s12088-013-0356-5](https://doi.org/10.1007/s12088-013-0356-5)
15. Baxi NN, Shah AK. Biological treatment of the components of solid oligomeric waste from a nylon-6 production plant. *World J Microbiol Biotechnol*. 2000;16:835-840. doi: [10.1023/A:1008971216941](https://doi.org/10.1023/A:1008971216941)

16. Sokolov AB, Pechatnikov MG, Krizhanovskiy AS, Petrov GG. Kombinirovanie khimicheskikh i biologicheskikh sposobov ochistki kaprolaktamisoderzhashchikh stokov [Combining chemical and biological methods for cleaning caprolactam-containing wastes]. *Rossiyskiy khimicheskiy zhurnal imeni DI Mendeleeva = Russian Journal of General Chemistry*. 2006;50(3):48-55. In Russian

*Received 24 August 2018; Revised 05 December 2018;
Accepted 15 February 2019; Published 21 March 2019*

Author info:

Esikova Tatiana Z, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Plasmid Biology, Federal Scientific Centre "Pushchinsky Scientific Centre of Biological Research, Russian Academy of Sciences", GK Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Pushchino, Russian Federation, 5 Nauki Ave., Pushchino 142290, Russian Federation.
E-mail: das3534@rambler.ru