

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2022

№ 59

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, в которых
должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций
на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой
степени доктора наук» Высшей аттестационной комиссии

Учредитель – Томский государственный университет

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

Индексируется: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA. Внесён в Ulrich's Periodicals Directory.

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

Воробьев Д.С. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)
Баранова О.Г. – отв. редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)
Бобровский М.В. – отв. редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)
Громовых Т.И. – отв. редактор (Московский политехнический университет, Москва, Россия)
Денисов Е.В. – отв. редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ РАН, Томск, Россия)
Дорогина О.В. – отв. редактор (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия)
Зверев А.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Иванов Ю.В. – отв. редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)
Кулешов С.П. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Тарасов В.В. – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)
Шефтель Б.И. – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
Чернова О.Д. – 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); **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. Папанова РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **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); **Книгма 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); **Лодыгин Е.Д.** (Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Коми научный центр УрО РАН, Сыктывкар, 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); **Олеников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердигес А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

Издательство: Издательство Томского государственного университета. Редактор К.Г. Шилько; редактор-переводчик В.В. Воздвиженский; оригинал-макет А.И. Лелюк; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 29.12.2022 г. Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 11,8. Тираж 50 экз. Заказ № 5334. Цена свободная.

Дата выхода в свет 07.02.2023 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательства ТГУ. 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: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar, eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; 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/>

EDITORIAL COUNCIL

Vorobiev DS - Editor-in-Chief, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Pokrovsky OS - Co Editor-in-Chief, National Centre for Scientific Research, Toulouse, France

Baranova OG - Editor, Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

Bobrovsky MV - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pyshchino, Russia

Gromovyykh TI - Editor, Moscow Polytechnic University, Moscow, Russia

Denisov EV - Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NRC, Tomsk, Russia

Dorogina OV - Editor, Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

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

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

Kulizhskiy SP - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

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

Tarasov VV - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

Sheftel BI - Editor, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

Chernova OD - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Volokitina AV (Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, 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** (All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar, 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); **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); **Lodygin ED**, Institute of Biology of Komi Scientific Centre UB RAS (Syktyvkar, 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); **Olennikov DN**, Institute of General and Experimental Biology SB RAS (Ulan-Ude, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **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: TSU Press (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation). Editor KG Shilko; Translator/Editor VV Vozdvizhenskij; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 29.12.2022. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 11,8. Circulation is 50 copies. Orders No 5334. Open price. Date of publication 07.02.2023.

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

E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Лойко С.В., Кузьмина Д.М., Истигечев Г.И., Крицков И.В., Лим А.Г., Климова Н.В., Новоселов А.А., Константинов А.О., Новолодская Э.В., Кулижский С.П. Трансформация морфологических свойств почв вследствие закустаривания пятнистой тундры	6
---	---

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Афанасьев Д.А., Чернуха И.М., Ганина В.И., Машенцева Н.Г., Ковалев Л.И., Коврижных А.В., Ахангаран М., Гаравири М. Влияние микрокапсулированных стартовых культур на образование биологически активных пептидов в готовых мясных продуктах	42
Кобер Д.Д., Рубина М.С., Эльманович И.В., Гребенщиков Д.П., Громовых Т.И. Сорбционная способность гель-пленок функционализированной бактериальной целлюлозы по отношению к хлорамфениколу	64

БОТАНИКА

Климова Н.В., Чернова Н.А., Дюкарев А.Г. Растительность суффозионных западин на севере подтаежной подзоны Западной Сибири	85
Федоров Н.И., Туктамышев И.Р., Широких П.С., Мартыненко В.Б., Наумова Л.Г. Использование зимних и ранневесенних космоснимков для оценки проективного покрытия березняков на залежах	110

ЗООЛОГИЯ

Тарасов В.В. Резкое падение численности кудрявого пеликана <i>Pelecanus crispus</i> (Aves: Pelecaniformes) на Урале и в Западной Сибири в 2021 г.	128
---	-----

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

Loiko SV, Kuzmina DM, Istigechev GI, Kritskov IV, Lim AG, Klimova NV, Novoselov AA, Konstantinov AO, Novolodskaya EV, Kulizhsky SP. The Transformation of Morphological Properties of Soils Due to the Low Arctic Tundra Shrubification	6
---	---

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

Afanasev DA, Chernukha IM, Ganina VI, Mashentseva NG, Kovalev LI, Kovrizhnykh AV, Ahangaran M, Gharaviri M. The Effect of Microencapsulated Starter Cultures on the Formation of Biologically Active Peptides in Finished Meat Products	42
Kober DD, Rubina MS, Elmanovich IV, Grebenshchikov DP, Gromovych TI. Evaluation of the Sorption Capacity of Functionalized Bacterial Cellulose Gel Films with Respect to Chloramphenicol	64

BOTANY

Klimova NV, Chernova NA, Dyukarev AG. Vegetation of Suffusion Depressions in the Northern Part of the Subtaiga of Western Siberia	85
Fedorov NI, Tuktamyshev IR, Shirokikh PS, Martynenko VB, Naumova LG. Application of the Winter and Early-Spring Satellite Images for Assessment of the Birch Forest Coverage on the Abandoned Agricultural Lands	110

ZOOLOGY

Tarasov VV. A Sharp Decrease in the Number of Dalmatian Pelican <i>Pelecanus crispus</i> (Aves: Pelecaniformes) in the Urals and Western Siberia in 2021	128
---	-----

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья

УДК 631.4

doi: 10.17223/19988591/59/1

Трансформация морфологических свойств почв вследствие закустаривания пятнистой тундры

Сергей Васильевич Лойко¹, Дарья Михайловна Кузьмина²,
Георгий Игоревич Истигечев³, Иван Викторович Крицков⁴,
Артём Георгиевич Лим⁵, Нина Владимировна Климова⁶,
Андрей Андреевич Новоселов⁷, Александр Олегович Константинов⁸,
Эльвира Владимировна Новолодская⁹,
Сергей Павлинович Кулижский¹⁰

^{1, 2, 3, 4, 5, 9, 10} Томский государственный университет, Томск, Россия

⁶ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
Томск, Россия

^{7, 8} Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

¹ s.loyko@yandex.ru; ² kuzmina.d.m.95@gmail.com; ³ istigechev.g@yandex.ru;

⁴ krickov_ivan@mail.ru; ⁵ lim_artyom@mail.ru; ⁶ ninmilk@yandex.ru;

⁷ mr.andreygeo@mail.ru; ⁸ konstantinov.alexandr72@gmail.com

⁹ novolodskaya.elvira.tsu@gmail.com; ¹⁰ kulizhskiy@yandex.ru

Аннотация. Потепление климата в Субарктике приводит к значительному увеличению площади кустарниковых экосистем. Наиболее часто плакорные тундры зарастают ольхой в комплексе с ерником и ивами. Однако до сих пор мало данных о скорости и направлении изменения морфологических свойств почв при такой смене растительности. Для улучшения представлений об этих процессах нами изучен модельный ольховник с несколькими сукцессионными стадиями в южной тундре Западной Сибири. Выполнен морфометрический анализ 34 почвенных профилей, из них 8 характеризуют фоновые почвы тундры. Показано, что с начала 60-х гг. XX в., когда начал формироваться модельный ольховник, произошло улучшение гидротермических условий, а глубина мерзлоты опустилась местами до 4 м. За это время исходные глееземы мерзлотные и торфяно-глееземы мерзлотные претерпели существенные изменения. Мощность органогенных горизонтов уменьшилась, торфяные горизонты превратились в грубогумусированные, в условиях микроводоразделов стали формироваться серогумусовые горизонты с признаками грубогумусированных. Процессы оструктурирования минеральных горизонтов привели к формированию криометаморфической оолитовой структуры. Площадь глеевых пятен уменьшилась. Наиболее продвинутой стадией почвенной сукцессии стало формирование криометаморфических глееватых почв. Проведенные исследования подтвердили гипотезу о том, что в условиях тундры существенные изменения растительного сообщества способны вызвать классификационно значимые трансформации морфологических свойств почв за несколько десятилетий.

Ключевые слова: *Duschetia fruticosa*, закустаривание, почвы тундры, южная тундра, Тазовская тундра, макроморфология, оглеение, криотурбации, пятна-медальоны

Источник финансирования: Статья подготовлена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 18-77-10045). Полевые работы выполнены при поддержке РФФИ и Департамента внешних связей ЯНАО (проект № 19-44-890013).

Для цитирования: Лойко С.В., Кузьмина Д.М., Истигечев Г.И., Крицков И.В., Лим А.Г., Климова Н.В., Новоселов А.А., Константинов А.О., Новолодская Э.В., Кулижский С.П. Трансформация морфологических свойств почв вследствие закустаривания пятнистой тундры // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 59. С. 6–41. doi: 10.17223/19988591/59/1

Original article

doi: 10.17223/19988591/59/1

The Transformation of Morphological Properties of Soils Due to the Low Arctic Tundra Shrubification

**Sergey V. Loiko¹, Daria M. Kuzmina², Georgy I. Istigechev³,
Ivan V. Kritskov⁴, Artyom G. Lim⁵, Nina V. Klimova⁶,
Andrey A. Novoselov⁷, Alexander O. Konstantinov⁸,
Elvira V. Novolodskaya⁹, Sergey P. Kulizhsky¹⁰**

^{1, 2, 3, 4, 5, 9, 10} Tomsk State University, Tomsk, Russia

⁶ Institute for Monitoring Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia

^{7, 8} Tyumen State University, Tyumen, Russia

¹ s.loiko@yandex.ru; ² kuzmina.d.m.95@gmail.com; ³ istigechev.g@yandex.ru;

⁴ krickov_ivan@mail.ru; ⁵ lim_artyom@mail.ru; ⁶ ninmilk@yandex.ru;

⁷ mr.andreygeo@mail.ru; ⁸ konstantinov.alexandr72@gmail.com

⁹ novolodskaya.elvira.tsu@gmail.com; ¹⁰ kulizhskiy@yandex.ru

Summary. Climate warming in the Subarctic leads to the expansion of shrub ecosystems. The most common upland tundra shrubification is by alder in combination with dwarf birch and willows. However, the nature and rate of changes in the morphological properties of soils in the low arctic tundra during shrubification remain unknown. To study the impact of new shrub ecosystems on tundra soils, we studied alder shrubs in the south of the Western Siberian tundra. The key site is located between the rivers Taz and Pur. The village of Tazovsky, Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (Russia) is located nearby. This area is called the Taz tundra, near its transition to the forest tundra. The coordinates of the center of alder shrubs are N67°22'17.4", E78°42'11.7" (*Fig. 1*). The formation of alder shrubs at the study site began no later than 1957. We studied 34 soil profiles. Of these, eight soil profiles were studied in the tundra, eight more in the tundra ecotone and alder shrubs. Eighteen soil profiles characterized the periphery or central zone of alder shrubs (*Fig. 2, 3*). In the field, we studied the vegetation, the depth of permafrost, photographed soil profiles, and took samples of soil horizons and a micromonolith. We quantified soil morphological parameters such as soil horizon boundary depth, soil horizon thickness, thixotropy index, gley patch percentage, root penetration depth, charcoal abundance, and horizon coloration in the CIE-L*a*b* system. A topographic survey was made within the key site. The age of shrubs and the relief form for each soil profile were determined. The obtained values were processed using the methods of basic statistics and the method of principal components.

The studied alder shrubs in the Taz Tundra are located in the upper part of the slopes of stream valleys. The expansion of shrubs at the key site has been observed since the beginning of the second half of the 20th century. For the key site with alder, the succession stages of transformation of tundra into a shrub ecosystem are described. At the first stage, only a few young shoots of alder are observed in tundra (Fig. 10). Alder appears as a result of seed germination on devoid of vegetation areas of cryoturbated soils (patterned-ground). Alder actively colonizes the territory adjacent to the original places of germination, which leads to the expansion of the original range and the concentric structure of shrubs. The second stage is represented by tundra and alder ecotone. In this ecotone, the cover and height of alder increase, and so does the habitus of the original shrubs (dwarf birch and wild rosemary). The main transformations of soil properties are associated with an increase in the active layer thickness. The third stage is the peripheral part of the alder shrubs, where the height of the alder is maximum and reaches 4.5 m. The fourth stage is the central zone of the alder shrubs, where there appear reed-sedge meadows with fireweed. Meadows form in places where the alder bushes died out.

The main changes at the third and fourth stages are associated with a radical improvement in the hydrothermal conditions of soil formation, which leads to deepening of the permafrost surface to 3–4.5 m, and a talik is formed. Soil fertility increases due to its enrichment with nitrogen by nitrogen-fixing alder. Alder leaves susceptible to decomposition fall on the soil surface, which is important for earthworms and has a priming effect for the decomposition of tundra litter. The depth of the root system increases. An increase in evapotranspiration leads to a decrease in soil moisture and disappearance of their thixotropic properties. The area of gley patches in soils decreases (Fig. 6). The thickness of peat and litter horizons decreases (Fig. 7). Initially, thixotropic horizons are structured according to the ooid type (Fig. 8). Root and animal tunnels, which are stable in seasonal cycles, are formed in the soil. The resulting pores and soil aggregates allow the development of soil mesofauna. All the above mentioned cause formation of humus-accumulative horizons on convex slopes under alder. Reductaquic Cryosols and Folie Reductaquic Cryosols evolve into Gleyic Cambisol, Stagnic Cambisol (Ochric), and Gleysol (Ochric). Thus, our study confirmed the hypothesis that the radical change of tundra vegetation during the expansion of shrubs causes significant classificatory changes in the morphological properties of soils over several decades.

The article contains 10 figures, 79 references.

Keywords: *Duschekia fruticosa*, shrubification, tundra soils, southern tundra, Taz tundra, macromorphology, gleying, Cryosols

Acknowledgments: The work was carried out with the financial support of the Russian Science Foundation (project No. 18-77-10045), field work was carried out with the support of the RFBR and the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug (project No. 19-44-890013). The reported study was carried out using the equipment of the Unique Research Installation “System of experimental bases located along the latitudinal gradient” TSU with financial support from the Ministry of Education and Science of Russia (RF ---- 2296.61321X0043, 13.YHY.21.0005, agreement No. 075-15-2021-672).

For citation: Loiko SV, Kuzmina DM, Istigechev GI, Kritskov IV, Lim AG, Klimova NV, Novoselov AA, Konstantinov AO, Novolodskaya EV, Kulizhsky SP. The Transformation of Morphological Properties of Soils Due to the Low Arctic Tundra Shrubification. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;59:6-41. doi: 10.17223/19988591/59/1

Введение

Продолжающиеся климатические изменения в Субарктике и Арктике [1–4] сопровождаются увеличением продолжительности вегетационного периода, количества осадков, доступности элементов минерального питания для растений и как следствие продуктивности растительности [5–7]. Эффект повышения продуктивности растительности, или позеленения, достоверно установлен по данным дистанционного зондирования поверхности Земли [8–11]. Позеленение вызвано не только увеличением продуктивности тундровых растительных сообществ, но и сукцессионными процессами, такими как зарастание растительностью донных отложений осушенных бассейнов термокарстовых озёр [12, 13], оползней и термокарстовых понижений [14] либо закустаривание тундры [8, 15, 16]. Последний процесс является наиболее масштабным из сукцессионных процессов. Изучение закустаривания важно для моделирования будущих состояний ландшафтов, так как масштабное увеличение доли кустарникового покрова изменяет структуру экосистем тундры и потоки энергии, региональный климат, почвенно-атмосферный обмен водой, углеродом и элементами питания растений, а также экологические взаимодействия между видами [17].

Вопросам закустаривания тундры посвящено значительное количество работ (см., например, обзоры [18–20]). Закустаривание вызвано поселением ольхи, ив и разрастанием ерников [21]. Часто все эти виды расселяются вместе с доминированием какого-либо одного вида. Наиболее подходящими для закустаривания являются балки и долины ручьев [22]. Ивняки чаще формируются на месте нарушенных местообитаний, например по местам развития оползневых процессов [23, 24]. Ольховники формируются как по местам нарушений, так и на зарастающих пятнах-медальонах [16, 25]. Ерник в южной тундре произрастает как в зональных условиях, так и под прикрытием ивняков и ольховников. Наиболее существенные экологические изменения происходят при колонизации тундры ольхой, так как она значительно обогащает почвы соединениями азота [26]. В ольховниках зимой образуются сугробы, оказывающие обогревающее воздействие [25], а из-за затенения летом температура почвы, наоборот, ниже. Зимнее обогревающее воздействие оказывается более весомым в годовом температурном режиме [27], в связи с чем под ольховниками происходит углубление многолетней мерзлоты, а криотурбационные процессы подавлены [28]. Листовой опад кустарников приводит к эффекту прайминга – увеличивается скорость разложения органических соединений [20], в том числе ранее накопленных в верхних горизонтах почвы [29, 30]. Комплексное влияние ольховников на окружающую среду тундр требует их тщательного изучения, так как более глубокое понимание долгосрочных взаимодействий между многолетней мерзлотой, климатом, растительностью и снежным покровом, а также улучшение модельных представлений о грунтовой толще, включая подземный лед, снизит неопределенность в отношении состояния многолетней мерзлоты в будущем [31].

Проведенные ранее исследования были сосредоточены на экосистемных и ландшафтных последствиях от внедрения кустарников в тундровые

экосистемы [32–34]. Хорошо изучено влияние ольховников на температурные режимы почв [27, 28] и биогеохимические циклы [35]. Вместе с тем нами не встречены работы, в которых бы изучалась эволюция почв тундры под влиянием их закустаривания.

Характерное время почвенных процессов, протекающих в почвах тундр, например оглеения, невелико и измеряется первыми годами или десятками лет [36, 37]. Поэтому была сформулирована гипотеза о том, что за промежуток времени в более чем половину столетия, в течение которого наблюдается экспансия кустарников, изменения морфологических свойств почв могут достигнуть классификационно значимого выражения. Для проверки гипотезы было изучено изменение морфологических признаков и таксономической принадлежности почв под влиянием закустаривания. Использована методология иерархического морфосубстантивного исследования твердофазного каркаса почв [38–40], сочетающая изучение почвенного тела на макро-, мезо- и микроморфологических уровнях. Эта методология позволяет проводить интегральную оценку экологического состояния экосистемы с параллельным выявлением истории её формирования и возможностью прогнозирования ближайшего будущего.

В качестве района исследований выбран юг тундровой зоны Западной Сибири, так как для этого обширного района региональные аспекты закустаривания изучены лишь в бассейне реки Сось (Приуральский район ЯНАО) [16, 28]. Изучение педологической стороны процесса закустаривания тундры для этого региона находится на начальном уровне. Дополнительным мотивом нашей работы было протестировать возможности иерархического морфологического анализа почв для диагностики эволюционных процессов в условиях тундры на малых характерных временах. Это исследование продолжает серию работ по иерархическому морфогенетическому анализу почв Западной Сибири, выполненных нами ранее [41–46].

Материалы и методики исследования

Район исследований, критерии выбора и характеристика ключевого участка. Исследования проведены неподалёку от пос. Тазовский в Тазовской тундре, расположенной в северо-восточной части Пур-Тазовского междуречья (Западно-Сибирская равнина). В административном отношении это Тазовский район Ямало-Ненецкого автономного округа (Россия). Согласно схеме почвенно-экологического районирования территория относится к IV Тазовско-Гыданскому округу Западно-Сибирской тундровой провинции [47]. Работы проводили в пределах надпойменных озерно-аллювиальных террас р. Таз (рис. 1). Террасы сложены пылеватыми супесями, суглинками, реже глинами и песками, мерзлота имеет сплошное распространение [48]. В условиях суглинистых плакоров и склонов под тундровой растительностью встречаются два типа почв глеевого отдела: глеезёмы мерзлотные, распространённые на повышенных элементах рельефа (верхняя и средняя часть склона), и торфяно-глеезёмы мерзлотные, залегающие в мезо- и микропонижениях (ложбины, промоины, трещины) [49].

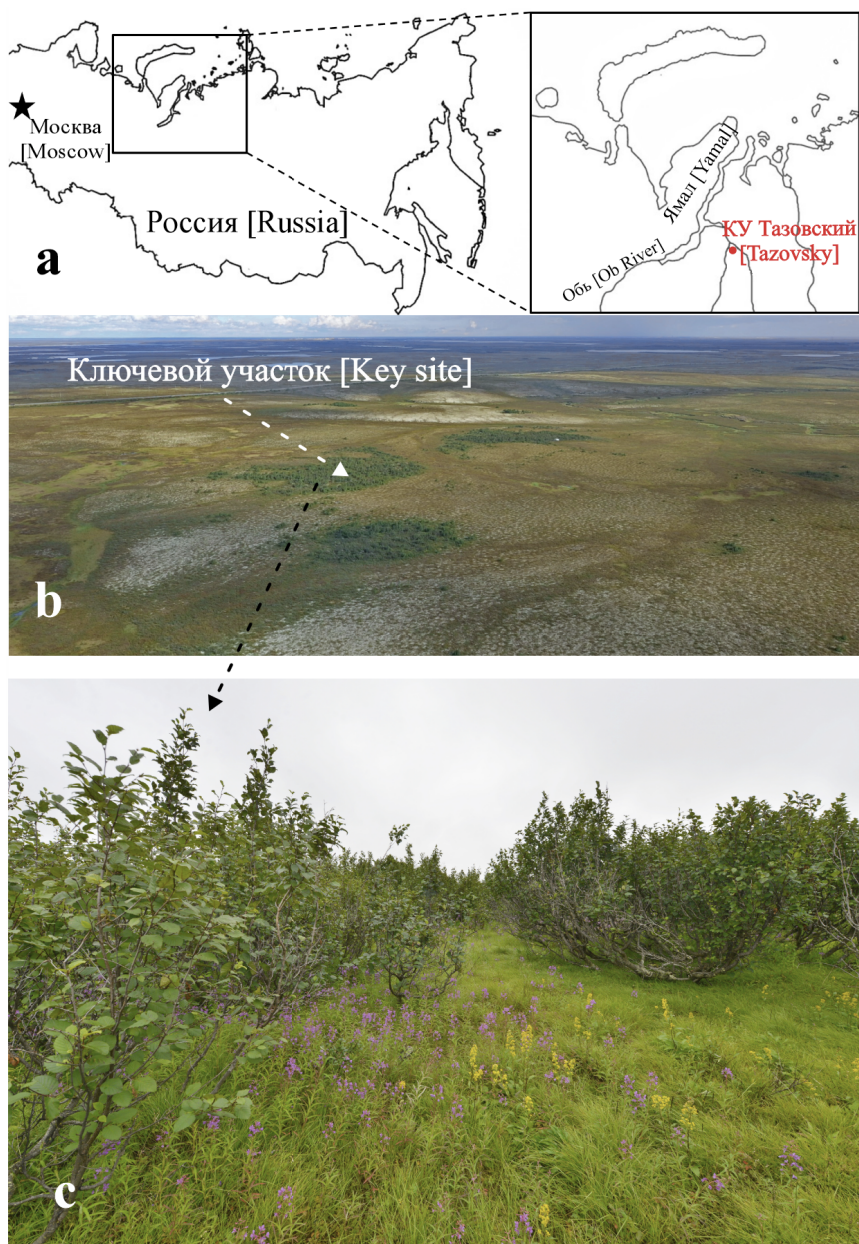


Рис. 1. Ключевой участок «Тазовский»: *a* – место расположения; *b* – общий вид местности с дрона; *c* – центральная часть исследованного ольховника
[Fig. 1. Tazovsky site: *a* – geographic location; *b* – aerial photograph of the key site; *c* – central part of the key alder shrubs]

Для выбора ключевого участка весной 2021 г. были проведены маршрутные исследования, в ходе которых оценивали проективное покрытие мхов, травянистых видов и осок, в камеральных условиях сравнивали раз-

новременные снимки, доступные через приложение Google Earth Pro, чтобы определить, какие заросли ольховника увеличиваются в площади, а какие стабильны. Возраст ольхи оценивался с помощью подсчёта годичных колец по кернам, полученным возрастным буравом Пресслера (Haglof, Швеция).

Критериями выбора ключевого участка для дальнейшего проведения почвенно-морфологических исследований были: 1) наличие стволов ольхи возрастом в несколько десятилетий; 2) концентрическое строение кустов с разными сукцессионными стадиями от края к центру ольховника; 3) минимальные различия геометрии форм рельефа в ольховнике и соседней тундре, являющейся фоном для сравнения. Последнее условие оказалось наименее выполнимым, так как ольховники обычно растут на склонах [50]. В таких условиях фоновая тундра и место произрастания ольховника приурочены к различным секторам геохимической катены. В изучаемой местности ольховники также в большинстве случаев приурочены к бровкам мезосклонов, покатым склонам, лишь немногие из них расположены в верхней части пологих рассеивающих сток склонов и подходят для целей исследования.

По результатам рекогносцировочных работ выбран ольховник, расположенный в верхней части пологого рассеивающего мезосклона долины ручья без выраженного бровочного перегиба. Самый старый ствол ольхи, обнаруженный в ольховнике, начал свой рост в 1957 г. Для заложения разрезов сравнения выбрана прилегающая тундра. Координаты центра ольховника – N67°22'17.4", E78°42'11.7". В пределах ольховника сформировалась термокарстовая псевдотерраска, связанная с понижением поверхности, вызванной опусканием кровли многолетней мерзлоты под кустарником.

Полевые работы. В пределах тундры и выбранного модельного ольховника заложено 34 почвенных разреза, по восемь штук на четырех профилях, параллельных границе тундры и ольховника, и два дополнительных разреза. Каждый профиль характеризовал одну сукцессионную стадию и пересекал как рассеивающие, так и собирающие формы микрорельефа. Для характеристики рельефа проведена съемка высот с помощью электронного тахеометра Nikon Nivo 3.0 (Япония). Для создания фотоплана использована съемка с помощью дрона Mavic 2 Pro (DJI, Китай).

Вблизи каждого из разрезов выполнены стандартные геоботанические описания – отмечали видовой состав сообщества или парцеллы, проективное покрытие всех слагающих видов, определяли возраст самого старого ствола ольхи.

Каждый почвенный разрез был сфотографирован фотоаппаратом Nikon D850 (Япония) с объективом 14-24mm f/2.8G ED AF-S Nikkor и внешней фотовспышкой Nikon Speedlight SB-700. Для определения окраски отобрано по 2 образца из каждого почвенного разреза. Первый образец отбирался из горизонта, непосредственно контактирующего с органогенным, второй – из следующего за ним снизу, соответствуя в глееземах глеевому горизонту. Мощность сезонно-талого слоя определялась с использованием

металлического прута длиной 1,5 м, вводившегося в дно разрезов. В случае глубокого залегания мерзлоты бурение проводили ручным буром Эдельмана (Eijkelkamp, Нидерланды) до кровли мерзлоты, попутно отмечая уровень надмерзлотной верховодки.

Для изучения микроморфологических признаков агрегации почвенной массы под воздействием сезонного промерзания был отобран микромоноклит размером 40 мм в длину и 37 мм в ширину из диапазона глубин 9–13 см в горизонте АО/CRM+[AYao] (профиль Tz21-34). Отбор произведен из наименее гумусированной части горизонта.

Камеральная обработка материалов. На изученный ключевой участок на основе съемок с дрона составлен фотоплан, на который были наложены данные тахеометрической съемки в программе Surfer 19 (Golden Software, США). Для всех отобранных почвенных образцов проведено измерение окраски бесконтактным спектрофотометром X-Rite VS450 (США). Значения фиксировались в системе CIE-L*a*b* [51]. Из микромонолита изготовлен просвечивающий петрографический шлиф. Изучение микротекстур выполнено на поляризационном микроскопе Olympus-BX53MTRF (Япония). Морфометрические параметры почвенных профилей получены путем экспертного анализа цифровых фотографий с использованием программы ImageJ. Названия почвам дано на основе полевых описаний и анализа цифровых фотографий с использованием Классификации и диагностики почв России 2004 г. [52] с дополнениями 2008 г. [53]. Дополнительно даны названия по Международной классификации почв WRB 2014 с дополнениями 2015 г. [54].

Для статистического анализа определены значения следующих морфологических показателей почв: ALT – глубина залегания многолетней мерзлоты (см); hor.A – мощность горизонта AYao (см); Thixotropy – показатель тиксотропности (%); hor.O – мощность органогенного горизонта (см); $S(\text{hor.G})$ – площадь глеевых пятен в диапазоне 0–40 см от минеральной поверхности (%); Gcf – глубина верхней границы горизонта от минеральной поверхности почвы (см); Root – предельная глубина множественного проникновения корней толщиной более 1–2 мм (см); CharC – количество макроуглей размером более 1 мм (шт.) в диапазоне 0–40 см от минеральной поверхности почвы; $M1(L^*)$, $M1(a^*)$, $M1(b^*)$ – яркость, количество красного и желтого пигментов в первом горизонте от минеральной поверхности почвы соответственно; $M2(L^*)$, $M2(a^*)$, $M2(b^*)$ – те же показатели, что и выше, но во втором от минеральной поверхности почвы горизонте. Для оценки влияния факторов почвообразования на морфологические параметры оценены значения абсолютной высоты в метрах (Altitude), формы микрорельефа (параметр Microtop имеющий значения –1 для вогнутых склонов, 0 – прямых и 1 – выпуклых) и возраста кустарников на каждой точке (AgeShrubs, лет).

Из вышеперечисленных параметров авторами впервые предложен метод определения количественной меры тиксотропности почв – показатель тиксотропности. Он рассчитан, основываясь на предположении о том, что

чем более текучее состояние у почвы, тем быстрее заплывет почвенный разрез при прочих равных условиях. Так как верхние горизонты скреплены корнями, то этот процесс начинается с оплывания самой нижней части стенки разреза. При этом происходит разрыв массы вышерасположенных горизонтов в виде «гармошки», что приводит к формированию серии горизонтально ориентированных трещин-разрывов. Чем сильнее тиксотропность, тем больше трещин формируется в единицу времени. Исходя из этого показатель тиксотропности рассчитан путем отношения суммарной ширины трещин (ШТ) к ширине межтрещинной почвенной массы (ШПМ) в слое 0–40 см от минеральной поверхности почвы

$$\text{Thixotropy (\%)} = \text{ШТ/ШПМ} \cdot 100.$$

Расчет базовых статистических показателей выполнен в программе Microsoft Excel 2016, модель взаимосвязи ландшафтных и почвенных параметров получена методом главных компонент с использованием программы Statistica 12 (StatSoft, USA). Для графической визуализации этой модели использована программа Grapher 17 (Golden Software, США).

Результаты исследования

Экосистемы разных сукцессионных стадий ключевого участка. Растительность тундрового участка (разрезы с Tz21-1 по Tz21-8) представлена кустарничково-мохово-лишайниковыми сообществами (рис. 2, 3). Кустарниковый ярус редкий. На пятнах-медальонах встречаются отдельные кусты ольхи (*Duschekia fruticosa*) (проективное покрытие (ПП) менее 1%) высотой (В) до 1,5–2 м. ПП карликовой березки (*Betula nana*) – 3%, В – 20 см. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Ledum palustre* (ПП – 15%, В – 20 см), в небольшом обилии присутствуют другие кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*) и травы (*Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*). ПП мохово-лишайникового покрова составляет 90%, основу его образуют лишайники – *Cladonia rangiferina* (50%) с примесью *Cladonia alpina* и *Cetraria* sp. Среди мхов преобладает *Sphagnum* sp. Средняя глубина залегания мерзлоты слабо варьирует, составляя 65 см (см. рис. 3).

Экотон тундры и ольховника (разрезы с Tz21-9 по Tz21-16) расположен на 0,3–0,4 м ниже по рельефу (см. рис. 2, 3) и представляет собой начальную сукцессионную стадию в ряду зарастания тундры. Фоновая парцелла представлена закустаренной ерником (карликовая береза) кустарничково-зеленомошно-лишайниковой тундрой (см. рис. 3). Произрастают те же виды, что и на тундровом участке, но в другом количественном соотношении. Высота кустов ольхи 1,5–2,5 м, растут они на расстоянии 2–3 м друг от друга. ПП ерника – 25%, В – 45 см. Тундровые кустарнички также немного выше (багульник – 26 см, голубика – 20 см). ПП мохово-лишайникового покрова ниже – 60%. Основу его составляют лишайники с доминированием *Cladonia rangiferina*. Среди мхов преобла-

дает лесной вид *Pleurozium schreberi*, а сфагнума почти нет. Средняя глубина залегания мерзлоты – 114 см, минимальная – 77 см, а максимальная составляет 156 см (см. рис. 3).

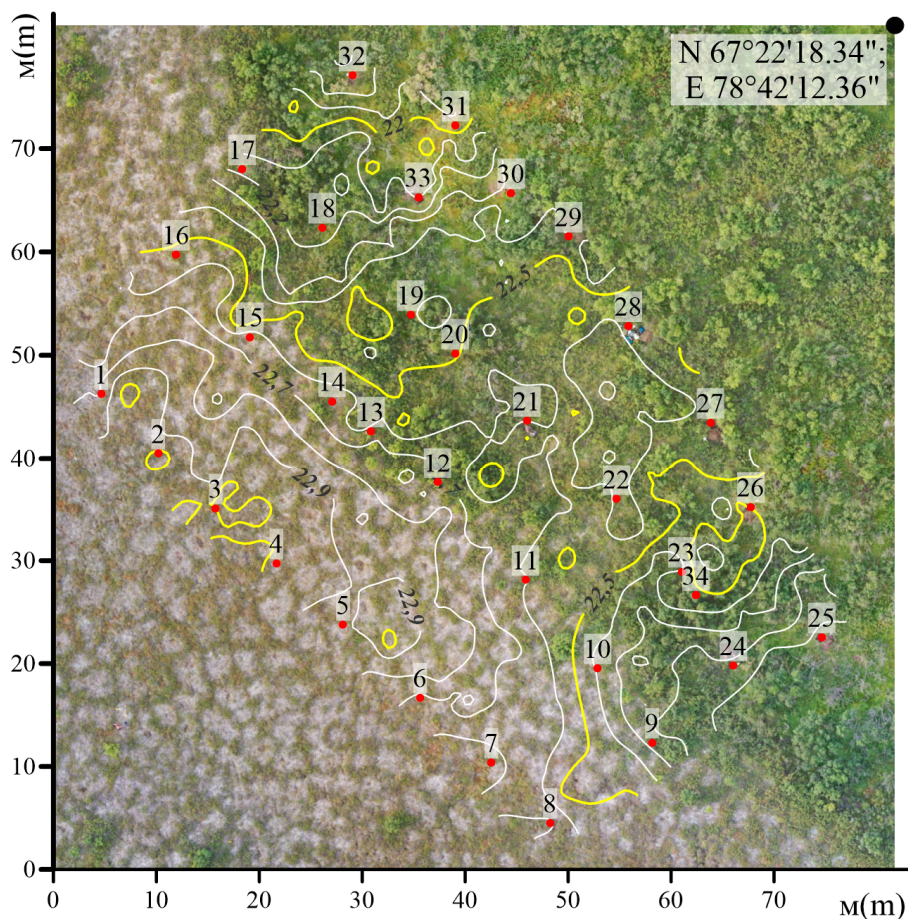


Рис. 2. Изолинии высот и точки заложения почвенных разрезов, наложенные на фотоплан местности

[Fig. 2. Elevation contours and codes of soil profiles on the photomap of the Tazovsky site]

Ольховник охарактеризован точками с Tz21-17 по Tz21-34-ю (см. рис. 2, 3). Кустарниковый ярус хорошо развит и представлен куртинами ольхи (ПП 20%), перемежающимися с куртинами карликовой березки (20–25%). Высота кустов ольхи от 2–2,5 до 3–4 м, березки – от 80 до 120 см. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (ПП 65%) и представлен участками с преобладанием *Carex globularis* (35%) и участками с преобладанием *Calamagrostis lapponica* (20%), меньше по площади участки с преобладанием *Rubus arcticus* (3%). Участие кустарничков низкое (4%), наиболее обилен *Vaccinium uliginosum*. Моховой ярус представлен редкими

дернинами гипновых мхов (*Pleurozium schreberi*). В ольховнике выделяются две сукцессионные стадии, это периферия ольховника, представленная более молодыми, рослыми, сомкнутыми кустами высотой 3–4 м (точки с Tz21-17 по Tz21-24 и Tz21-34), и центральная зоны ольховника (точки с Tz21-25 по Tz21-32 и Tz21-33) с меньшей высотой кустов ольхи (2–3 м), что связано с полеганием стволов. В центральной зоне формируются луговины, состоящие из двух вариантов парцелл – с преобладанием осоки либо вейника. На периферии ольховника средняя глубина кровли мерзлоты составляет 284 см, в центральной зоне – 348 см. Самое глубокое залегание мерзлоты в 430 см обнаружено в точке Tz21-25. Из рис. 3 видно, что профиль мерзлоты образует «чашу», из-за чего глубже 2 м формируется надмерзлотная верховодка, а отложения приобретают однородную ярко-сизую окраску.

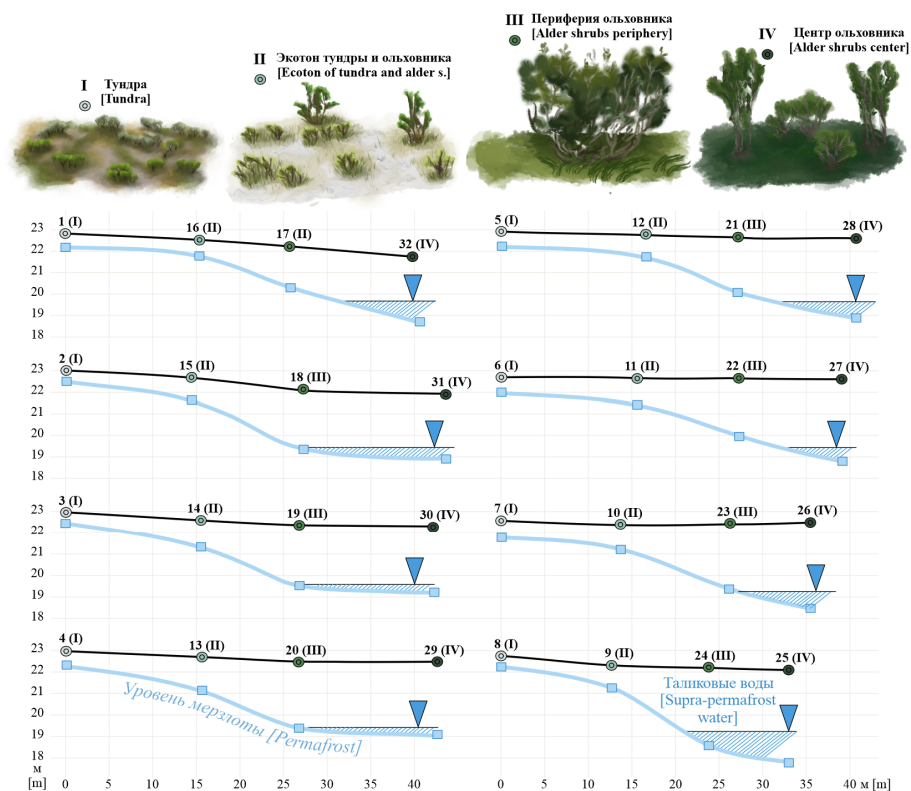


Рис. 3. Высоты поверхности почвы и многолетней мерзлоты на профилях через точки заложения почвенных профилей на ключевом участке «Тазовский». Римскими цифрами обозначены сукцессионные стадии, арабскими – номера почвенных профилей [Fig. 3. Altitude of the soil surface and permafrost on profiles through the sites of soil profiles at the Tazovsky site. Roman numerals denote succession stages, Arabic numerals denote soil profile codes]

Морфологические параметры почв разных сукцессионных стадий.

В изученных глеезах тундры глеевый горизонт представлен чаще в виде отдельных морфонов, реже имеет сплошное залегание. Сухая масса горизонта G имеет средний цвет по шкале Манселла – 1.3Y 5.9/3.3, тогда как

для глеевого горизонта необходимо значение $2.5Y\ 5-6/<3$, что указывает на их близость криозёмам. Мощность сезонно-талого слоя в почвах не превышает 1 м, а в некоторых случаях составляет всего 40 см.

На рис. 4, 5 приведены фотографии типичных почвенных профилей изученного ключевого участка, сгруппированные по четырем сукцессионным стадиям и двум формам микрорельефа для каждой стадии.



Рис. 4. Почвенные профили на участке тундры (a, b) и экотона тундра – ольховник (c, d).

Показаны отдельно почвы рассеивающих (a, c) и собирающих (b, d) микросклонов:

a – глеезем криогенно-железистый мерзлотный тяжелосуглинистый;

b – торфяно-глеезем криотурбированный криогенно-железистый остаточно-гумусированный мерзлотный тяжелосуглинистый; c – глеезем мерзлотный

тяжелосуглинистый; d – торфяно-криозем поверхностно-глееватый

[Fig. 4. Soil profiles of (a, b) tundra and (c, d) alder shrubs – tundra ecotone. Photographs of soil profiles convex sideslopes (a, c) on the left, profiles of concave sideslopes (b, d) on the right:

a – Reductaquic Cryosol; b – Folie Reductaquic Cryosol;

c – Reductaquic Cryosol; d – Folie Oxyaquic Cryosol]

В тундре на рассеивающих микросклонах встречаются глееземы криогенно-ожелезненные мерзлотные с формулой профиля (на примере почвенного разреза Tz21-2): O(0-6)–cf(6-11/13)–G(11/13-15/19)–Bg(15/19-38)–Gox(38–52)–Gox ⊥ (52+). Микроводоразделы экотона заняты такими же глееземами мерзлотными криогенно-ожелезненными, но с более мощным сезонно-талым слоем. Их формула профиля (разрез Tz21-12): O(0-3)–[G]+Gcf(10-23)–Bg(23-104)–C ⊥ (104+).

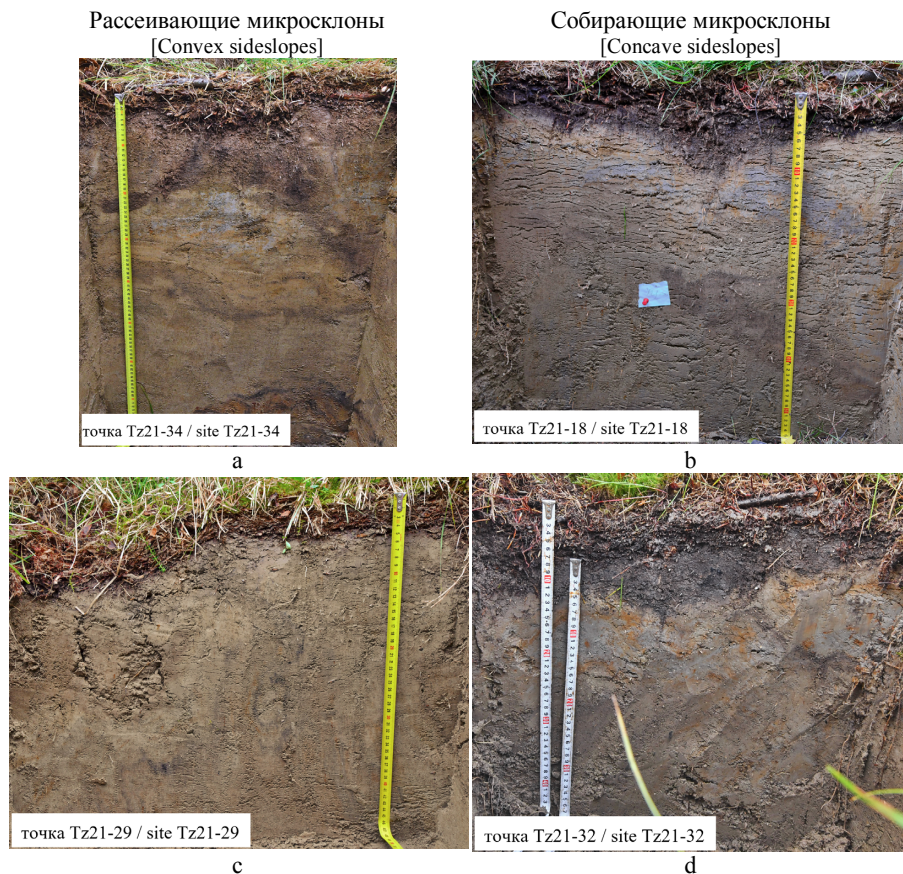


Рис. 5. Почвенные профили периферии (a, b) и центральной зоны ольховника (c, d). Показаны отдельно почвы рассеивающих (a, c) и собирающих (b, d) микросклонов: a – криометаморфическая грубогумусированная глееватая; b – глеезем грубогумусированный криометаморфизованный криотурбированный криогенно-ожелезненный; c – криометаморфическая типичная; d – глеезем грубогумусированный криогенно-ожелезненный

[Fig. 5. Soil profiles of alder shrubs periphery (a, b) and alder shrubs center (c, d): a – Gleyic Cambisol (Ochric); b – Gleyic Cambisol; c – Stagnic Cambisol (Ochric); d – Gleysol (Ochric)]

В периферической части ольховника почвы принадлежат уже иному отделу и представлены криометаморфическими грубогумусированными глееватыми с формулой профиля (разрез Tz21-34): O(0-4/6)–ao(4/6-8/10)–AO/CRM+[AYao](8/10-14/23)–CRM/Gox+[AYao](14/23-40/49)–BCm (40/49–

67/78)–I(fe+hh)(67/78-80+). В центральной части ольховника на рассеивающих микросклонах могут встречаться криометаморфические типичные почвы с формулой профиля (разрез Tz21-29): O(0-4)–CRM(4-20/30)–BCfe+[a](20/30-48+) уже практически без признаков глееватости.

Почвы собирающих склонов в пределах ключевого участка отличаются большей глееватостью, влажностью и мощностью органогенного горизонта. Так, на собирающем склоне в тундре распространены торфяно-глееземы криотурбированные криогенно-ожелезненные остаточно-гумусированные мерзлотные с формулой профиля (разрез Tz21-1): T1(0-7)–T2(7-11)–cf(11-15)–G(15-21/24)–Box,g+[AYao]@(21/24-54)–Box,g+[AU]@(54-59)–Box,g+[AU]@⊥(59-62+). На экотоне ольховника в ложбине встречаются не только глееземы, но и торфяно-криоземы поверхностно-глееватые с формулой профиля (разрез Tz21-9): T1(0-8)–T2(8-19)–CRg(19-34)–CR(34-60)–BC(60-105)–C⊥(105+). На собирающем склоне в периферической части ольховника встречен глеезем грубогумусированный криометаморфизованный криотурбированный криогенно-ожелезненный с формулой профиля (разрез Tz21-18): O(0-5)–ao(5-6/9)–cf(6/9–8/12)–Bm+[G]+[Gcf](8/14-13/19)–Bm+[AY]+[Gox]@(13/19-45/50)–BCg(45/50-56+). Ниже по склону в аналогичной форме микрорельефа встречен глеезем грубогумусированный криогенно-ожелезненный с формулой профиля (разрез Tz21-32): O1(0-5)–O2(5-7)–AO(7-12)–ao(12-14/16)–G(14/16-24)–Bg(24-45+).

Различия классификационного наименования и формул почвенных профилей подтверждаются отличиями отдельных параметров почв. Средняя мощность органогенного горизонта уменьшается при переходе от тундрового участка к периферии ольховника от 11 ± 6 (m±st.d.) до 5 ± 3 см соответственно (рис. 6, а). Средняя глубина появления глеевого горизонта, измеренная от минеральной поверхности почвы, увеличивается от тундры к центру ольховника с $10,7 \pm 6,6$ до $20,1 \pm 17,0$ см соответственно (рис. 6, б). Средняя площадь глеевых пятен в почвах тундры составляет $30,2 \pm 10,5\%$, а в центральной части ольховника падает вплоть до $3,1 \pm 4,7\%$ (рис. 6, в). Наиболее ярко различия между рассматриваемыми стадиями сукцессии выражаются показателем тиксотропности, напрямую коррелирующим с глубиной залегания мерзлотного водопора (рис. 6, д). Глубина проникновения корней больше в ольховнике, особенно в его более молодой периферической части (рис. 6, е).

Количество макроуглей максимально в почвах периферической части ольховника (рис. 6, ф). В ольховнике появляются морфоны горизонта AYao, а горизонт, залегающий под органогенным, приобретает черты грубогумусированного. Глеевый горизонт в ольховнике фрагментарный, в пространстве залегающий в виде морфонов, разделенных неогленной серовато-бледно-палевой массой.

Изученные параметры имеют высокую вариабельность внутри одной сукцессионной стадии. На рис. 7 показаны изолинии ряда параметров в пределах ключевого участка. Показатель тиксотропности достигает наибольших значений в точках Tz21-4 и 9, что приурочено к тундровой и экотональной частям участка (рис. 7, а).

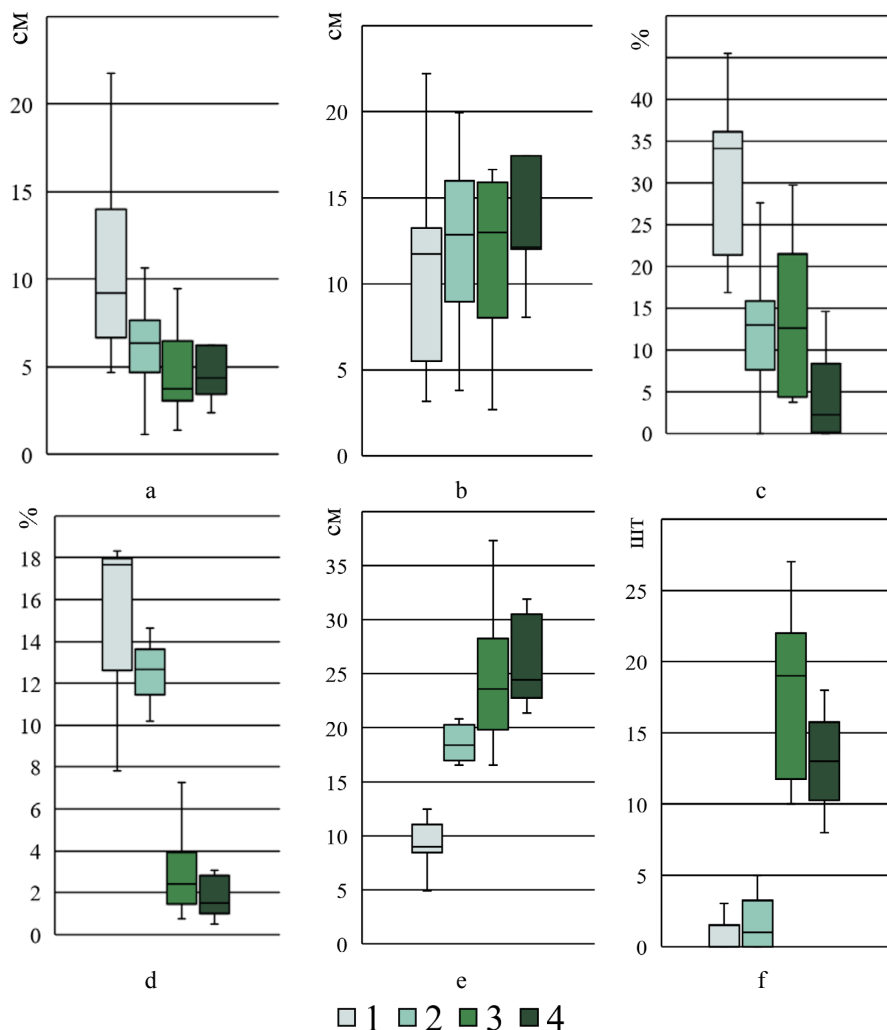


Рис. 6. Медианы, квартили, максимальные и минимальные значения (без учета выбросов) морфологических параметров почв по сукцессионным стадиям (1 – тундра, 2 – экотон ольховника и тундры, 3 – периферия ольховника, 4 – ольховник с луговинами): *a* – мощность органогенного горизонта, см; *b* – глубина верхней границы горизонта Gcf от минеральной поверхности почвы, см; *c* – площадь глеевых пятен в диапазоне 0–40 см от минеральной поверхности, %; *d* – показатель тиксотропности, %; *e* – глубина проникновения корней, см; *f* – количество макроуглей, шт.

[Fig. 6. Medians, quartiles, maximum and minimum values (excluding outliers) of soil morphological parameters by succession stages (1 – tundra, 2 – alder shrubs and tundra ecotone, 3 – periphery of alder shrubs, 4 – alder shrubs with meadows): *a* – thickness of organic horizons (cm); *b* – upper boundary of the horizon Bg from the mineral soil surface (cm); *c* – rate of gleys patches in the range of 0–40 cm from the mineral surface (%); *d* – thixotropy index (%); *e* – lower depth of occurrence of roots (cm); *f* – number of macrocoals (pcs)]

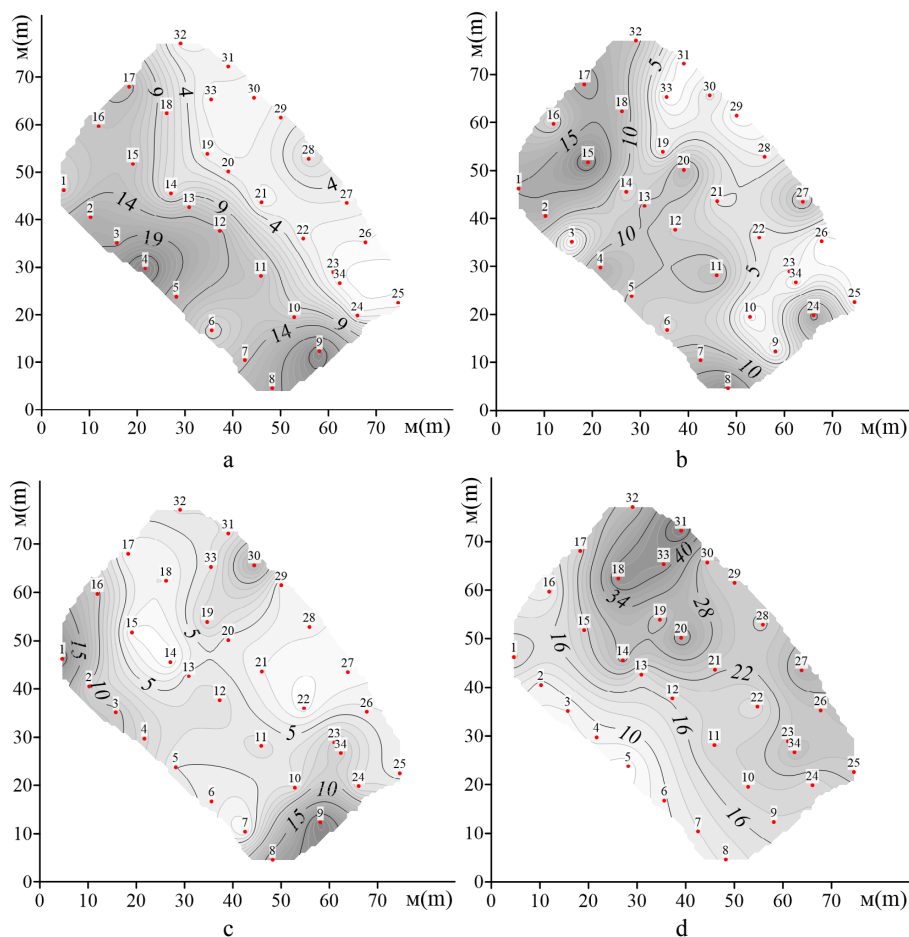


Рис. 7. Изолинии значений почвенных морфологических параметров:
 а – показатель тиксотропности, %; б – площадь глеевых пятен в диапазоне
 0–40 см от минеральной поверхности, %; в – мощность органогенного
 горизонта, см; д – глубина проникновения корней, см

[Fig. 7. Contours of values of soil morphological parameters: а – thixotropy index (%);
 б – thickness of organic horizons (cm); в – area of gley patches in the range of 0–40 cm from the mineral
 surface (%); д – lower depth of occurrence of roots (cm)]

Минимальных значений показатель достигает в центральной части ольховника. Площадь глеевых пятен имеет паттерн пространственного распределения иной, чем предыдущий параметр (рис. 7, б). Например, в Tz21-9, несмотря на максимальную тиксотропность, глеевые пятна почти отсутствуют, а почва является торфяно-криоземом. Мощность органогенного горизонта закономерно увеличивается в ложбинах и в целом меньше под ольховниками (рис. 7, в). Глубина проникновения корней имеет два ареала максимумов (рис. 7, д), связанных с группой точек Tz21-18,31,32 и группой Tz21-23,26,27,34. Эти группы приурочены к наиболее старым частям ольховника в его периферической и центральной частях.

Вслед за рассмотренными параметрами изменяется и такой важный показатель, как структура почв. Тиксотропные почвы тундры и экотона являются бесструктурными. В условиях ольховников, где хорошо развиты корневые системы, тиксотропность подавлена, в почвах появляются условия для структурообразования. Исходная бесструктурная масса оструктуривается по криометаморфическому типу с формированием оолитовой структуры в верхней части почвенного профиля и ореховатой в нижней. Оолитовая структура многопорядковая (рис. 8, *a*). Формируется она в виде отдельных зон, перемежаемых бесструктурными участками (рис. 8, *b*), либо участками её фрагментарного развития (рис. 8, *c*, *d*).

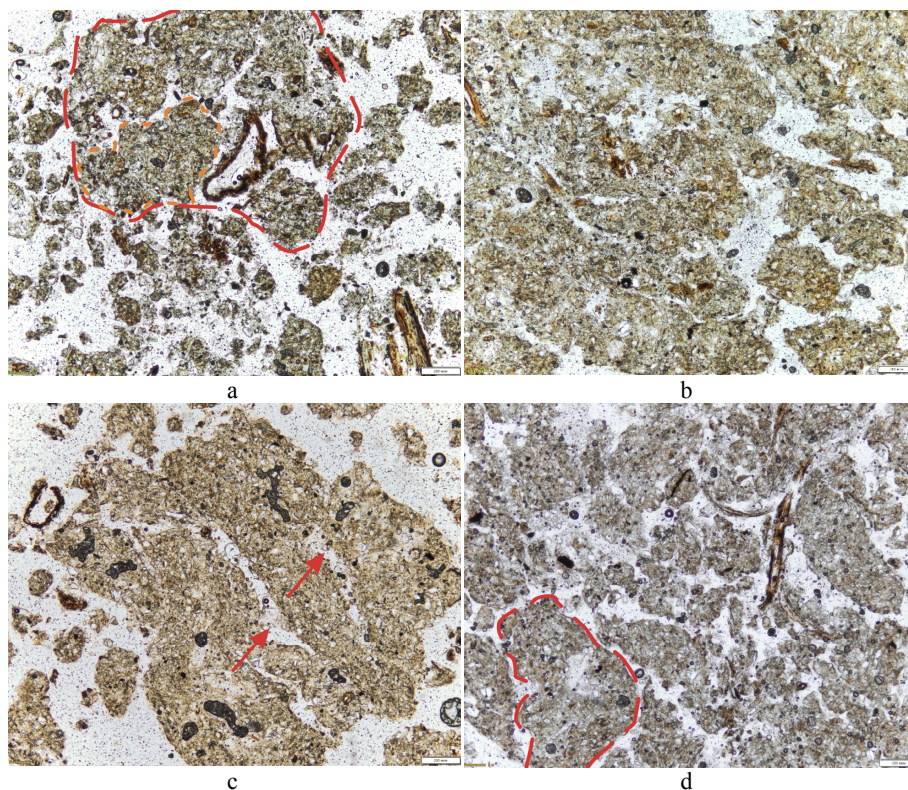


Рис. 8. Микроморфологические признаки верхней части криометаморфического горизонта почвы центральной части ольховника: *a* – зона с многопорядковой оолитовой структурой и накоплением растительных остатков (прерывистой оранжевой линией обведен агрегат первого порядка, прерывистой красной – оолитовый агрегат второго порядка); *b* – зона начального агрегатообразования по оолитовому типу; *c* – агрегат с трещинами-разрывами внутри (трещины обозначены красными стрелками); *d* – зона с плотной упаковкой агрегатов (красной прерывистой линией обозначен оолитовый агрегат). Мерная риска равна 200 мкм

[Fig. 8. Micromorphological features of the upper part of the cryometamorphic soil horizon of the central part of alder shrubs: *a* – zone with multiorder aggregates and plant remains; *b* – zone of initial aggregation of the oolitic type; *c* – aggregate with cracks-ruptures inside; *d* – zone with dense packing of aggregates. The risk measure is 200 µm]

Взаимосвязи между ландшафтными и морфологическими параметрами почв. На рис. 9 приведены результаты анализа, полученные методом главных компонент. Анализируемые морфометрические и ландшафтные параметры хорошо описываются четырьмя главными компонентами (ГК) (рис. 9, а, б).

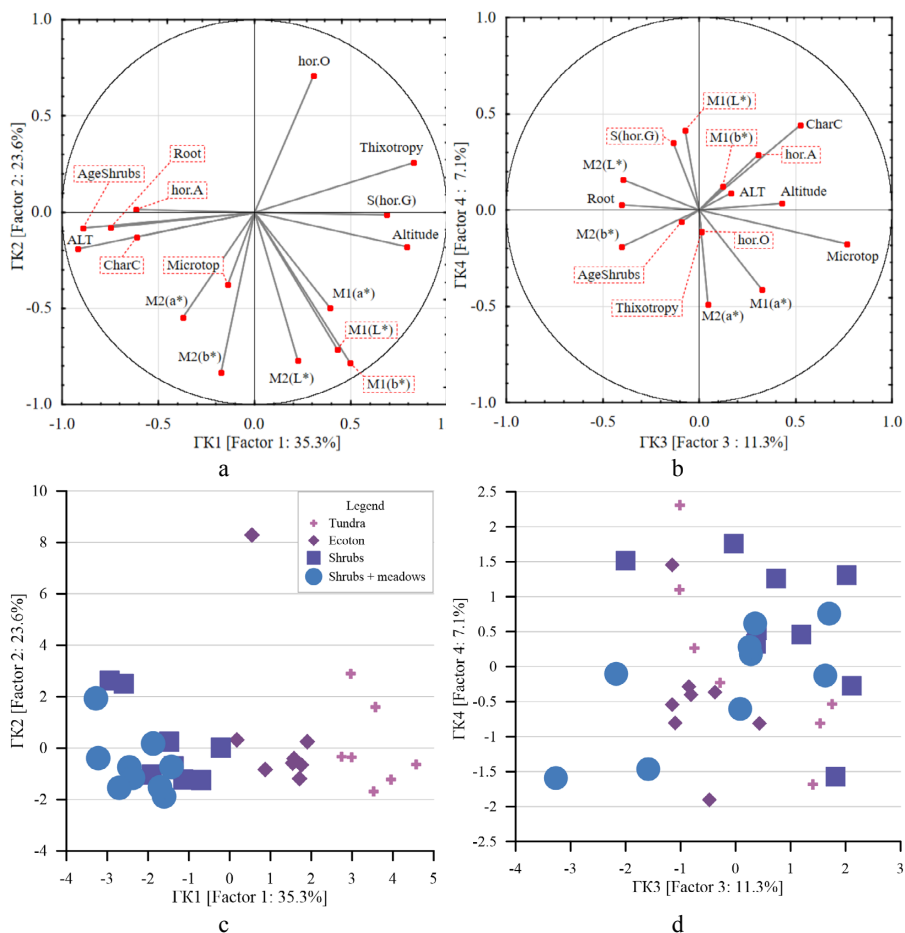


Рис. 9. Результаты анализа полученных данных методом главных компонент: а, б – корреляция изученных параметров почв и экотопов с полученными главными компонентами; с, д – ординация почвенных профилей, сгруппированных по сукцессионным стадиям, в пространстве главных компонент. Расшифровки сокращений на рисунке приведены в разделе «Материалы и методики исследования»

[Fig. 9. PCA results for soil profiles of four successional stages: а, б – correlation of the studied parameters of soils and ecotopes with factors; с, д – ordination by factors of soil profiles grouped by successional stages. Explanations of abbreviations in the figure are given in the section “Materials and research methods”]

Наибольший вклад в ГК1 вносят экосистемные параметры. Отрицательно скоррелированы с ГК1 возраст кустарников, глубина проникновения корней, глубина многолетней мерзлоты, количество угольков и мощность горизонта АУао. Положительно скоррелированы показатель тиксотропности, площадь

глеевых пятен и высота поверхности. ГК2 положительно скоррелирована с мощностью органогенного горизонта, сильная отрицательная корреляция у ГК2 с желтым пигментом в окраске и яркостью образца.

Наиболее хорошо ГК3 коррелирует с параметром, характеризующим форму микрорельефа, а также с количеством макроуглей в профиле. С ГК4 коррелируют хроматические параметры. Так, яркость минерального горизонта, непосредственно залегающего под органогенным, положительно коррелирует с ГК4, в то время как количество красного пигмента второго горизонта от минеральной поверхности почвы отрицательно коррелирует с ГК4.

Обсуждение результатов исследования

Почвенный покров изученного ключевого участка представлен пятнистостью глееземов микроводоразделов и торфяно-глееземов ложбин. В аналогичной природной зоне северо-восточной части Восточно-Европейской равнины топографическим аналогом глееземов являются текстурно-криометаморфические глееватые и глееземы криометаморфические, описанные в [55]. Дополнительным компонентом почвенного покрова являются криоземы и торфяно-криоземы [56]. Последние выступают в качестве ведущего компонента почвенного покрова на покровных отложениях тундр Средней и Северо-Восточной Сибири, отражая фациальные особенности этих территорий [57–58]. Появление почв из криогенного отдела в почвенном покрове Тазовской тундры логично, исходя из относительной близости Средней Сибири. На ключевом участке торфяно-криозем поверхностно-глееватый был встречен в одном из микропонижений (см. р. Tz21-9 на рис. 4, *d*). Видимо, его появление связано с влиянием торфяного горизонта, оказывающего теплоизолирующий эффект, что сильно уменьшает период оттаивания и не позволяет в полной мере реализоваться глеевому процессу.

Сезонно-талый слой на тундровом участке находится в пределах метра. Глубина оттаивания может увеличиваться в теплые годы, как это было зафиксировано в окрестностях Тазовского участка в 2012 г. [59], либо в результате пожаров [25, 60]. Под ольховником глубина протаивания резко увеличивается до 3–4 м, формируется талик с надмерзлотными водами, не замерзающий зимой (см. рис. 3). Несмотря на столь сильное увеличение глубины протаивания, благодаря усилению транспирации, тиксотропность и криотурбированность почв уменьшаются [28], а их физическая устойчивость увеличивается. Влияние растительности на несущую способность грунтов до сих пор не учитывается. Так, например, в работе [61] моделируется резкое осушение почвы при достижении уровня залегания мерзлоты в 5 м. В случае ольховников осушение наступает при более высоком уровне залегания мерзлоты и не связано с оттоком воды, а вызвано увеличением эвапотранспирации. Вместе с тем на глубине около 2 м сохраняется надмерзлотная верховодка, так как талик имеет в профиле форму западины, что препятствует стоку. Поэтому любые модели необходимо вери-

фицировать в полевых условиях, дабы избежать ошибочных прогнозов [62]. Ольховники являются хорошим модельным объектом для этого, позволяя оценить потенциал лесорастительных мелиораций на Севере, что могло бы быть дополнением к уже накопленным обширным сведениям по данному вопросу [63].

Колонизация тундры ольхой начинается с появления проростков на пятнах-медальонах вблизи ольховника (рис. 10).



Рис. 10. Проростки ольхи на пятне-медальоне в экотоне тундра–ольховник
[Fig. 10. Alder seedlings on a nonsorted circle in the tundra-alder ecotone]

Важным условием разрастания ольховников является не только наличие подходящих геогенных условий, но и поступление семян [34]. Первым эффектом воздействия ольхи на почвы является зимнее потепление, вызванное накоплением снега в сугробах [64]. Это приводит к увеличению мощности сезонно-талого слоя (см. рис. 3), промерзающего зимой в условиях экотона тундры и ольховника, но превращающегося в глубокий талик в центре ольховых кустов. Второй эффект связан с поступлением опада ольхи, обогащенного азотом, в почву [26, 64–66], что увеличивает её плодородие за счёт роста концентрации нитратов [67] и совместно с улучшенными гидротермическими условиями содействует внедрению осок, вейников и других травянистых видов. Улучшение качества опада приводит к появлению дождевых червей, увеличению численности мезофауны. Так, во время работ в порах почв нами отмечены скопления коллембол, в грубогумусированном горизонте встречены дождевые черви. Поступление опада ольхи, появление мезофауны, улучшение термических условий приводят к активизации деструкционных процессов [68, 69], что выражается в появлении

грубогумусированных и даже серогумусовых горизонтов с признаками грубогумусированных. Мощность органогенных горизонтов уменьшается, дождевые черви приводят к увеличению их зольности за счет привноса минерального субстрата. Выявленное уменьшение мощности органогенного горизонта после поселения кустарников хорошо согласуется с ранее проведенными исследованиями [70]. Появление морфонов серогумусового горизонта свидетельствует об активизации процессов гумусонакопления, что подтверждается преобладанием алифатических фрагментов в гуминовых кислотах, а также углеводов, полисахаридов, простых эфиров и аминокислот. Это определяет уязвимость и высокую чувствительность почв Ямальского региона к потеплению [71].

Исчезновение тиксотропности приводит к появлению в почвах устойчивого в сезонных циклах порового пространства. Поры имеют разнообразное происхождение, – межагрегатные поры упаковки, ходы червей и корней кустарников, трещины усадки при усыхании / промерзании. Поры важны как микроместообитания для почвенной мезофауны. Благодаря порам улучшается аэрация почвы, что имеет важное значение для всей экосистемы, усиливается накопление нитратов [72], источником которых является опад азотфиксирующей ольхи, что сказывается на росте продуктивности всей экосистемы. Процессы агрегации почвенной массы приводят к эволюции почв в сторону типа криометаморфических почв, что можно диагностировать [73] по появлению локально оструктуренных по оолитовому типу морфонов (см. рис. 8). Со временем имеющие признаки криометаморфизации глееземы и криоземы превращаются на рассеивающих микросклонах в экстразональные криометаморфические почвы, характерные в качестве ведущего компонента почвенного покрова для суглинистых плакоров лесотундры и северной тайги [74], расположенных на сто километров южнее. С этими почвами схожи описанные ранее в подгольцовом поясе Приполярного Урала дерново-криометаморфическая стратифицированная и серогумусовая почвы [75].

Признаки оглеения приобретают остаточный характер, глубина расположения глеевых морфонов от минеральной поверхности почвы увеличивается. Количество глеевых пятен на срезе почвы уменьшается. Глеевый горизонт превращается в окисленно-глеевый, что выражается в увеличении содержания красного (*а) и желтого пигментов (*b). Вместе с тем криогенно-ожеженный подгоризонт, залегающий выше глеевого, становится более тусклым, и роль в окраске вышеобозначенных пигментов падает. Отметим, что изменение морфологических свойств почв при зарастании тундры ольховыми кустами протекает дифференцированно, в зависимости от формы микрорельефа. Так, в центральной зоне ольховника наиболее устойчивы признаки оглеения в глееземе грубогумусированном ложбины (см. р. Tz21-32 на рис. 5, d), но, в отличие от своего тундрового аналога (см. рис. 4, b) – торфяно-глеезема (см. р. Tz21-1 на рис. 4, b), в этой почве торфяной горизонт сработан в грубогумусированный. Вместе с тем на

микроводоразделах под ольховником местами признаки оглеения в верхних 40 см почвы практически исчезают (см. рис. 5, с).

Интересную информацию дает и изучение распределения в пространстве почвенных макроуглей древесно-кустарниковой растительности. Так, содержание углей в почвах тундрового и экотонального участков было минимально. Вместе с тем в верхних 40 см минеральной части почв ольховника количество углей на профиль было максимальным (в среднем 1,3 в тундре против 14,2 в ольховнике). Максимумы количества углей обнаружены в расположенных рядом друг с другом разрезах Tz21-19, 21, 22, 23, 28, что позволяет предположить существование на этом же месте кустарников в прошлом и их уничтожение пожаром. Можно предположить, что появление ольхи, в первую очередь, происходит в устойчивых во времени очагах, из которых она расселяется на прилегающие территории в периоды, когда климатические условия наиболее благоприятны. Эту гипотезу подтверждают результаты моделирования влияния рельефа на расселение кустарников, показавшие, что для расселения ольховников предпочтительны определенные части склона холмов, имеющие ограниченную площадь [20]. Скоррелированность значений количества макроуглей и мощности горизонта АУао (см. рис. 10) также свидетельствует в пользу того, что в своём онтогенезе почвы центральной части ольховников несколько раз проходили кустарниковую стадию. Это объясняет факт наличия морфонов АУао в глубине профиля, что на фоне минимальной тиксотропности не могло произойти на существующем этапе расширения кустов. Видимо, в прошлом на ключевом участке пожары уже уничтожали ольховник, что приводило к агградации мерзлоты, активизации криотурбаций и погружению сформировавшегося горизонта АУао.

Ранее показано, что ольха в условиях плакорной тундры начинает колонизацию пространства с пятен-медальонов [16, 25, 64]. Полученные нами датировки времени появления ольхи на ключевом участке показали, что это был период конца 50-х гг. Во второй половине 1960-х – начале 1970-х гг. на этой территории работал А.П. Тыртиков [25, 64], в его монографиях приведены снимки ольховников, представленных молодыми кустами, возраст которых визуальнo можно оценить в 10–15 лет. Активное появление новых ольховых кустов в период локального похолодания начала второй половины XX в. [76] можно объяснить активным пучением грунтов, сопровождаемым формированием пятен-медальонов, которые необходимы для поселения ольхи. Современное потепление климата должно было привести к уменьшению количества образующихся пятен-медальонов, но увеличению семенной продуктивности ольхи, что позволяет кустам расширяться дальше. Отметим, что в ходе проведенных нами рекогносцировочных работ не отмечено ольховников, время появления которых могло бы быть более ранним, чем конец 40-х гг. Поэтому считаем, что временной интервал в 70 лет – это тот период времени, за который произошли отмеченные в работе эволюционные изменения почв. Обозначенное время начала экспансии кустарников в Тазовской тундре хорошо

соотносится с выводами регионального анализа о том, что экспансия кустарников и деревьев на юге тундры Сибири началась с 1960-х гг. [77].

Ряд авторов рассматривают расширение ареала азотфиксирующих растений в Субарктике как экосистемную угрозу, так как растут вынос соединений азота в атмосферу и водоёмы, кислотность почв [78], однако проведенные наблюдения за ольховниками свидетельствуют об обратном, физические свойства почв становятся благоприятнее для растений и почвенной мезофауны, а на ландшафтном уровне биоразнообразие, как минимум за счёт мезофауны, должно увеличиваться. Заметим, что описанная ситуация в Альпах [79] иного плана, ольха колонизирует там исходно богатые залежные луга на плодородных почвах.

Описанные морфологические изменения почв позволяют предположить значительные последствия и для углеродного цикла. Это ещё раз доказывает, что происходящее потепление климата может вызывать существенный отклик со стороны почвенных процессов даже в условиях плакорных тундр, имеющих относительно невысокие запасы углерода органических соединений [59]. А это значит, что необходимо проводить дальнейшие исследования трансформации почв в ходе протекания климатогенных сукцессий растительности.

Заключение

Заросли ольхи в Тазовской тундре приурочены в рельефе к верхним частям склонов и находятся в состоянии экспансии с начала второй половины XX в. В условиях ненарушенных плакорных тундр развиваться они начинают с момента поселения проростков ольхи на пятна-медальоны, активно захватывая прилегающие пространства, что приводит к расширению исходного ареала и концентрическому строению ольховника. В пределах модельного ольховника изучено четыре зоны (сукцессионные стадии): это прилегающая фоновая тундра, где отмечаются лишь единичные молодые побеги ольхи, экотон тундры и ольховника, в котором основные изменения растительности выражены в появлении ольхи и увеличении высоты исходных кустарников (ерники, багульник), периферия ольховника, в которой растительность полностью меняется во всех ярусах, и центральная зона, в которой появляются луговины, представляющие собой финальную стадию, связанную с началом усыхания ольховых кустов. Главные изменения условий почвообразования сводятся к улучшению гидротермических условий, обогащению биогеохимического цикла азотом и поступлению легкоразлагаемого опада на поверхность почвы.

Исходные тундровые почвы, представленные глееземами и торфяно-глееземами мерзлотными под воздействием изменившейся растительности и микроклимата начинают активно изменяться. Вначале опускается вглубь уровень многолетней мерзлоты. Затем, по мере расширения синузид травянистой растительности под ольхой, нарастания корневой массы ольхи и трав, происходит лучшее осушение почвы, исчезают тиксотропные свой-

ства. Начинаются процессы оструктурирования почвенной массы по ооидному типу, формируются устойчивые в сезонных циклах ходы корней и животных. Появившееся поровое пространство и структурные отдельности позволяют развиваться почвенной мезофауне. Почвы приобретают черты криометаморфических, мощность торфяных и подстилочных горизонтов снижается, они превращаются в грубогумусовые горизонты. В наиболее продвинутых случаях этого сукцессионного процесса формируются криометаморфические почвы, а также появляются серогумусовые горизонты или морфоны с признаками грубогумусированных.

Установлено, что экспансия ольховников в плакорных условиях южных тундр приводит к протеканию довольно быстрых сукцессионных изменений почв, из-за чего у исходных глееземов и криоземов возникают признаки, позволяющие относить их к криометаморфизированным и грубогумусированным подтипам, а по мере прогрессирования этих процессов почвы превращаются в криометаморфические. Таким образом, подтверждена исходная гипотеза о том, что в условиях тундры значительная смена растительного сообщества способна вызвать классификационно значимые изменения морфологических свойств почв за несколько десятилетий.

Список источников

1. Анисимов О.А., Кокорев В.А. Моделирование мощности сезонно-талого слоя с учетом изменений климата и растительности: прогноз на середину XXI века и анализ неопределенностей // Криосфера Земли. 2017. Т. 21, № 2. С. 3–10. doi: 10.21782/KZ1560-7496-2017-2(3-10)
2. Vasiliev A.A., Drozdov D.S., Gravis A.G., Malkova G.V., Nyland K.E., Streletskiy D.A. Permafrost degradation in the western Russian arctic // Environmental Research Letters. 2020. Vol. 15, № 4. Article № 045001. doi: 10.1088/1748-9326/ab6f12
3. Kaverin D., Malkova G., Zamolodchikov D., Shiklomanov N., Pastukhov A., Novakovskiy A., Sadurtdinov M., Skvortsov A., Tsarev A., Pochikalov A., Malitsky S., Kraev G. Long-term active layer monitoring at CALM sites in the Russian European North // Polar Geography. 2021. Vol. 44, № 3. PP. 203–216. doi: 10.1080/1088937X.2021.1981476
4. Fewster R.E., Morris P.J., Ivanovic R.F., Swindles G.T., Peregon A.M., Smith C.J. Imminent loss of climate space for permafrost peatlands in Europe and Western Siberia // Nature Climate Change. 2022. Vol. 12, № 4. PP. 373–379. doi: 10.1038/s41558-022-01296-7
5. Wu Z., Dijkstra P., Koch G.W., Peñuelas J., Hungate B.A. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation // Global Change Biology. 2011. Vol. 17, № 2. PP. 927–942. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02302
6. Huang M., Piao S., Janssens I.A., Zhu Z., Wang T., Wu D., Ciais P., Myneni R.B., Peaucelle M., Peng S. Velocity of change in vegetation productivity over northern high latitudes // Nature ecology and evolution. 2017. Vol. 1, № 11. PP. 1649–1654. doi:10.1038/s41559-017-0328-y
7. Reichle L.M., Epstein H.E., Bhatt U.S., Raynolds M.K., Walker D.A. Spatial heterogeneity of the temporal dynamics of Arctic Tundra vegetation // Geophysical Research Letters. 2018. Vol. 45, № 17. PP. 9206–9215. doi: 10.1029/2018GL078820
8. Тишков А.А., Кренке-мл. А.Н. «Позеленение» Арктики в XXI веке как эффект синергизма действия глобального потепления и хозяйственного освоения // Арктика: экология и экономика. 2015. № 4. С. 28–38.

9. Frost G.V., Bhatt U.S., Epstein H.E., Walker D.A., Raynolds M.K., Berner L.T., Bjerke J.W., Breen A.L., Forbes B.C., Goetz S.J. Tundra Greenness // *Arctic Report Card. Phaffikon, Switzerland*, 2019. doi: 10.25923/8n78-wp73
10. Berner L.T., Massey R., Jantz P., Forbes B.C., Macias-Fauria M., Myers-Smith I., Kumpula T., Gauthier G., Andreu-Hayles L., Gaglioti B.V., Burns P., Zetterberg P., D'Arrigo R., Goetz S.J. Summer warming explains widespread but not uniform greening in the Arctic tundra biome // *Nature Communications*. 2020. Vol. 11, № 1. PP. 1–12. doi: 10.1038/s41467-020-18479-5
11. Myers-Smith I.H., Kerby J.T., Phoenix G.K., Bjerke J.W., Epstein H.E., Assmann J.J., John C., Andreu-Hayles L., Angers-Blondin S., Beck P.S.A., Berner L.T., Bhatt U.S., Bjorkman A.D., Blok D., Bryn A., Christiansen C.T., Cornelissen J.H.C., Cunliffe A.M., Elmendorf S.C., Forbes B.C., Goetz S.J., Hollister R.D., de Jong R., Loran M.M., Macias-Fauria M., Maseyk K., Normand S., Olofsson J., Parker T.C., Parmentier F.-J.W., Post E., Schaepman-Strub G., Stordal F., Sullivan P.F., Thomas H.J.D., Tømmervik H., Treharne R., Tweedie C.E., Walker D.A., Wilmking M., Wipf S. Complexity revealed in the greening of the Arctic // *Nature Climate Change*. 2020. Vol. 10, № 2. PP. 106–117. doi: 10.1038/s41558-019-0688-1
12. Lara M.J., Nitze I., Grosse G., Martin P., McGuire A.D. Reduced Arctic tundra productivity linked with landform and climate change interactions // *Scientific reports*. 2018. Vol. 8, № 1. PP. 1–10. doi: 10.1038/s41598-018-20692-8
13. Loiko S., Klimova N., Kuzmina D., Pokrovsky O. Lake drainage in permafrost regions produces variable plant communities of high biomass and productivity // *Plants*. 2020. Vol. 9, № 7. Article 867. doi: 10.3390/plants9070867
14. Walker D.A., Leibman M.O., Epstein H.E., Forbes B.C., Bhatt U.S., Raynolds M.K., Comiso J.C., Gubarkov A.A., Khomutov A.V., Jia G.J. Spatial and temporal patterns of greenness on the Yamal Peninsula, Russia: interactions of ecological and social factors affecting the Arctic normalized difference vegetation index // *Environmental Research Letters*. 2009. Vol. 4, № 4. Article № 045004. doi: 10.1088/1748-9326/4/4/045004
15. Tape K., Sturm M., Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12, № 4. PP. 686–702. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01128.x
16. Frost G.V., Epstein H.E., Walker D.A., Matyshak G., Ermokhina K. Patterned-ground facilitates shrub expansion in Low Arctic tundra // *Environmental Research Letters*. 2013. Vol. 8, № 1. Article № 015035. doi: 10.1088/1748-9326/8/1/015035
17. Myers-Smith I.H., Forbes B.C., Wilmking M., Hallinger M., Lantz T., Blok D., Tape K.D., Macias-Fauria M., Sass-Klaassen U., Levesque E., Boudreau S., Ropars P., Hermanutz L., Trant A., Collier L.S., Weijers S., Rozema J., Rayback S.A., Schmidt N.M., Sc-Strub G., Wipf S., Rixen C., Menard C.B., Venn S., Goetz S., Andreu-Hayles L., Elmendorf S., Ravolainen V., Welker J., Grogan P., Epstein H.E., Hik D.S. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities // *Environmental Research Letters*. 2011. Vol. 6, № 4. Article № 045509. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509
18. Vowles T., Björk R.G. Implications of evergreen shrub expansion in the Arctic // *Journal of Ecology*. 2019. Vol. 107, № 2. PP. 650–655. doi: 10.1111/1365-2745.13081
19. Chen Y., Hu F.S., Lara M.J. Divergent shrub-cover responses driven by climate, wildfire, and permafrost interactions in Arctic tundra ecosystems // *Global change biology*. 2021. Vol. 27, № 3. PP. 652–663. doi: 10.1111/gcb.15451
20. Mekonnen Z., Riley W., Berner L., Bouskill N., Torn M., Iwahana G., Breen A., Myers-Smith I., Criado M., Liu Y. Arctic tundra shrubification: A review of mechanisms and impacts on ecosystem carbon balance // *Environmental Research Letters*. 2021. Vol. 16, № 5. Article № 053001. doi: 10.1088/1748-9326/abf28b
21. Tape K.D., Hallinger M., Welker J.M., Ruess R.W. Landscape Heterogeneity of Shrub Expansion in Arctic Alaska // *Ecosystems*. 2012. Vol. 15, № 5. PP. 711–724. doi: 10.1007/s10021-012-9540-4

22. Liljedahl A.K., Timling I., Frost G.V., Daanen R.P. Arctic riparian shrub expansion indicates a shift from streams gaining water to those that lose flow // *Communications Earth and Environment*. 2020. Vol. 1, № 1. PP. 1–9. doi: 10.1038/s43247-020-00050-1
23. Ukraintseva N., Leibman M., Streletskaya I., Mikhaylova T. Study of Plant-Soil-Permafrost System on Landslide-Affected Slopes Using Geochemical Methods on Yamal, Russia // *Landslide Science for a Safer Geoenvironment* / Sassa K., Canuti Y.Y. editors. Cham: Springer International Publishing, 2014. PP. 523–528
24. Verdonen M., Berner L.T., Forbes B.C., Kumpula T. Periglacial vegetation dynamics in Arctic Russia: decadal analysis of tundra regeneration on landslides with time series satellite imagery // *Environmental research letters*. 2020. Vol. 15, № 10. Article № 105020. doi: 10.1088/1748-9326/abb500
25. Тыртиков А.П. Динамика растительного покрова и развитие вечной мерзлоты в Западной Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1974. 199 с.
26. Rhoades C., Oskarsson H., Binkley D., Stottlemeyer B. Alder (*Alnus crispa*) effects on soils in ecosystems of the Agashashok River valley, northwest Alaska // *Ecoscience*. 2001. Vol. 8, № 1. PP. 89–95. doi: 10.1080/11956860.2001.11682634
27. Kropp H., Loranty M.M., Natali S.M., Kholodov A.L., Rocha A.V., Myers-Smith I., Abbot B.W., Abermann J., Blanc-Betes E., Blok D. Shallow soils are warmer under trees and tall shrubs across Arctic and Boreal ecosystems // *Environmental research letters*. 2020. Vol. 16, № 1. Article № 015001. doi: 10.1088/1748-9326/abc994
28. Frost G.V., Epstein H.E., Walker D.A., Matyshak G., Ermokhina K. Seasonal and Long-Term Changes to Active-Layer Temperatures after Tall Shrubland Expansion and Succession in Arctic Tundra // *Ecosystems*. 2018. Vol. 21, № 3. PP. 507–520. doi: 10.1007/s10021-017-0165-5
29. Marsh P., Bartlett P., MacKay M., Pohl S., Lantz T. Snowmelt energetics at a shrub tundra site in the western Canadian Arctic // *Hydrological Processes*. 2010. Vol. 24, № 25. PP. 3603–3620. doi: 10.1002/hyp.7786
30. Heijmans M.M.P.D., Magnusson R.I., Lara M.J., Frost G.V., Myers-Smith I.H., van Huissteden J., Jorgenson M.T., Fedorov A.N., Epstein H.E., Lawrence D.M., Limpens J. Tundra vegetation change and impacts on permafrost // *Nature Reviews Earth and Environment*. 2022. Vol. 3, № 1. PP. 68–84. doi: 10.1038/s43017-021-00233-0
31. Smith S.L., O'Neill H.B., Isaksen K., Noetzli J., Romanovsky V.E. The changing thermal state of permafrost // *Nature Reviews Earth and Environment*. 2022. Vol. 3, № 1. PP. 10–23. doi: 10.1038/s43017-021-00240-1
32. Bonfils C.J.W., Phillips T.J., Lawrence D.M., Cameron-Smith P., Riley W.J., Subin Z.M. On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude climate // *Environmental Research Letters*. 2012. Vol. 7, № 1. Article № 015503.
33. Loranty M.M., Goetz S.J. Shrub expansion and climate feedbacks in Arctic tundra // *Environmental Research Letters*. 2012. Vol. 7, № 1. Article № 011005
34. Liu Y., Riley W.J., Keenan T.F., Mekonnen Z.A., Holm J.A., Zhu Q., Torn M.S. Dispersal and fire limit Arctic shrub expansion // *Nature communications*. 2022. Vol. 13, № 1. PP. 1–10. doi: 10.1038/s41467-022-31597-6
35. Villani M., Mauclet E., Agnan Y., Druel A., Jasinski B., Taylor M., Schuur E.A.G., Opfergelt S. Mineral element recycling in topsoil following permafrost degradation and a vegetation shift in sub-Arctic tundra // *Geoderma*. 2022. Vol. 421. Article № 115915. doi: 10.1016/j.geoderma.2022.115915
36. Зайдельман Ф.П. Теория образования светлых кислых элювиальных горизонтов почв и ее прикладные аспекты. М.: КРАСАНД, 2010. 248 с.
37. Замотаев И.В., Белобров В.П. Элементарные почвообразовательные процессы в почвоподобных техногенных образованиях футбольных полей России // *Почвоведение*. 2014. № 8. С. 998–1013.
38. Таргульян В.О., Горячкин С.В. Память почв: почва как память биосферно-геосферно-антропогенных взаимодействий. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 692 с.

39. Герасимова М.И., Бронникова М.А., Хитров Н.Б., Шоркунов И.Г. Опыт иерархического морфогенетического анализа Курского чернозема // Морфология почв: от макро- до субмикроразнообразия: материалы научной конференции. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2016. С. 85–100.
40. Таргульян В.О., Бронникова М.А. Память почв: теоретические основы концепции, современное состояние и перспективы развития // Почвоведение. 2019. № 3. С. 259–275. doi: 10.1134/S0032180X19030110
41. Лойко С.В., Герасько Л.И., Кулижский С.П. Группировка носителей почвенной памяти (на примере северной части ареала черневых систем) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 3. С. 38–49.
42. Лойко С.В., Бобровский М.В., Новокрещенных Т.А. Признаки ветровального морфогенеза в фоновых почвах черневой тайги (на примере Томь-Яйского междуречья) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4. С. 20–35.
43. Лойко С.В., Герасько Л.И., Кулижский С.П., Амелин И.И., Истигечев Г.И. Строение почвенного покрова северной части ареала черневой тайги юго-востока Западной Сибири // Почвоведение. 2015. № 4. С. 410–423. doi: 10.7868/S0032180X15040061
44. Konstantinov A., Loiko S., Kurasova A., Konstantinova E., Novoselov A., Istigechev G., Kulizhskiy S. First findings of buried late-glacial paleosols within the dune fields of the Tomsk Priobye region (SE western Siberia, Russia) // Geosciences. 2019. Vol. 9, № 2. Article № 82. doi: 10.3390/geosciences9020082
45. Kurasova A.O., Konstantinov A.O., Kulizhskiy S.P., Konstantinova E.Yu., Khoroshavin V.Yu., Loyko S.V. Patterns of soil cover organization within the northern part of the Kondinskaya lowland (Western Siberia) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 49. С. 6–24. doi: 10.17223/19988591/49/1
46. Лойко С.В., Кузьмина Д.М., Дудко А.А., Константинов А.О., Васильева Ю.А., Курасова А.О., Лим А.Г., Кулижский С.П. Древесные угли в подзолах средней тайги Западной Сибири как индикатор истории геосистем // Почвоведение. 2022. № 2. С. 176–192. doi: 10.31857/S0032180X22020083
47. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1 : 2 500 000 / И.С. Урусевская, И.О. Алябина, В.П. Винюкова, Л.Б. Востокова, Е.И. Дорофеева, С.А. Шоба, Л.С. Щипихина ; под ред. Г.В. Добровольского, И.С. Урусевской. М. : Талка+, 2013.
48. Слагода Е.А., Новосёлов А.А., Королева Е.С., Кузнецова А.О., Бутаков В.И., Тихонравова Я.В., Зазовская Э.П. Следы криогенных процессов в позднеплейстоценовых отложениях Пур-Тазовского междуречья Западной Сибири // Криосфера Земли. 2022. Т. 26, № 1. doi: 10.15372/KZ20220103
49. Заров Е.А., Голубятников Л.Л., Лапшина Е.Д., Лойко С.В. Растительность и почвы тундровых ландшафтов Пур-Тазовского междуречья // Известия РАН. Серия биологическая. 2022. № 1. С. 82–92.
50. Mekonnen Z.A., Riley W.J., Grant R.F., Salmon V.G., Iversen C.M., Biraud S.C., Breen A.L., Lara M.J. Topographical controls on hillslope-scale hydrology drive shrub distributions on the Seward Peninsula, Alaska // Journal of Geophysical Research: Biogeosciences. 2021. Vol. 126, № 2. Article № e2020JG005823. doi: 10.1029/2020JG005823
51. Водяницкий Ю.Н., Кириллова Н.П. Использование системы CIE–L*a*b* для характеристики цвета почв // Почвоведение. 2016. № 11. С. 1337–1346. doi: 10.7868/S0032180X16110101
52. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
53. Полевой определитель почв России. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
54. IUSS Working Group WRB. World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome : FAO, 2015. 192 p.

55. Горячкин С.В. Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология, эволюция). М. : ГЕОС, 2010. 414 с.
56. Гербер А.А., Лойко С.В., Истигечев Г.И., Лим А.Г. Углерод в глееземах и криоземах южной тундры Западной Сибири // Почвенно-экологические процессы в естественных и антропогенно-преобразованных ландшафтах Сибири и Дальнего Востока: материалы II Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых. Красноярск : Изд-во Красноярского ГАУ, 2018. С. 33–37.
57. Ананко Т.В., Конюшков Д.Е. Почвенный покров севера Средней Сибири на почвенной карте РСФСР (1988) и на листах государственной почвенной карты // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2015. № 81. С. 45–70.
58. Губин С.В., Лупачев А.В. Почвы суглинистых водоразделов приморских тундр севера Якутии: условия и процессы формирования // Почвоведение. 2017. № 2. С. 147–157.
59. Gentsch N., Mikutta R., Alves R.J.E., Barta J., Capek P., Gittel A., Hugelius G., Kuhry P., Lashchinskiy N., Palmtag J., Richter A., Šantrůcková H., Schnecker J., Shibistova O., Urich T., Wild B., Guggenberger G. Storage and transformation of organic matter fractions in cryoturbated permafrost soils across the Siberian Arctic // Biogeosciences. 2015. Vol. 12, № 14. PP. 4525–4542. doi: 10.5194/bg-12-4525-2015
60. Heim R.J., Bucharova A., Brodt L., Kamp J., Rieker D., Soromotin A.V., Yurtaev A., Jöhlz N. Post-fire vegetation succession in the Siberian subarctic tundra over 45 years // Science of The Total Environment. 2021. Vol. 760. Article № 143425. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.143425
61. Teufel B., Sushama L. Abrupt changes across the Arctic permafrost region endanger northern development // Nature Climate Change. 2019. Vol. 9, № 11. PP. 858–862. doi: 10.1038/s41558-019-0614-6
62. O’Neil H.B., Burn C.R., Allard M., Arenson L.U., Bunn M.I., Connon R.F., Kokelj S.A., Kokelj S.V., LeBlanc A.M., Morse P.D., Smith S.L. Permafrost thaw and northern development // Nature Climate Change. 2020. Vol. 10, № 8. PP. 722–723. doi: 10.1038/s41558-020-0862-5
63. Хантамер И.С. Сельскохозяйственное освоение тундры. Л. : Наука, 1974. 226 с.
64. Тыртиков А.П. Динамика растительного покрова и развитие мерзлотных форм рельефа. М. : Наука, 1979. 116 с.
65. Salmon V.G., Breen A.L., Kumar J., Lara M.J., Thornton P.E., Wulfschleger S.D., Iversen C.M. Alder Distribution and Expansion Across a Tundra Hillslope: Implications for Local N Cycling // Frontiers in Plant Science. 2019. Vol. 10. Article № 1099. doi: 10.3389/fpls.2019.01099
66. Ramm E., Liu C., Mueller C.W., Gschwendtner S.S., Yue H., Wang X., Bachmann J., Bohnhoff J.A., Ostler U., Schloter M., Rennenberg H., Dannenmann M. Alder-induced stimulation of soil gross nitrogen turnover in a permafrost-affected peatland of Northeast China // Soil Biology and Biochemistry. 2020. Vol. 172. Article № 108757. doi: 10.1016/j.soilbio.2022.108757
67. McCauly R.E., Arendt C.A., Newman B.D., Salmon V.G., Heikoop J.M., Wilson C.J., Sevanto S., Wales N.A., Perkins G.B., Marina O.C., Wulfschleger S.D. High nitrate variability on an Alaskan permafrost hillslope dominated by alder shrubs // The Cryosphere. 2022. Vol. 16, № 5. PP. 1889–1901. doi: 10.5194/tc-16-1889-2022
68. Phillips C.A., Wurzbarger N. Elevated rates of heterotrophic respiration in shrub-conditioned arctic tundra soils // Pedobiologia. 2019. Vol. 72. PP. 8–15. doi: 10.1016/j.pedobi.2018.11.002
69. Shi F.X., Chen H.M., Wang X.W., Mao R. Alder encroachment alters subsoil organic carbon pool and chemical structure in a boreal peatland of Northeast China // Science of The Total Environment. 2022. Vol. 850. Article № 157849. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.157849
70. Parker T.C., Thurston A.M., Raundrup K., Subke J.A., Wookey P.A., Hartley I.P. Shrub expansion in the Arctic may induce large-scale carbon losses due to changes in plant-soil interactions // Plant and Soil. 2021. Vol. 463, №1. PP. 643–651. doi: 10.1007/s11104-021-04919-8

71. Alekseev I., Abakumov E. Soil organic carbon stocks and stability of organic matter in permafrost-affected soils of Yamal region, Russian Arctic // *Geoderma Regional*. 2022. Vol. 28. Article № e00454. doi: 10.1016/j.geodrs.2021.e00454
72. Arendt C.A., Heikoop J.M., Newman B.D., Wilson C.J., Wainwright H., Kumar J., Andersen C.G., Wales N.A., Dafflon B., Cherry J., Wulfschlegel S.D. Increased Arctic NO₃⁻ Availability as a Hydrogeomorphic Consequence of Permafrost Degradation and Landscape Drying // *Nitrogen*. 2022. Vol. 3, № 2. PP. 314–332. doi: 10.3390/nitrogen3020021
73. Пастухов А.В. Микроморфологическое строение мерзлотных и длительно сезонно-промерзающих суглинистых почв Европейского Северо-Востока // *Известия Коми научного центра УрО РАН*. 2012. Т. 12, № 4. С. 30–39.
74. Кулижский С.П., Лойко С.В., Гербер А.А. Закономерности распространения почв в дренированной лесотундре Западной Сибири (правобережная часть бассейна в среднем течении р. Пур) // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2017. Т. 211, № 11. С. 93–97.
75. Старцев В.В., Жангуров Е.В., Дымов А.А. Характеристика почв высотных поясов хребта Яптыкнырд (Приполярный Урал) // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2017. № 38. С. 6–27. doi: 10.17223/19988591/38/1
76. Тишков А.А., Белонская Е.А., Вайсфельд М.А., Глазов П.М., Лаппо Е.Г., Морозова О.В., Покровская И.В., Тертицкий Г.М., Титова С.В., Царевская Н.Г. Региональные биогеографические эффекты «быстрых» изменений климата в российской Арктике в XXI в. // *Арктика: экология и экономика*. 2020. Т. 38, № 2. С. 31–44. doi: 10.25283/2223-4594-2020-2-31-44
77. Frost G.V., Epstein H.E. Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20, № 4. PP. 1264–1277. doi: 10.1111/gcb.12406
78. Hiltbrunner E., Aerts R., Bühlmann T., Huss-Danell K., Magnusson B., Myröld D.D., Reed S.C., Sigurdsson B.D., Körner C. Ecological consequences of the expansion of N₂-fixing plants in cold biomes // *Oecologia*. 2014. Vol. 176, № 1. PP. 11–24. doi: 10.1007/s00442-014-2991-x
79. Bühlmann T., Hiltbrunner E., Körner C. *Alnus viridis* expansion contributes to excess reactive nitrogen release, reduces biodiversity and constrains forest succession in the Alps // *Alpine Botany*. 2014. Vol. 124, № 2. PP. 187–191. doi: 10.1007/s00035-014-0134-y

References

1. Anisimov O.A., Kokorev V.A. Modelirovanie moshchnosti sezonnotalogo sloya s uchetom izmeneniy klimata i rastitel'nosti: prognoz na seredinu XXI veka i analiz neopredelen-nostey [Russian permafrost in the 21st century: model-based projections and analysis of uncertainties]. *Kriosfera Zemli*. 2017;21(2):3-10. doi: 10.21782/KZ1560-7496-2017-2(3-10). In Russian
2. Vasiliev A.A., Drozdov D.S., Gravis A.G., Malkova G.V., Nyland K.E., Streletskiy D.A. Permafrost degradation in the western Russian arctic. *Environmental Research Letters*. 2020;15(4):045001. doi: 10.1088/1748-9326/ab6f12
3. Kaverin D., Malkova G., Zamolodchikov D., Shiklomanov N., Pastukhov A., Novakovskiy A., Sadurtdinov M., Skvortsov A., Tsarev A., Pochikalov A., Malitsky S., Kraev G. Long-term active layer monitoring at CALM sites in the Russian European North. *Polar Geography*. 2021;44(3):203-216. doi: 10.1080/1088937X.2021.1981476
4. Fewster R.E., Morris P.J., Ivanovic R.F., Swindles G.T., Peregon A.M., Smith C.J. Imminent loss of climate space for permafrost peatlands in Europe and Western Siberia. *Nature Climate Change*. 2022;12(4):373-379. doi: 10.1038/s41558-022-01296-7
5. Wu Z., Dijkstra P., Koch G.W., Peñuelas J., Hungate B.A. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*. 2011;17(2):927-942. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02302
6. Huang M., Piao S., Janssens I.A., Zhu Z., Wang T., Wu D., Ciais P., Myneni R.B., Peaucelle M., Peng S. Velocity of change in vegetation productivity over northern high latitudes. *Nature ecology and evolution*. 2017;11(1):1649-1654. doi:10.1038/s41559-017-0328-y

7. Reichle LM, Epstein HE, Bhatt US, Raynolds MK, Walker DA. Spatial heterogeneity of the temporal dynamics of Arctic Tundra vegetation. *Geophysical Research Letters*. 2018;45(17):9206-9215. doi:10.1029/2018GL078820
8. Tishkov AA, Krenke Jr AN. "Pozelenenie" arktiki v XXI v. kak effekt sinergizma deystviya global'nogo potepleniya i khozyaystvennogo osvoeniya. ["Greening" of the arctic in the twenty-first century as a synergy effect of global warming and economic development]. *Arktika: ekologiya i ekonomika*. 2015;4(20):28-38. In Russian
9. Frost GV, Bhatt US, Epstein HE, Walker DA, Raynolds MK, Berner LT, Bjerke JW, Breen AL, Forbes BC, Goetz SJ. Tundra Greenness. *Arctic Report Card*. Phaffikon, Switzerland, 2019 doi: 10.25923/8n78-wp73
10. Berner LT, Massey R, Jantz P, Forbes BC, Macias-Fauria M, Myers-Smith I, Kumpula T, Gauthier G, Andreu-Hayles L, Gaglioti BV, Burns P, Zetterberg P, D'Arrigo R, Goetz SJ. Summer warming explains widespread but not uniform greening in the Arctic tundra biome. *Nature Communications*. 2020;11(1):4621. doi:10.1038/s41467-020-18479-5
11. Myers-Smith IH, Kerby JT, Phoenix GK, Bjerke JW, Epstein HE, Assmann JJ, John C, Andreu-Hayles L, Angers-Blondin S, Beck PSA, Berner LT, Bhatt US, Bjorkman AD, Blok D, Bryn A, Christiansen CT, Cornelissen JHC, Cunliffe AM, Elmendorf SC, Forbes BC, Goetz SJ, Hollister RD, de Jong R, Loranty MM, Macias-Fauria M, Maseyk K, Normand S, Olofsson J, Parker TC, Parmentier F-JW, Post E, Schaepman-Strub G, Stordal F, Sullivan PF, Thomas HJD, Tømmervik H, Treharne R, Tweedie CE, Walker DA, Wilmking M, Wipf S. Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change*. 2020;10(2):106-117. doi:10.1038/s41558-019-0688-1
12. Lara MJ, Nitze I, Grosse G, Martin P, McGuire AD. Reduced Arctic tundra productivity linked with landform and climate change interactions. *Scientific reports*. 2018;8(1):1-10. doi:10.1038/s41598-018-20692-8
13. Loiko S, Klimova N, Kuzmina D, Pokrovsky O. Lake drainage in permafrost regions produces variable plant communities of high biomass and productivity. *Plants*. 2020;9(7):867. doi:10.3390/plants9070867
14. Walker DA, Leibman MO, Epstein HE, Forbes BC, Bhatt US, Raynolds MK, Comiso JC, Gubarkov AA, Khomutov AV, Jia GJ. Spatial and temporal patterns of greenness on the Yamal Peninsula, Russia: interactions of ecological and social factors affecting the Arctic normalized difference vegetation index. *Environmental Research Letters*. 2009;4(4):045004. doi: 10.1088/1748-9326/4/4/045004
15. Tape K, Sturm M, Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology*. 2006;12(4):686-702. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01128.x
16. Frost GV, Epstein HE, Walker DA, Matyshak G, Ermokhina K. Patterned-ground facilitates shrub expansion in Low Arctic tundra. *Environmental Research Letters*. 2013;8(1):015035. doi: 10.1088/1748-9326/8/1/015035
17. Myers-Smith IH, Forbes BC, Wilmking M, Hallinger M, Lantz T, Blok D, Tape KD, Macias-Fauria M, Sass-Klaassen U, Lévesque E, Boudreau S, Ropars P, Hermanutz L, Trant A, Collier LS, Weijers S, Rozema J, Rayback SA, Schmidt NM, Sc-Strub G, Wipf S, Rixen C, Ménard CB, Venn S, Goetz S, Andreu-Hayles L, Elmendorf S, Ravolainen V, Welker J, Grogan P, Epstein HE, Hik DS. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*. 2011;6(4): 045509. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509
18. Vowles T, Björk RG. Implications of evergreen shrub expansion in the Arctic. *Journal of Ecology*. 2019;107(2):650-655. doi: 10.1111/1365-2745.13081
19. Chen Y, Hu FS, Lara MJ. Divergent shrub-cover responses driven by climate, wildfire, and permafrost interactions in Arctic tundra ecosystems. *Global change biology*. 2021;27(3):652-663 doi: 10.1111/gcb.15451
20. Mekonnen Z, Riley W, Berner L, Bouskill N, Torn M, Iwahana G, Breen A, Myers-Smith I, Criado M, Liu Y. Arctic tundra shrubification: A review of mechanisms and impacts on ecosystem carbon balance. *Environmental Research Letters*. 2021;16(5):053001. doi: 10.1088/1748-9326/abf28b

21. Tape KD, Hallinger M, Welker JM, Ruess, RW. Landscape Heterogeneity of Shrub Expansion in Arctic Alaska. *Ecosystems*. 2012;15(5):711-724. doi: 10.1007/s10021-012-9540-4
22. Liljedahl AK, Timling I, Frost GV, Daanen RP. Arctic riparian shrub expansion indicates a shift from streams gaining water to those that lose flow. *Communications Earth and Environment*. 2020;1(1):1-9. doi: 10.1038/s43247-020-00050-1
23. Ukraintseva N, Leibman, M, Streletskaya I, Mikhaylova T. Study of Plant-Soil-Permafrost System on Landslide-Affected Slopes Using Geochemical Methods on Yamal, Russia. *Landslide Science for a Safer Geoenvironment*. Sassa K, P. Canuti YY editors Cham: Springer International Publishing, 2014. pp. 523-528
24. Verdonen M, Berner LT, Forbes BC, Kumpula T. Periglacial vegetation dynamics in Arctic Russia: decadal analysis of tundra regeneration on landslides with time series satellite imagery. *Environmental research letters*. 2020;15(10):105020. doi: 10.1088/1748-9326/abb500
25. Tyrtikov AP. Dinamika rastitel'nogo pokrova i razvitiye vечноy merzloty v prirode [Dynamics of vegetation cover and development of permafrost in Western Siberia]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1974. 199 p. In Russian
26. Rhoades C, Oskarsson H, Binkley D, Stottlemeyer B. Alder (*Alnus crispa*) effects on soils in ecosystems of the Agashashok River valley, northwest Alaska. *Ecoscience*. 2001;8(1):89-95. doi: 10.1080/11956860.2001.11682634
27. Kropp H, Loranty MM, Natali SM, Kholodov AL, Rocha AV, Myers-Smith I, Abbot BW, Abermann J, Blanc-Betes E, Blok D. Shallow soils are warmer under trees and tall shrubs across Arctic and Boreal ecosystems. *Environmental research letters*. 2020;16(1):015001. doi: 10.1088/1748-9326/abc994
28. Frost GV, Epstein HE, Walker DA, Matyshak G, Ermokhina K. Seasonal and Long-Term Changes to Active-Layer Temperatures after Tall Shrubland Expansion and Succession in Arctic Tundra. *Ecosystems* 2018;21(3):507-520. doi: 10.1007/s10021-017-0165-5
29. Marsh P, Bartlett P, MacKay M, Pohl S, Lantz T. Snowmelt energetics at a shrub tundra site in the western Canadian Arctic. *Hydrological Processes*. 2010;24(25):3603-3620. doi: 10.1002/hyp.7786
30. Heijmans MMPD, Magnusson RI, Lara MJ, Frost GV, Myers-Smith IH, van Huissteden J, Jorgenson MT, Fedorov AN, Epstein HE, Lawrence DM, Limpens J. Tundra vegetation change and impacts on permafrost. *Nature Reviews Earth and Environment*. 2022;3(1):68-84. doi: 10.1038/s43017-021-00233-0
31. Smith SL, O'Neill HB, Isaksen K, Noetzli J, Romanovsky VE. The changing thermal state of permafrost. *Nature Reviews Earth and Environment*. 2022;3(1):10-23. doi: 10.1038/s43017-021-00240-1
32. Bonfils CJW, Phillips TJ, Lawrence DM, Cameron-Smith P, Riley WJ, Subin ZM. On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude climate. *Environmental Research Letters*. 2012;7(1):015503.
33. Loranty MM, Goetz SJ. Shrub expansion and climate feedbacks in Arctic tundra. *Environmental Research Letters*. 2012;7(1):011005. doi: 10.1088/1748-9326/7/1/011005
34. Liu Y, Riley WJ, Keenan TF, Mekonnen ZA, Holm JA, Zhu Q, Torn MS. Dispersal and fire limit Arctic shrub expansion. *Nature communications*. 2022;13(1):1-10. doi: 10.1038/s41467-022-31597-6
35. Villani M, Mauclet E, Agnan Y, Druel A, Jasinski B, Taylor M, Schuur EAG, Opfergelt S. Mineral element recycling in topsoil following permafrost degradation and a vegetation shift in sub-Arctic tundra. *Geoderma*. 2022;421:115915. doi: 10.1016/j.geoderma.2022.115915
36. Zaidelman F.R. Teoriya obrazovaniya svetlykh kislykh elyuvial'nykh gorizontov pochv i yeye prikladnyye aspekty [The theory of formation of light acidic eluvial soil horizons and its applied aspects]. M.: KRASAND, 2010. 248 p. In Russian
37. Belobrov VP, Zamotaev IV. Evolution of the soil cover of soccer fields. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(4):245-254. doi: 10.1134/S1064229314040012
38. Targul'yan VO, Goryachkin SV. Pamyat' pochv: pochva kak pamyat' biosferno-geosferno-antroposfernykh vzaimodeystviy [Soil memory: soil as a memory of biosphere-geosphere-anthroposphere interactions]. Moscow: LKI Publ., 2008. 692 p. In Russian

39. Gerasimova MI, Bronnikova MA, Khitrov NB, Shorkunov IG. Opyt ierarkhicheskogo morfogeneticheskogo analiza Kurskogo chernozema [Hierarchical morphogenetic analysis of kursk chernozem]. In: *Morfologiya pochv: ot makro- do submikrourovnya*. Materialy nauch. konf. (Moscow, Russia, 19-21 December, 2016). Moscow: Moscow Publ.; 2016. pp 85-100. In Russian
40. Targulian VO, Bronnikova MA. Soil Memory: Theoretical Basics of the Concept, Its Current State, and Prospects for Development. *Eurasian Soil Science*. 2019;3(52):259-275. doi:10.1134/S1064229319030116
41. Loyko SV, Geras'ko LI, Kulizhskiy SP. Gruppyrovka nositeley pochvennoy pamyati (na primere severnoy chasti areala chernykh sistem) [Grouping of soil memory carriers (on the example of the northern part of the area of black systems)]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya - Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;3(15):38-49. In Russian
42. Loiko SV, Bobrovsky MV, Novokreshchennyk TA. Indications of windfall morphogenesis in soils in the blackish taiga (by the example of the interfluvium between the Tom' and the Yaysk rivers) // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya - Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;4(24):20-35. doi: 10.17223/19988591/24/2
43. Loiko SV, Geras'ko LI, Kulizhskii SP, Istigechev GI, Amelin II. Soil cover patterns in the northern part of the area of aspen-fir taiga in the southeast of Western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2015;48:359-372. doi: 10.1134/S1064229315040067
44. Konstantinov A, Loiko S, Kurasova A, Konstantinova E, Novoselov A, Istigechev G, Kulizhskiy S. First findings of buried late-glacial paleosols within the dune fields of the Tomsk Priobye region (SE western Siberia, Russia). *Geosciences*. 2019;9(2):82. doi: 10.3390/geosciences9020082
45. Kurasova AO, Konstantinov AO, Kulizhskiy SP, Konstantinova EYu, Khoroshavin VYu, Loyko SV. Patterns of soil cover organization within the northern part of the Kondinskaya lowland (Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:6-24. doi: 10.17223/19988591/49/1
46. Loiko SV, Kuz'mina DM, Dudko AA, Konstantinov AO, Vasil'eva YA, Kurasova AO, Lim AG, Kulizhskii SP. Charcoals in the Middle Taiga Podzols of Western Siberia as an Indicator of Geosystem History. *Eurasian Soil Science*. 2022;55(2):154-168. doi: 10.1134/S1064229322020089
47. Urusevskaya IS, Alyabina IO, Vinyukova VP, Vostokova LB, Dorofeeva EI, Shoba SA, Shchepikhina LS. Karta pochvenno-ekologicheskogo rayonirovaniya Rossiyskoy Federatsii. Masshtab 1:2500000 [The map of soil-ecological zoning of the Russian Federation. Scale 1:2500000]. Dobrovolskiy GV and Urusevskaya IS, editors. Moscow: "Talka+" Publ.; 2013
48. Slagoda EA, Novoselov AA, Koroleva ES, Kuznetsova AO, Butakov VI, Tikhonravova YaV, Zazovskaya EP. Sledy kriogennykh protsessov v pozdneneopleystotsenovykh otlozheniyakh Pur-Tazovskogo mezhdurech'ya Zapadnoy Sibiri [Traces of cryogenic processes in the Late Pleistocene sediments of the Pur-Taz interfluvium (West Siberia)]. *Kriosfera Zemli*. 2022;26(1):21-35. doi: 10.15372/KZ20220103. In Russian
49. Zarov EA, Golubyatnikov LL, Lapshina ED, Loyko SV. Vegetation and Soils of Tundra Landscapes in the Pur-Taz Interfluvial Region. *Biology Bulletin*. 2021;48:118-127. doi:10.1134/S1062359022010186
50. Mekonnen ZA, Riley WJ, Grant RF, Salmon VG, Iversen CM, Biraud SC, Breen AL, Lara MJ. Topographical controls on hillslope-scale hydrology drive shrub distributions on the Seward Peninsula, Alaska. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2021;126(2):e2020JG005823. doi: 10.1029/2020JG005823
51. Vodyanitskii YN, Kirillova NP. Application of the CIE-L*a*b* system to characterize soil color. *Eurasian Soil Science*. 2016;49:1259-1268. doi:10.1134/S1064229316110107
52. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Russian Soil Classification System]. Smolensk: Oikumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian

53. Polevoy opredelitel' pochv Rossii [Field guide of soils of Russia]. Moscow: Soil Institute named V.V. Dokuchaev; 2008. 182 p. In Russian
54. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Report No. 106. FAO, Rome, 2015. 192 p.
55. Goryachkin SV. Pochvennyy pokrov Severa (struktura, genezis, ekologiya, evolyutsiya) [Soil cover of the North (structure, genesis, ecology, evolution)]. Moscow: GEOS, 2010. 414 p. In Russian
56. Gerber AA, Loiko SV, Istigechev GI, Lim AG. Uglerod v gleyezemakh i kriozemakh yuzhnoy tundry Zapadnoy Sibiri [Carbon in gleezems and cryozems of the southern tundra of Western Siberia] // In: *Pochvenno-ekologicheskiye protsessy v yestestvennykh i antropogennno-preobrazovannykh landshaftakh Sibiri i Dal'nego Vostoka*. Materialy nauch. konf. [II All-Russian Scientific and Practical Conference of Young Scientists (Krasnoyarsk, Russia, 25-27 April, 2018)]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Publ., 2018. pp. 33-37. In Russian
57. Ananko TV, Konyushkov DE. Pochvennyy pokrov severa Sredney Sibiri na pochvennoy karte RSFSR (1988) i na listakh gosudarstvennoy pochvennoy karty [Soil cover of the north of central Siberia as displayed on the soil map of the Russian federation (1988) and on the state soil map]. *Byulleten Pochvennogo instituta im. V.V. Dokuchaeva*. 2015;(81):45-70. In Russian
58. Gubin SV, Lupachev AV. Soils of loamy watersheds of coastal tundra in the north of Yakutia: Pedogenetic conditions and processes. *Eurasian Soil Science*. 2017;50(2):133-141. doi: 10.1134/S1064229317020041
59. Gentsch N, Mikutta R, Alves RJE, Barta J, Capek P, Gittel A, Hugelius G, Kuhry P, Lashchinskiy N, Palmtag J, Richter A, Šantrucková H, Schnecker J, Shibistova O, Urich T, Wild B, Guggenberger G. Storage and transformation of organic matter fractions in cryoturbated permafrost soils across the Siberian Arctic, *Biogeosciences*. 2015;12(14):4525-4542. doi: 10.5194/bg-12-4525-2015
60. Heim RJ, Bucharova A, Brodt L, Kamp J, Rieker D, Soromotin AV, Yurtaev A, Hölzel N. Post-fire vegetation succession in the Siberian subarctic tundra over 45 years. *Science of The Total Environment*. 2021;(760):143425. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.143425
61. Teufel B, Sushama L. Abrupt changes across the Arctic permafrost region endanger northern development. *Nature Climate Change*. 2019;9(11):858-862. doi: 10.1038/s41558-019-0614-6
62. O'Neil, HB, Burn CR, Allard M, Arenson LU, Bunn MI, Connon RF, Kokelj SA, Kokelj SV, LeBlanc AM, Morse PD, Smith SL. Permafrost thaw and northern development. *Nature Climate Change*. 2020;10(8):722-723. doi: 10.1038/s41558-020-0862-5
63. Hantimer IS. Sel'skokhozyaystvennoye osvoyeniye tundry [Agricultural development of the tundra]. Leningrad: Nauka; 1974. 226 p. In Russian
64. Tyrtikov AP. Dinamika rastitel'nogo pokrova i razvitiye merzlotnykh form rel'yefa [Dynamics of vegetation cover and development of permafrost relief forms]. Moscow: Nauka Publ.; 1979. 116 p. In Russian
65. Salmon VG, Breen AL, Kumar J, Lara MJ, Thornton PE, Wullschlegel SD, Iversen CM. Alder Distribution and Expansion Across a Tundra Hillslope: Implications for Local N Cycling. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1099. doi: 10.3389/fpls.2019.01099
66. Ramm E, Liu C, Mueller CW, Gschwendtner SS, Yue H, Wang X, Bachmann J, Bohnhoff JA, Ostler U, Schlöter M, Rennenberg H, Dannenmann M. Alder-induced stimulation of soil gross nitrogen turnover in a permafrost-affected peatland of Northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*. 2020;172:108757. doi: 10.1016/j.soilbio.2022.108757
67. McCaully RE, Arendt CA, Newman BD, Salmon, VG, Heikoop JM, Wilson CJ, Sevanto S, Wales NA, Perkins GB, Marina OC, Wullschlegel SD. High nitrate variability on an Alaskan permafrost hillslope dominated by alder shrubs. *The Cryosphere*. 2022;16(5):1889-1901. doi: 10.5194/tc-16-1889-2022

68. Phillips CA, Wurzburger N. Elevated rates of heterotrophic respiration in shrub-conditioned arctic tundra soils. *Pedobiologia*. 2019;72:8-15. doi: 10.1016/j.pedobi.2018.11.002
69. Shi FX, Chen HM, Wang XW, Mao R. Alder encroachment alters subsoil organic carbon pool and chemical structure in a boreal peatland of Northeast China. *Science of The Total Environment*. 2022;850:157849. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.157849
70. Parker TC, Thurston AM, Raundrup K, Subke JA, Wookey PA, Hartley IP. Shrub expansion in the Arctic may induce large-scale carbon losses due to changes in plant-soil interactions. *Plant and Soil*. 2021;463(1):643-651. doi: 10.1007/s11104-021-04919-8
71. Alekseev I, Abakumov E. Soil organic carbon stocks and stability of organic matter in permafrost-affected soils of Yamal region, Russian Arctic. *Geoderma Regional*. 2022;28:e00454. doi: 10.1016/j.geodrs.2021.e00454
72. Arendt CA, Heikoop JM, Newman BD, Wilson CJ, Wainwright H, Kumar J, Andersen CG, Wales NA, Dafflon B, Cherry J, Wulfschlegler SD. Increased Arctic NO³⁻ Availability as a Hydrogeomorphic Consequence of Permafrost Degradation and Landscape Drying. *Nitrogen*. 2022;3(2):314-332. doi: 10.3390/nitrogen3020021
73. Pastukhov A.V. Micromorphological structure of permafrost-affected and seasonally long-term freezing loamy soils of the European northeast. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*. 2012;4(12):30-39. In Russian
74. Kulizhsky SP, Loiko SV, Gerber AA. Zakonomernosti rasprostraneniya pochv v drenirovannoy lesotundre Zapadnoy Sibiri (pravoberezhnaya chast' basseyna v srednem techenii r. Pur) [Patterns of soil distribution in the drained forest tundra of Western Siberia (the right-bank part of the basin in the middle reaches of the Pur River)]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2017;11(211):93-97. In Russian
75. Startsev VV, Zhangurov EV, Dymov AA. Kharakteristika pochv vysotnykh pojasov khrebt Yaptiknyrd (Pripolyarnyy Ural) [Characteristics of soils in altitudinal belts of the Yaptiknyrd ridge (Subpolar Urals)]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:6-27. doi: 10.17223/19988591/38/1. In Russian
76. Tishkov AA, Belonovskaya EA, Vaysfel'd MA, Glazov PM, Lappo EG, Morozova OV, Pokrovskaya IV, Tertitsky GM, Titova S. V., Tsarevskaya N. G. Regional'nyye biogeograficheskiye efekty "bystrykh" izmeneniy klimata v Rossiyskoy Arktike v XXI v. [Regional biogeographic effects of "fast" climate changes in the Russian Arctic in the 21st century]. *Arktika: ekologiya i ekonomika*. 2020;2(38):31-45. doi: 10.25283/2223-4594-2020-2-31-45. In Russian
77. Frost GV, Epstein HE. Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s. *Global Change Biology*. 2014;20(4):1264-1277. doi: 10.1111/gcb.12406
78. Hiltbrunner E, Aerts R, Bühlmann T, Huss-Danell K, Magnusson B, Myrold DD, Reed SC, Sigurdsson BD, Körner C. Ecological consequences of the expansion of N₂-fixing plants in cold biomes. *Oecologia*. 2014;176(1):11-24. doi: 10.1007/s00442-014-2991-x
79. Bühlmann, T, Hiltbrunner E, Körner C. *Alnus viridis* expansion contributes to excess reactive nitrogen release, reduces biodiversity and constrains forest succession in the Alps. *Alpine Botany*. 2014;124(2):187-191doi: 10.1007/s00035-014-0134-y

Информация об авторах:

Лойко Сергей Васильевич – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории БиоГеоКлим Биологического института Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: s.loiko@yandex.ru

Кузьмина Дарья Михайловна – инженер-исследователь лаборатории БиоГеоКлим Биологического института Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: kuzmina.d.m.95@gmail.com

Истигечев Георгий Игоревич – мл. науч. сотр. лаборатории БиоГеоКлим Биологического института Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: istigechev.g@yandex.ru

Крицков Иван Викторович – мл. науч. сотр. лаборатории БиоГеоКлим Биологического института Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: krickov_ivan@mail.ru

Лим Артём Георгиевич – мл. науч. сотр. лаборатории БиоГеоКлим Биологического института Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: lim_artyom@mail.ru

Климова Нина Владимировна – мл. науч. сотр. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск, Россия).

E-mail: ninmilk@yandex.ru

Новоселов Андрей Андреевич – мл. науч. сотр. Института экологической и сельскохозяйственной биологии (Х-БИО) Тюменского государственного университета (Тюмень, Россия).

E-mail: mr.andreygeo@mail.ru

Константинов Александр Олегович – науч. сотр. Института экологической и сельскохозяйственной биологии (Х-БИО) Тюменского государственного университета (Тюмень, Россия).

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

Новолодская Эльвира Владимировна – инженер-исследователь лаборатории БиоГеоКлим Биологического института Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: novolodskaya.elvira.tsu@gmail.com

Кулижский Сергей Павлович – д-р биол. наук., зав. каф. почвоведения и экологии почв Биологического института Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: kulizhskiy@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Sergey V. Loiko, Ph.D., Senior Researcher of the BioGeoClim Laboratory of the Biological Institute, Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: s.loiko@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2020-4716>

Daria M. Kuzmina, research engineer of the BioGeoClim Laboratory of the Biological Institute, Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: kuzmina.d.m.95@gmail.com

Georgy I. Istigechev, junior researcher of the BioGeoClim Laboratory of the Biological Institute, Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: istigechev.g@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8387-5341>

Ivan V. Kritskov, junior researcher of the BioGeoClim Laboratory of the Biological Institute, Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: krickov_ivan@mail.ru

Artyom G. Lim, junior researcher of the BioGeoClim Laboratory of the Biological Institute, Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: lim_artyom@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0165-4754>

Nina V. Klimova, junior researcher of the laboratory for monitoring forest ecosystems of the Institute for Monitoring Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Tomsk, Russia).

E-mail: ninmilk@yandex.ru

Andrey A. Novoselov, junior researcher of the Institute of Ecological and Agricultural Biology (Х-БИО), Tyumen State University (Tyumen, Russia).

E-mail: mr.andreygeo@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8589-2316>

Alexander O. Konstantinov, researcher of the Institute of Ecological and Agricultural Biology (X-BIO), Tyumen State University (Tyumen, Russia).

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>

Elvira V. Novolodskaya, Research Engineer of the BioGeoClim Laboratory of the Biological Institute, Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: novolodskaya.elvira.tsu@gmail.com

Sergey P. Kulizhsky, Doctor of Biol. sci., head of the Department of Soil Science and Soil Ecology of the Biological Institute of Tomsk State University (Tomsk, Russia).

E-mail: kulizhskiy@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 19.09.2022;
одобрена после рецензирования 14.10.2022; принята к публикации 29.12.2022.*

*The article was submitted 19.09.2022;
approved after reviewing 14.10.2022; accepted for publication 29.12.2022.*

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 606

doi: 10.17223/19988591/59/2

Влияние микрокапсулированных стартовых культур на образование биологически активных пептидов в готовых мясных продуктах

Дмитрий Алексеевич Афанасьев¹, Ирина Михайловна Чернуха²,
Вера Ивановна Ганина³, Наталья Геннадьевна Машенцева⁴,
Леонид Иванович Ковалев⁵, Анна Владиславовна Коврижных⁶,
Махбубех Ахангаран⁷, Махмуд Гаравири⁸

^{1, 2} *Федеральный научный центр им. В.М. Горбатова РАН, Москва, Россия*

³ *Московский государственный университет технологий и управления
им. К.Г. Разумовского, Москва, Россия*

^{4, 6, 7, 8} *Московский государственный университет пищевых производств, Москва, Россия*

⁴ *Федеральный исследовательский центр биотехнологии, Институт биохимии
им. А.Н. Баха РАН, Москва, Россия*

¹ *dmitr.afanasjew2010@yandex.ru*

² *imcher@inbox.ru*

³ *vigan5428@yandex.ru*

⁴ *natali-mng@yandex.ru*

⁵ *kovalyov@inbi.ras.ru*

⁶ *anya-1998@mail.ru*

⁷ *ahangaran@hotmail.com*

⁸ *gharaviri@hotmail.com*

Аннотация. Особое значение в производстве ферментированных мясных продуктов играют стартовые культуры, посредством протеолитической системы которых происходит протеолиз белков мясного сырья с образованием коротких пептидов, обуславливающих качественные и функциональные характеристики готового продукта. Однако существуют некоторые технологические сложности в применении бактерий, способствующих образованию биологически активных пептидов в мясном сырье и готовых мясных продуктах. Решением этой проблемы может стать микрокапсулирование. В данном исследовании подобраны промышленно ценные штаммы стартовых культур, а также предложена технология их микрокапсулирования, основанная на заключении клеток в капсулы из 5%-го раствора альгината натрия. При оценке термостабильности капсул определено, что штаммы сохраняют свою активность в пределах от 30 до 90%. Исследован белковый профиль образцов вареных колбас, выработанных с применением микрокапсулированных стартовых культур. Результаты протеомного исследования свидетельствуют об изменениях в белках актомиозинового комплекса и ферментах мышечной ткани.

Ключевые слова: стартовые культуры, микрокапсулирование, альгинат натрия, мясное сырье, протеомика, биологически активные пептиды

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 16-16-10073).

© Афанасьев Д.А., Чернуха И.М., Ганина В.И., Машенцева Н.Г., Ковалев Л.И.,
Коврижных А.В., Ахангаран М., Гаравири М., 2022

Для цитирования: Афанасьев Д.А., Чернуха И.М., Ганина В.И., Машенцева Н.Г., Ковалев Л.И., Коврижных А.В., Ахангаран М., Гаравири М. Влияние микрокапсулированных стартовых культур на образование биологически активных пептидов в готовых мясных продуктах // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 59. С. 42–63. doi: 10.17223/19988591/59/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/59/2

The Effect of Microencapsulated Starter Cultures on the Formation of Biologically Active Peptides in Finished Meat Products

Dmitry A. Afanasev¹, Irina M. Chernukha², Vera I. Ganina³,
Natalya G. Mashentseva⁴, Leonid I. Kovalev⁵, Anna V. Kovrizhnykh⁶,
Mahboobeh Ahangaran⁷, Mahmud Gharaviri⁸

^{1, 2} Gorbатов Federal Center for Food Systems RAS, Moscow, Russia

³ Razumovsky Moscow State University of Technology and Management, Moscow, Russia

^{4, 6, 7, 8} Moscow State University of Food Production, Moscow, Russia

⁵ Federal Research Center for Biotechnology, Bakh Institute of Biochemistry RAS, Moscow, Russia

¹ dmitr.afanasjew2010@yandex.ru

² imcher@inbox.ru

³ vigan5428@yandex.ru

⁴ natali-mng@yandex.ru

⁵ kovalyov@inbi.ras.ru

⁶ anya-1998@mail.ru

⁷ ahangaran@hotmail.com

⁸ gharaviri@hotmail.com

Summary. Of particular importance in the production of fermented meat products are starter cultures with a proteolytic system that promotes the proteolysis of the protein components of meat raw materials. Numerous compounds, which may have biological activity, were formed as a result of the proteolysis, for example, biologically active peptides or bacteriocins. Nevertheless, there are some technological difficulties in the use of bacteria that contribute to the formation of biologically active peptides in raw meat. The solution to this problem can be microencapsulation. In this study, industrially valuable strains of starter cultures were selected, and proteolytic activity genes were identified. Thus, the proteolytic genes of the PRTB10/PRTB20 and P15C/P06C families were found in the *P. acidilactici* 38 and *P. pentosaceus* 28 strains, while the genes of the Jp23/Jp25 and prt2/IP6Xba families were found in the *L. acidophilus* AT-45 strain. The prt2/IP6Xba genes were also found in the *S. carnosus* 111-2 strain. A technology is proposed for incorporating microorganisms into alginate capsules with an alginate gel concentration of 5%, which makes it possible to form strong capsules capable of maintaining the viability of starter cultures in the production of boiled sausage: when incubating heat-treated capsules to 72 °C on chalk agar, the survival rate of microorganisms from 30 to 90% was recorded. The protein profile of the samples of boiled sausages produced using microencapsulated starter cultures was studied. A significant interaction of some strains with proteins of the actomyosin complex was shown, and the enzymes of energy metabolism from muscle tissue were subjected to destructive changes – muscle creatine phosphate kinase, enolase, and adenylate kinase 1.

The paper contains 4 Figures, 4 Tables, and 27 References.

Keywords: starter cultures, microencapsulation, sodium alginate, raw meat, proteomics, biologically active peptides

Funding: This work was partially supported by the Russian Science Foundation (Project No.16-16-10073)

For citation: Afanasev DA, Chernukha IM, Ganina VI, Mashentseva NG, Kovalev LI, Kovrizhnykh AV, Ahangaran M, Gharaviri M. The Effect of Microencapsulated Starter Cultures on the Formation of Biologically Active Peptides in Finished Meat Products. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;59:42-63. doi: 10.17223/19988591/59/2. In Russian, English Summary

Актуальность

Интерес к природным пептидам в значительной степени обусловлен их необычно высокой биологической активностью. Они оказывают мощное фармакологическое воздействие на множество физиологических функций организма, что делает их ценными компонентами лечебно-профилактического питания. В то же время отмечены их низкая стабильность и быстрый распад в организме при физиологических значениях pH среды, что требует разработки более качественных методов их сохранения, например путем иммобилизации [1].

Немаловажной проблемой также является разработка методов выделения и идентификации биологически активных пептидов ввиду широкого спектра их функциональных свойств. Наиболее точным методом оценки эффективности и физиологических функций пептидов мясного происхождения являются клинические испытания с участием людей, однако такие исследования характеризуются сложностью, длительностью и значительными экономическими затратами. Экспериментальный дизайн может быть упрощен путем использования методов биоинформатики для компьютерного моделирования *in silico*, объединяющих инструменты биоинформатики и базы данных о пептидах. Данные методы являются более выгодными в плане экономики, менее энергоемкими и эффективными альтернативами эмпирических методов [2].

Существенное влияние на образование биологически активных пептидов в мясном сырье и готовых мясных продуктах оказывают стартовые культуры, в особенности молочнокислые бактерии и денитрифицирующие стафилококки, широко используемые в мясном производстве. Физиологическое наличие у этих культур широкого спектра ферментативных активностей, в особенности протеолитических ферментов эндо- и экзотипов, позволяет им в разной мере гидролизовать саркоплазматические и миофибриллярные белки мышечной ткани с образованием низкомолекулярных продуктов гидролиза, среди которых могут идентифицироваться и биологически активные пептиды.

Пептиды, образуемые молочнокислыми бактериями, включают рибосомально продуцируемые бактериоцины и продукты гидролиза белков –

биоактивные пептиды, которые могут выполнять функции природных консервантов и нутрицевтиков соответственно [3].

Биологически активные пептиды могут быть получены из субстратных белков под действием внутримембранных протеаз стартовых культур. Биоактивные пептиды являются внеклеточными, поскольку они представляют собой белковые остатки, которые не используются протеолитической системой молочнокислых бактерий для ассимиляции азота. В ряде случаев необходим лизис клеток, в результате которого ферменты, участвующие в протеолизе и генерации биоактивных пептидов, высвобождаются [4].

Способность штаммов молочнокислых бактерий образовывать биоактивные пептиды основана на гидролитических реакциях, производимых ферментами, участвующими в этом процессе. Новые технологии, такие как транскриптомная и протеомная, предоставили информацию, объясняющую этот сложный процесс. Ферменты, непосредственно участвующие в образовании биоактивного пептида, – это протеиназы, связанные с клеточной стенкой (семейство PrtP), с молекулярной массой порядка 200 кДа. Данные протеазы также могут быть внеклеточными. Гены PrtP могут быть обнаружены в *Lactococcus lactis* на уровне плазмид и в хромосоме *Lactobacillus bulgaricus*, *Lactobacillus johnsonii*, *Lactocaseibacillus casei*, *Lactocaseibacillus rhamnosus*, *Lactobacillus acidophilus* и *Streptococcus thermophilus*. На экспрессию протеиназ PrtP влияют различные факторы в зависимости от штамма LAB. Например, у *L. lactis* BGMN1-5 экспрессия протеиназы зависела от концентрации казеинового пептона в питательной среде [5], тогда как у *Lactobacillus helveticus* H9 два разных паттерна экспрессии гена PrtP идентифицированы во время фазы роста и были связаны с расщеплением альфа- и бета-казеинов [6]. Различия, обнаруженные в протеиназах молочнокислых бактерий, объясняют разнообразие образующихся биоактивных пептидов, даже когда используется один и тот же белковый матрикс, и их состав зависит от аминокислотной специфичности, в которой проводится гидролитическая ферментативная реакция.

Существуют некоторые серьезные проблемы с применением биоактивных пептидов, связанные с их структурными характеристиками и экономическими затратами на производство [7]. Ферментация молочнокислых бактерий считается экономичным и масштабируемым способом получения биоактивных пептидов, но как только устанавливаются оптимальные условия роста бактерий, которые способствуют высвобождению биоактивных пептидов, наступает этап, когда начинаются такие нежелательные модификации в сырье, как деградация и денатурация, влияющие на биоактивность. Как и в случае бактериоцинов, методы инкапсуляции могут способствовать не только повышению их стабильности, но и усилению их транспорта через клеточную мембрану [8].

Принимая во внимание доступность полных бактериальных геномов онлайн, теоретические исследования функциональности генных кластеров различных молочнокислых бактерий требуют меньше времени, чем классические методы обнаружения функциональных пептидов.

Потенциал биоактивных пептидов на основе молочнокислых бактерий можно предсказать двумя способами: (а) геномный анализ компонентов протеолитической системы молочнокислых бактерий для выявления различных ферментативных активностей или субэлементов и их стратегических особенностей и (б) подход *in silico* с использованием методов количественного соотношения структура – активность (QSAR) для оценки белкового матрикса, который может высвобождать биоактивные пептиды [9]. Объединение биоинформационных инструментов с экспериментальными результатами обеспечивает основу для прогноза потенциального пептида и может служить для выбора из больших количеств штаммов молочнокислых бактерий.

Образование биоактивных пептидов зависит от ферментативной активности микроорганизма. Как и в случае бактериоцинов, факторы, влияющие на биосинтез ферментов, специфичны для штамма. На молекулярном уровне на экспрессию протеолитической системы влияет наличие белков, аминокислот и углерода. Кроме того, на уровень синтеза ферментов влияет фаза роста микроорганизмов – активность сохраняется в течение экспоненциальной фазы и в начальный период стационарной фазы, но уменьшается в ходе прогрессирования стационарной фазы. Также изменения ферментативной активности связаны с целостностью бактериальных клеток – ферментативная активность внутриклеточных экстрактов будет существенно ниже ферментативной активности целой живой клетки.

При выработке ферментированных колбасных изделий со стартовыми культурами их пептидный профиль значительно изменяется. Так, рост микроорганизмов в мясной системе на стадии ферментации приводит к уменьшению концентрации пептидов с молекулярными массами выше 3 кДа и увеличению образования низкомолекулярных пептидов с молекулярными массами ниже 3 кДа, что позволяет сделать предположение о возможном наличии у них биологической активности.

Тем не менее, как указано выше, существуют некоторые сложности с применением биоактивных пептидов, связанные с их структурными характеристиками и экономическими затратами на производство [10]. Так, установление оптимальных условий для роста культур, повышающих к тому же их способность к гидролизу мышечных белков, может отрицательно сказаться на биологической активности продуктов гидролиза. Данную проблему можно решить, используя методы микрокапсулирования. Включение стартовых культур в микрокапсулы может не только повысить их жизнеспособность, но и способствовать повышению стабильности и увеличению эффективности транспортировки через клеточную мембрану их метаболитов.

Также использование стартовых культур в мясной промышленности ограничивается производством сырых ферментированных мясopодуKтов и изделий с длительной осадкой. Это связано с потерей жизнеспособности стартовых культур после термической обработки. При нагреве продукта до температуры 70 ± 2 °C в процессе тепловой обработки наблюдается практи-

чески полное прекращение роста мезофильной и частично термофильной микрофлоры и спорообразующих бактерий в вегетативной форме. Поэтому, на наш взгляд, решением такой проблемы будет использование микрокапсулированных стартовых культур, способных сохранять свою жизнедеятельность во время технологического процесса. У микрокапсулированных стартовых культур усиливается синтез вторичных метаболитов (ферментов, бактериоцинов), которые проникают через капсулу и попадают в мясное сырье [11]. В связи с этим целью данного исследования являлось изучение влияния микрокапсулированных стартовых культур на образование биоактивных пептидов в вареных колбасах.

Материалы и методы

Культивирование клеток микроорганизмов. Культивирование выбранных штаммов осуществлялось в течение 24–48 ч при температуре 37 ± 1 °C на плотной питательной среде de Man, Rogosa и Sharpe (MRS), pH среды – $6,2 \pm 0,2$ при 25 ± 1 °C [12]. Отобранные штаммы представлены в табл. 1.

Таблица 1 [Table 1]

Промышленно ценные штаммы микроорганизмов, используемые в работе [Industrially valuable strains of microorganisms used in the work]

№ п/п [No.p/p]	Штамм [Strain]	Номер ВКПМ [VKPM number]
1	<i>Latilactobacillus sakei</i> 105	B-8905
2	<i>Lactobacillus acidophilus</i> AT-41	B-6545
3	<i>Latilactobacillus curvatus</i> 1	B-8889
4	<i>Latilactobacillus sakei</i> 103	B-8932
5	<i>Latilactobacillus curvatus</i> 2	B-8906
6	<i>Pediococcus acidilactici</i> 38	B-8902
7	<i>Pediococcus pentosaceus</i> 28	B-8888
8	<i>Staphylococcus carnosus</i> 111-2	B-8950

ПЦР протеолитических штаммов. Скрининг протеолитических генов исследуемых штаммов осуществляли методом полимеразной цепной реакции (ПЦР). Амплификацию образцов проводили на амплификаторе «T100™ Thermal Cycler» (BIO-RAD, Бангладеш). Детекцию ПЦР-амплификационной смеси осуществляли путем электрофоретического разделения в агарозном геле с последующей окраской бромистым этидием. Визуализацию электрофоретической картины проводили в системе документирования Gel Doc XR+ (BIO-RAD, США).

Исследование термостабильности микрокапсул и заключенных в них стартовых культур. Для определения термостабильности выбранных микрокапсулированных стартовых культур проведена термическая обработка капсул – нагрев до 72 ± 1 °C. Для более равномерного прогрева капсулы помещали в дистиллированную воду с температурой 25 ± 1 °C, после достижения температуры воды 72 ± 1 °C прогрев продолжали еще в течение

5 мин. По завершении термической обработки капсулы остужали и помещали в стерильные чашки Петри в количестве 10 штук в каждую, а затем заливали охлажденным стерильным меловым агаром (*опыт*).

Аналогичным образом меловым агаром заливали капсулы, не подвергнутые тепловой обработке (*контроль*). Состав мелового агара (МА) (г/л): протеозопептон – 5,0, дрожжевой экстракт – 10,0, лактоза – 10,0, глюкоза – 10,0, кальция карбонат – 5,0, агар – 12,0. Инкубация чашек осуществлялась в течение 48 ч при температуре 37 ± 2 °С. О результатах судили по количеству капсул, вокруг которых образовалась зона просветления, обусловленная нейтрализацией кальция в среде молочной кислотой, которую синтезировали микрокапсулированные стартовые культуры.

Выработка вареной колбасы. В полупроизводственных условиях ФГБОУ ВО «МГУПП» осуществлена выработка вареной колбасы «Докторская» по ГОСТ 23670–2019 Изделия колбасные вареные мясные. Технические условия (Russian Standard). Технические условия (Russian Standard), а также с внесением в рецептуру (табл. 2) микрокапсулированных клеток.

Таблица 2 [Table 2]

Рецептура вареной колбасы «Докторская» по ГОСТ 23670 с микрокапсулами
[Recipe for boiled sausage "Doctorskaya" according to GOST 23670 with microcapsules]

№ п/п [No.p/p]	Сырье/ингредиенты [Raw materials/ingredients]	Содержание на 100 кг [Content per 100 kg]
Несоленое сырье, кг		
1	Говядина жилованная в/с	25,0
2	Свинина жилованная п/ж	70,0
3	Меланж	3,0
4	Молоко коровье сухое	2,0
Итого		100,0
5	Влага на сырье (+лед)	20,0
Итого		120,0
Пряности, г		
6	Нитритно-посолочная смесь	2090,0
7	Сахар-песок	200,0
8	Мускатный орех молотый	50,0
9	Капсулы	500,0

Протеомное исследование. Состояние белкового профиля вареных колбас с микрокапсулами исследовали с помощью двумерного электрофореза (2ДЭ) по О'Фарреллу [13] с изоэлектрофокусированием в амфолиновом градиенте pH (IEF-PAGE); последующую детекцию белков проводили окрашиванием бромфеноловым синим CBV R-250 и азотнокислым серебром. При подготовке препаратов для 2D-электрофореза 100 мг измельченного образца гомогенизировали в 2 мл лизирующего раствора (9 М мочевины, 5% меркаптоэтанола, 2% Тритона X-100, 2% амфолинов, pH 3,5–10, система тефлон–стекло). Гомогенат осветляли центрифугированием (5 мин, 800 g), надосадочную фракцию, содержащую экстракт белков, использовали для фракционирования в равных нанесениях по 50–75 мкл.

После трипсинолиза белковые фракции идентифицировали методами MALDI-TOF (опосредованная матрицей времяпролетная лазерная десорбция / ионизация) и MS/MS (тандемная) масс-спектрометрии (масс-спектрометр Ultraflex, «Bruker», Германия) с УФ-лазером ($\lambda = 336$ нм) в режиме детекции положительных ионов в диапазоне масс 500–8000 Да с их калибровкой по известным пикам автолиза. Для изучения спектра коротких пептидов (с m/z 1500–5000) 100 мг препарата гомогенизировали в 2 мл буфера (5,8 мг KH_2PO_4 ; 232 мг $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$; 2,2 г NaCl ; 0,5 мл 10% Тритона X-100; 1,87 г KCl) и дополнительно разводили водой до 50 мл. Гомогенат осветляли центрифугированием (5 мин, 800 g). В надосадочной фракции определяли спектры пептидов. Анализ масс-спектров триптических пептидов выполняли с помощью программы Mascot, опция Peptide Fingerprint («MatrixScience», США) при точности определения массы $\text{MH}^+ 0,01\%$ с поиском по базам данных NCBI.

Статистическая обработка. Статистическую обработку количественных данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 14.0 («StatSoft, Inc.», США). Все измерения выполняли в 3 повторностях. Результаты представлены в виде взвешенного среднего (WAM, weighted arithmetic mean) со стандартным отклонением ($\pm \text{SD}$). Статистическую достоверность рассчитывали с применением непараметрических U-критерия Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test) и H-критерия Краскела–Уоллиса (Kruskal–Wallis H-test). Критический уровень значимости нулевой статистической гипотезы (p) принимали равным 0,05.

Результаты и обсуждения

Отбор штаммов. Подобранные для микрокапсулирования штаммы являются промышленно ценными стартовыми культурами, разрешенными к применению в мясной промышленности. Протеолитическая активность штаммов и их специфичность воздействия на белки мышечной ткани установлены на основании ранних этапов исследований [14, 15].

На данном этапе для некоторых исследуемых стартовых культур также проведен скрининг генов протеиназ, обуславливающих протеолитическую активность, методом ПЦР (рис. 1).

По результатам ПЦР-скрининга у штаммов *P. acidilactici* 38 и *P. pentosaceus* 28 выявлены протеолитические гены семейства PRTB10/PRTB20 (597 п.н.) и P15C/P06C (560 п.н.), а у штамма *L. acidophilus* AT-45 обнаружены гены семейства Jp23/Jp25 (1034 п.н.) и prt12/IP6Xba (1052 п.н.). Пара генов prt12/IP6Xba (1052 п.н.) также обнаружена у штамма *S. carnosus* 111-2. Полученные результаты подтверждают закономерное присутствие генов протеиназ у штаммов рода *Lactobacillus*. Например, работа Strahinic et al. [16], в которой проводили поиск генов протеиназ у штаммов рода *Lactobacillus*, показала, что у 28 штаммов *Lactoplantibacillus plantarum* и 2 штаммов *Lactoplantibacillus paraplantarum* выявлен широкий спектр генов семейства PrtP/PrtM, позволяющих им гидролизовать β -казеин.

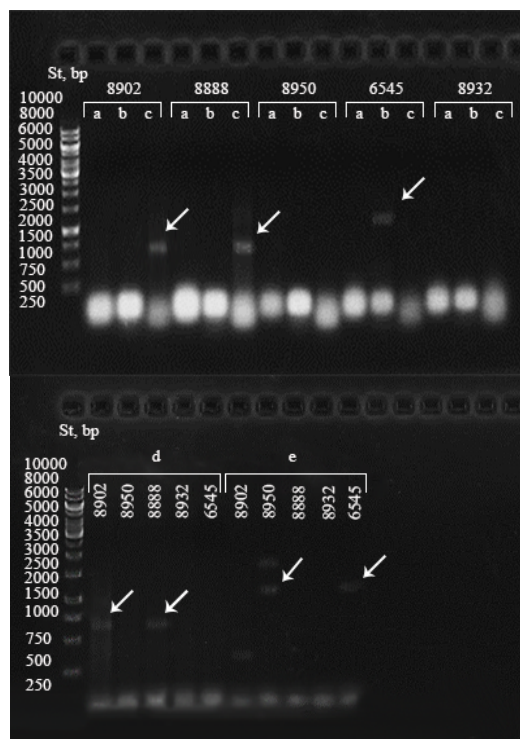


Рис. 1. Результат электрофоретического разделения ПЦР-смеси: 8902 – *Pediococcus acidilactici* 38, 8888 – *Pediococcus pentosaceus* 28, 8950 – *Staphylococcus carnosus* 111-2, 6545 – *Lactobacillus acidophilus* AT-45, 8932 – *Latilactobacillus sakei* 103; a – пара генов PrtP700 и PrtM700 (685 н.п.), b – пара генов Jp23 и Jp25 (1034 п.н.), c – пара генов PRTB10 и PRTB20 (597 п.н.); d – пара генов P15C и P06C (560 н.п.), e – пара генов prt2 и IP6Xba (1052 п.н.); St, bp – стандартный маркер GeneRuler 1kb DNA Ladder.

Стрелками на электрофореграмме указаны соответствующие гены [Fig. 1. The result of electrophoretic separation of the PCR mixture: 8902 – *Pediococcus acidilactici* 38, 8888 – *Pediococcus pentosaceus* 28, 8950 – *Staphylococcus carnosus* 111-2, 6545 – *Lactobacillus acidophilus* AT-45, 8932 – *Latilactobacillus sakei* 103; a, PrtP700 and PrtM700 gene pair (685 bp), b, Jp23 and Jp25 gene pair (1034 bp), c, PRTB10 and PRTB20 gene pair (597 bp); d, P15C and P06C gene pair (560 bp), e, prt2 and IP6Xba gene pair (1052 bp); St, bp – GeneRuler 1kb DNA Ladder standard marker. The arrows on the electrophoregram indicate the corresponding genes]

Также в работах Kojic et al. [17] и Holck et al. [18] обнаружены гены семейства PrtP/PrtM в штаммах *Lactocaseibacillus paracasei* ssp. *paracasei* BGHN14 и у *Lactocaseibacillus paracasei* ssp. *paracasei* NCDO 151. Были секвенированы гены, кодирующие протеиназы клеточной стенки, обозначенные как prtB, prtH и prtR из *Lactobacillus delbrueckii* ssp. *bulgaricus* NCDO 1489, *L. helveticus* CNRZ32 и *L. rhamnosus* BGT10 соответственно, в исследовании Gilbert et al. [19].

Микрокапсулирование. В качестве гелеобразующего компонента для микрокапсулирования использовался природный полисахарид, получаемый преимущественно из бурых водорослей, – альгинат натрия. Микро-

капсулирование осуществлялось диффузионным методом, который подразумевает внесение капель суспензии клеток в растворе альгината натрия в раствор соли кальция. В нашем исследовании использовался 0,1 М раствор хлорида кальция [20]. Концентрация клеток в бактериальной суспензии на основе 0,85%-го раствора хлорида натрия составляла 1×10^{10} КОЕ/мл (по стандарту мутности McFarland). Концентрация альгината натрия подбиралась эмпирическим путем. Для сравнения брали растворы альгината натрия в минимальных рабочих концентрациях – 1, 3 и 5%. Соотношение суспензия: альгинатный гель – 1 : 5. Были сформированы альгинатные капсулы диаметром 1–4 мм с включенными в них стартовыми культурами (рис. 2), а также установлена оптимальная концентрация раствора альгината натрия (табл. 3).

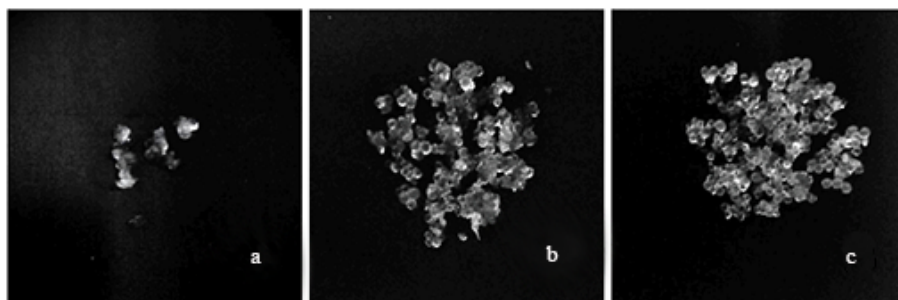


Рис. 2. Изображение микрокапсул с разными концентрациями альгината натрия: *a* – капсулы из 1%-го раствора альгината натрия; *b* – капсулы из 3%-ого раствора альгината натрия; *c* – капсулы из 5%-ого раствора альгината натрия

[Fig. 2. Image of microcapsules with different concentrations of sodium alginate: *a* – capsules from 1% sodium alginate solution; *b* – capsules from 3% sodium alginate solution; *c* – capsules from 5% sodium alginate solution]

Таблица 3 [Table 3]

Характеристика капсул с различными концентрациями альгината натрия
[Characterization of capsules with different concentrations of sodium alginate]

Концентрация альгината натрия в смеси, % [The concentration of sodium alginate in the mixture, %]	Характеристика полученных капсул [Characteristics of the obtained capsules]
1,0	Капсулы формируются плохо; концентрации альгината недостаточно для формирования капсул; капсулы прозрачные
3,0	Капсулы формируются хорошо; диаметр капсул – 2–4 мм; капсулы сферической формы, но поверхность неоднородная; немного приплюснуты; капсулы молочного цвета
5,0	Капсулы формируются хорошо, диаметр капсул – 1–2 мм, капсулы имеют строго сферическую форму; поверхность однородная; капсулы молочного цвета

По результатам визуального сравнительного анализа наиболее предпочтительным является использование 5%-го раствора альгината натрия, так

как при этом образуются прочные сферические капсулы с включенными в них стартовыми культурами.

При этом несмотря на то, что альгинату натрия свойственно образовывать необратимые гели даже при низких температурах (холодный раствор соли кальция), рекомендуется нагревать раствор соли до 35–40 °С, так как при данных температурных режимах процесс гелеобразования протекает интенсивнее. Следует также отметить, что после двукратной отмывки готовых капсул стерильной дистиллированной водой капсулы могут быть лиофилизированы. Срок хранения таких капсул при –20 °С не более 12 мес.

Chandranouli et al. [21] изучали жизнеспособность *L. acidophilus*, инкапсулированных при различных концентрациях альгината кальция – 0,5; 1,8 и 2% в присутствии желудочного сока (рН 2,0). Наиболее высокие значения выживаемости клеток получены для капсул с 2%-ным раствором альгината кальция – 1×10^6 КОЕ/г, что было определено методом аэробного посева на чашках Петри.

В другом исследовании Özer et al. [22] микрокапсулировали *Lactobacillus acidophilus* в 2% альгинатный гель, использовали при производстве белого сыра методом экструзии и анализировали его в течение 90 дней хранения при температуре 4 °С, получив высокое значение жизнеспособных клеток – 1×10^6 КОЕ/г методом аэробного посева.

Оценка термостабильности капсул. Выработка вареных колбас. На следующем этапе планировалась выработка вареной колбасы с микрокапсулированными стартовыми культурами. Известно, что технология производства вареных колбасных изделий на одном из технологических этапов включает термическую обработку колбасных батонов: 90–95 °С для стадии обжарки и 75–85 °С для стадии варки. При достижении температуры 72 °С в центре батона продукт считается готовым. В обычных условиях такая температура губительна для большинства микроорганизмов: происходит коагуляция белковых компонентов микробной клетки и ее обезвоживание. Так, Todorov et al. в своем исследовании отмечали, что при температуре выше 50 °С рост молочнокислых бактерий значительно снижается ввиду денатурации белковых компонентов клетки [23, 24]. Тем не менее Pérez-Chabela et al. выделили штаммы *L. plantarum*, *L. curvatus*, *P. pentosaceus* и *P. acidilactici* из вареных колбасных изделий, что подтверждает факт их выживания после тепловой обработки до 70 °С [25]. В их исследовании данные штаммы подвергались нагреванию при температуре 70 °С в течение 60 мин. Жизнеспособность клеток при этом сохранилась.

В результате инкубации чашек с микрокапсулированными штаммами выявлено, что жизнеспособность после термообработки сохранили не все исследуемые штаммы. Так, зафиксировано образование зон просветления в опытных чашках с термообработанными капсулами, содержащими штаммы *P. acidilactici* 38, *P. pentosaceus* 28 и *L. acidophilus* AT-41 (рис. 3). Из 10 инкубируемых в агаре капсул зоны просветления образовались вокруг 8, 9 и 7-х капсул соответственно (в контрольных чашках зоны просветления образовались вокруг всех 10 капсул). Доля выживаемости составила

70–90%. В опытных чашках с микрокапсулированными штаммами *L. sakei* 105, *L. curvatus* 1, *L. sakei* 103, *L. curvatus* 2 и *S. carnosus* 111-2 возникли зоны просветления вокруг 4, 6, 6, 5 и 3-х капсул соответственно. Доля выживаемости составила 30–60 %.

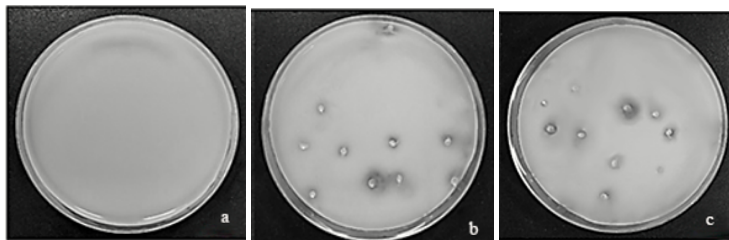


Рис. 3. Картина зон просветления вокруг микрокапсул на меловом агаре: *a* – контрольная чашка с меловым агаром; *b* – чашка с микрокапсулированным штаммом *Lactobacillus acidophilus* AT-41 до термообработки; *c* – чашка с микрокапсулированным штаммом *Lactobacillus acidophilus* AT-41 после термообработки

[Fig. 3. Pattern of clearing zones around microcapsules on chalk agar: *a* - control plate with chalk agar; *b* - plate with microencapsulated *Lactobacillus acidophilus* AT-41 strain before heat treatment; *c* - plate with microencapsulated *Lactobacillus acidophilus* AT-41 strain after heat treatment]

Так, в исследовании, проведенном Kim et al. [26], получены положительные результаты для *L. acidophilus* ATCC 43121, инкапсулированных в 2% альгинатный гель капельным методом. При термической обработке и при воздействии в модели желудочно-кишечного тракта *in vitro* капсулы проявляли устойчивость, а внесенные клетки сохраняли свою жизнеспособность. Так, количество клеток после обработки сохранялось на первоначальном уровне – 1×10^6 КОЕ/г (метод аэробного посева). В работе Mona et al. [27] выявлено, что жизнеспособность клеток *L. plantarum*, инкапсулированных в 3%-ных альгинатный гель и прогретых до 65 °С, составляла 1×10^6 КОЕ/г (метод аэробного посева).

Протеомное исследование. Для выработанных в полупроизводственных условиях ФГБОУ ВО «МГУПП» вареных колбас с внесенными в рецептуру микрокапсулированными стартовыми культурами проведено исследование белкового профиля. Первый образец представлял исходный колбасный фарш (Ф), второй – контрольный образец вареной колбасы без добавления стартовых культур (К), а в остальные шесть добавляли капсулированные композиции различных стартовых культур: О1 – образец с композицией из *L. sakei* 105 + *P. pentosaceus* 28 + *S. carnosus* 111-2 (1:1:1), О2 – образец с композицией + *L. acidilactici* (1:1), О3 – образец с культурой *L. acidilactici* AT-41, О4 – образец с культурой *P. pentosaceus* 28, О5 – образец с культурой *L. sakei* 105, О6 – образец с культурой *S. carnosus* 111-2.

При окрашивании геля красителем СВВ R-250 особых отличий в электрофореграмме не выявлено. На рис. 4 представлены ДЭ исходного фарша, контрольного образца вареной колбасы и одного из опытных образцов, обработанного композицией. Отмечается некоторое общее уменьшение

белкового материала по сравнению с исходным фаршем. Часть белков под воздействием микрокапсулированных стартовых культур и термообработки, возможно, переходила в низкомолекулярные компоненты, не детектируемые на 2ДЭ-электро-фореграмме. Результаты идентификации представлены в табл. 4. Согласно полученным данным, фракция № 1 оказалась С-концевым фрагментом мышечной креатинфосфокиназы. В исходном фарше она практически не детектировалась, в контрольной колбасе она явно увеличилась, очевидно, вследствие термических изменений структуры актомиозинового комплекса. В остальных образцах ее количество было сопоставимо с контрольным образцом за исключением образца О4, где количество оказалось минимальным, сопоставимым с исходным фаршем, что могло явиться результатом действия использования соответствующей комбинации стартовых культур именно на креатинфосфокиназу.

Фракции № 2, 18 и 19: № 2 идентифицирована как кофилин 2. Термообработка привела к его уменьшению, но в образцах О3, О5 и О6 его количество сохранилось на уровне исходного фарша. № 18 – фрагменты овотрансферрина куриного яйца и α В кристаллина. Фрагменты кристаллина – стандартный продукт автолиза мышечных тканей и результатов термообработки, а во фракции № 19 обнаружен еще один фрагмент, но другой, мышечной креатинфосфокиназы. В образцах О5 и О6 количество выявленных фракций было больше, чем в фарше и контрольном образце, что показывает специфичность действия этих композиций на конкретные белковые структуры.

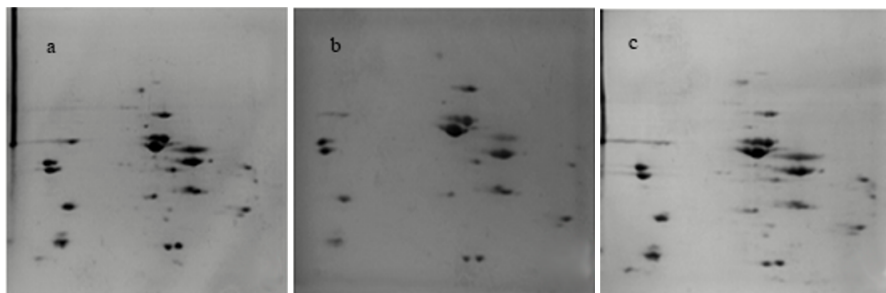


Рис. 4. 2ДЭ-электрофореграммы образцов вареных колбас: *a* – 2ДЭ-электрофореграмма исходного фарша; *b* – 2ДЭ-электрофореграмма контрольного образца; *c* – 2ДЭ-электрофореграмма опытного образца О2. Окрашивание СВВ R-250
[Fig. 4. 2DE electropherograms of boiled sausage samples: *a* – 2DE electropherogram of the original minced meat; *b* – 2DE electropherogram of the control sample; *c* – 2DE electropherogram of the O2 test sample. Staining SVV R-250]

Для фракции № 3 – легкой цепи миозина медленного типа 6В можно отметить нарастание количества после термообработки и обработки стартовыми культурами, кроме образца О3, что, очевидно, обусловлено воздействием на структуры актомиозинового комплекса.

№ 4 – фрагмент ENO1. В контроле (после термообработки) его количество уменьшается примерно вдвое по сравнению с исходным фаршем, но в образцах О1, О2, О4 оно сопоставимо с исходным фаршем, а в образцах

ОЗ, О5, О6 образование этого фрагмента находится на уровне термообработанного контроля.

Фракции № 6–9 идентифицированы как разные изоформы тропонинов I, в основном быстрого типа. В образцах О2, О5 и О6 их количество начинает существенно снижаться, кроме этого, во фракции № 9 начинает дегтектироваться и фрагмент белка, включающего PDZ домен.

Фракции № 10–11 оказались фрагментами а.п. 71–184 глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназы. Термообработка вела к увеличению количества этих фрагментов, за исключением образцов О5 и О6, где их количество находилось на уровне исходного фарша.

№ 12, 16 – регуляторная легкая цепь миозина 2. Наблюдалось определенное количественное уменьшение при термообработке и особенно выраженное в образце О5. Кроме этого, впервые выявлено фосфорилирование по позиции 16S, ранее документально не доказанное. В образцах О4 и О6 явно увеличилось количество аденилаткиназы 1 (№ 13).

На фоне термообработки также наблюдалось увеличение количества медленного тропонина I (№ 15) и быстрого тропонина Т, которые активно разрушались в образцах ОЗ и О6.

В целом можно отметить, что культуры, использованные в образцах № О1, ОЗ, О5 и О6, активно взаимодействуют с белками актомиозинового комплекса. А в образце О4 использованная культура в первую очередь затрагивает ферменты энергетического обмена.

Можно предположить, что использование альгинатных микрокапсул несколько замедляет процесс ферментации мясной продукции. Для большего эффекта, очевидно, надо увеличивать вносимую дозу препаратов.

Таблица 4 [Table 4]

Результаты масс-спектрометрической идентификации (MALDI-TOF MS и MS / MS) ряда избранных фракций белков из исследованных образцов вареной колбасы

[Results of mass spectrometric identification (MALDI-TOF MS and MS/MS) of a number of selected protein fractions from the studied samples of boiled sausage]

№	Наименование белка (символ гена) [Name of the protein (gene symbol)]	Номера в Protein NCBI или SwissProt [Numbers in Protein NCBI or SwissProt]	S / M/ C	Мм/pI (эксп.) [Мм/pI (exp.)]	Мм/pI (расчет.) [Мм/pI (calc.)]
1	Смесь фрагментов С-концевой части молекулы мышечной креатинфосфокиназы; Creatine kinase M-type (CKM) <i>Bos taurus</i> и <i>Sus scrofa</i>	KCRM_BOVIN	102/9/21	17,0/8,00	43,0/6,63
		KCRM_PIG	102/9/21		43,0/6,61
2	Смесь фрагментов кофилина 2; Cofilin-2 (CFL2) + Acetyl (Protein N-term) <i>Bos Taurus</i> и Cofilin-2 (CFL2) + Acetyl (Protein N-term) <i>Sus scrofa</i>	COF2_BOVIN	70/7/36	17,0/6,40	18,7/7,66
		COF2_PIG	70/7/36		18,7/7,66

№	Наименование белка (символ гена) [Name of the protein (gene symbol)]	Номера в Protein NCBI или SwissProt [Numbers in Protein NCBI or SwissProt]	S / M/ C	Мм/pI (эксп.) [Мм/pI (exp.)]	Мм/pI (расчет.) [Мм/pI (calc.)]
3	Неохарактеризованный белок; Uncharacterized protein (MYL6B) семейства легких цепей миозина <i>Sus scrofa</i>	F1SM01	140/21/72	25,0/5,90	24,0/5,53
4	Фрагмент а.п. 10-434 енолазы 1; Enolase 1 (ENO1) <i>Sus scrofa</i>	A0A287B6S5	267/25/64	45,0/6,00	47,4/6,17
5	Легкая цепь миозина 6; Myosin light polypeptide 6 (MYL6B) <i>Sus scrofa</i>	F1SM01	233/19/85	25,0/5,90	24,0/5,53
6	Быстрый скелетный тропонин I2; Troponin I2, fast skeletal type (TNNI2) <i>Bos taurus</i>	F6QIC1	189/25/56	21,0/9,30	21,0/9,30
7	Быстрый скелетный тропонин I2; Troponin I2, fast skeletal type (TNNI2) <i>Bos taurus</i>	F6QIC1	74/8/30	21,5/8,90	21,0/9,30
8	Тропонин I; Troponin I (TNNI2) <i>Sus scrofa</i>	Q4JH15	281/37/67	21,5/9,35	21,3/9,02
9	Тропонин I; Troponin I (TNNI2) <i>Sus scrofa</i> с примесью фрагмента бел- ка, включающего PDZ домен; PDZ domain-containing protein (PDLIM7) (2) <i>Sus scrofa</i>	Q4JH15 A0A287AZ96	128/22/51 63/3/15	21,5/9,05	21,3/9,02 25,2/9,65
10	Смесь фрагмента а.п. 71-184 гли- церальдегид-3-фосфат дегидроге- назы; Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) (2) <i>Sus scrofa</i> и фрагмента а.п. 71-184 Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) (2) <i>Bos taurus</i>	G3P_PIG G3P_BOVIN	67/4/11 65/4/11	22,5/9,10	35,8,8,51 35,8/8,50
11	Смесь фрагмента а.п. 71-184 глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназы; Glyceraldehyde-3- phosphate dehydrogenase (GAPDH) (2) <i>Sus scrofa</i> и фрагмента а.п. 71-184 Glyceraldehyde-3-phosphate dehydro- genase (GAPDH) (2) <i>Bos Taurus</i>	G3P_PIG G3P_BOVIN	70/6/17 67/4/11	22,5/9,30	35,8,8,51 35,8/8,50
12	Смесь регуляторной легкой цепи миозина 2; Myosin regulatory light chain 2, skeletal muscle isoform (MYLPF) (1) <i>Bos Taurus</i> и Myosin regulatory light chain 2 (MYLPF) (1) + Phospho (16S) <i>Sus scrofa</i>	A0A452DJW7 Q5XLD2	345/25/89 386/36/88	19,0/4,85	19,0/4,67 19,0/4,90
13	Смесь аденилат киназы; Adenylate kinase isoenzyme 1 (AK1) (1) <i>Sus scrofa</i> и adenylate kinase isoenzyme 1 <i>Bos taurus</i> (AK1) (1)	P00571 P00570	464/34/89 292/26/77	22,0/7,60	21,6/8,38 21,6/8,40

№	Наименование белка (символ гена) [Name of the protein (gene symbol)]	Номера в Protein NCBI или SwissProt [Numbers in Protein NCBI or SwissProt]	S / M/ C	Мм/pI (эксп.) [Мм/pI (exp.)]	Мм/pI (расчет.) [Мм/pI (calc.)]
14	Смесь αВ кристаллина; Alpha-crystallin B chain (CRYAB)+ Acetyl (Protein N-term) <i>Sus scrofa</i> и Alpha-crystallin B chain (CRYAB) + Acetyl (Protein N-term) <i>Bos taurus</i>	CRYAB_PIG	162/16/78	20,0/7,70	20,1/6,76
		CRYAB_BOVIN	141/16/78		20,0/6,76
15	Смесь тропонина II; Troponin II, slow skeletal type (TNNI1) <i>Bos taurus</i> и Troponin I (TNNI1) <i>Sus scrofa</i>	G3MYN5	115/15/58	22,0/9,30	21,7/9,73
		B3VCE8	129/16/60		21,6/9,61
16	Смесь регуляторной легкой цепи миозина 2; Myosin regulatory light chain 2 (MYLPF) (1) <i>Sus scrofa</i> + Phospho (16S) <i>Sus scrofa</i> и Myosin regulatory light chain 2, skeletal muscle isoform (MYLPF) <i>Bos taurus</i>	Q5XLD2	234/43/95	19,0/4,85	19,0/4,90
		A0A452DJW7	186/34/95		18,9/4,67
17	Смесь тропонина Т быстрых скелетных мышц; Troponin T, fast skeletal muscle (TNNT3) (2) <i>Sus scrofa</i> и фрагмента Troponin T, fast skeletal muscle (TNNT3) <i>Bos taurus</i>	Q75NG7	82/14/36	30,0/8,90	30,7/8,69
		A0A3S5ZPW3	90/15/33		40,2/9,34
18	Фрагмент овотрансферрина куриного яйца; Ovotransferrin (TF) (2) <i>Gallus gallus</i> и фрагмент без С-конца αВ кристаллина; Alpha-crystallin B chain (CRYAB)+ Acetyl (Protein N-term) <i>Sus scrofa</i>	TRFE_CHICK	188/30/45	19,0/6,50	80,0/6,85
		CRYAB_PIG	154/17/85		20,0/6,76
19	Смесь фрагментов αВ кристаллина; Alpha-crystallin B chain (CRYAB) <i>Bos Taurus</i> , Alpha-crystallin B chain (CRYAB) <i>Sus scrofa</i> , мышечной креатинфосфокиназы; Creatine kinase M-type (CKM) (1) <i>Bos Taurus</i> и овотрансферрина; Ovotransferrin (TF) (1) <i>Gallus gallus</i>	CRYAB_BOVIN	265/32/95	19,5/6,50	20,0/6,76
		CRYAB_PIG	251/31/94		20,1/6,76
		KCRM_BOVIN	118/8/32		43,0/6,63
		TRFE_CHICK	119/5/12		80,0/6,85

Заключение

1. Проведен подбор стартовых культур для микрокапсулирования. В качестве исследуемых культур выбраны *L. sakei* 105, *L. acidophilus* AT-41, *L. curvatus* 1, *L. sakei* 103, *L. curvatus* 2, *P. acidilactici* 38, *P. pentosaceus* 28, *S. carnosus* 111-2.

2. Проведено исследование генов протеиназ методом ПЦР. Установлено наличие у штаммов *P. acidilactici* 38 и *P. pentosaceus* 28 протеолитических генов PRTB10/PRTB20 (597 п.н.) и P15C/P06C, а у штамма *L. acidophilus* AT-45 – генов Jp23 /Jp25 (1034 п.н.) и prt2/IP6Xba (1052 п.н.). У штамма *S. carnosus* 111-2 также детектируются гены семейства prt2/IP6Xba (1052 п.н.).

3. Осуществлен подбор условий и проведено микрокапсулирование стартовых культур. Микрокапсулирование проводили в растворе 5%-го альгината натрия при 35–40 °С в течение 30 мин.

4. Исследована термостабильность микрокапсул: к нагреву до 72 °С. После тепловой обработки микрокапсулированные штаммы на 30–90 % сохраняли свою активность, что определено по зонам просветления вокруг капсул на меловом агаре за счет нейтрализации кальция молочной кислотой.

5. В полупроизводственных условиях выработаны вареные колбасы с включением в рецептуру микрокапсулированных стартовых культур. Протеомное исследование образцов вареных колбас показало взаимодействие некоторых микрокапсулированных штаммов с белками актомиозинового комплекса. Микрокапсулированный штамм *P. pentosaceus* 28 оказывал существенное воздействие на мышечнотканые ферменты энергетического обмена – мышечную креатинфосфаткиназу, енолазу и аденилаткиназу.

Список источников

1. Liebich VOL.J., Avrutina O., Habermann J., Hillscher L.M., Langhans M., Meckel T., Biesalski M., Kolmar H. Toward fabrication of bioactive papers: covalent immobilization of peptides and proteins. *Biomacromolecules*. 2021. Vol. 22, № 7. PP. 2954–2962. doi: 10.1021/acs.biomac.1c00354
2. Udenigwe C.C. Bioinformatics approaches, prospects and challenges of food bioactive peptide research. *Trends of Food Science and Technol.* 2014. Vol. 36. PP. 134–143. doi: 10.1016/j.tifs.2014.02.004
3. Venegas-Ortega M., Flores-Gallegos A., Martínez-Hernández J., Aguilar C., Nevárez-Moorillón G. Production of bioactive peptides from lactic acid bacteria: A sustainable approach for healthier foods // *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2019. Vol. 18, № 4. PP. 1039–1051. doi: 10.1111/1541-4337.12455
4. Чернуха И.М., Машенцева Н.Г., Вострикова Н.Л., Ковалев Л.И., Ковалева М.А., Афанасьев Д.А. Образование биологически активных пептидов в мясном сыре под влиянием лизатов стартовых бактериальных культур // *Сельскохозяйственная биология*. 2020. В. 55, № 6. С. 1182–1203. doi: 10.15389/agrobiology.2020.6.1182rus
5. Vukotic G., Mirkovic N., Jovic B., Miljkovic M., Strahinic I., Fira D., Radulovic Z., Kojic M. Proteinase PrtP impairs lactococcal LcnB activity in *Lactococcus lactis* BGMN1-501 // *New insights into bacteriocin regulation. Frontiers in Microbiology*. 2015. № 6. P. 92. doi: 10.3389/fmicb.2015.00092
6. Agyei D., Danquah M. Industrial-scale manufacturing of pharmaceutical-grade bioactive peptides // *Biotechnology Advances*. 2011. Vol. 29, № 3. PP. 272–277. doi: 10.1016/j.biotechadv.2011.01.001
7. Hu B., Ting Y., Yang X., Tang W., Zeng X., Huang Q. Nanochemoprevention by encapsulation of (-)-epigallocatechin-3-gallate with bioactive peptides/chitosan nanoparticles for enhancement of its bioavailability // *Chemical Communications*. 2012. Vol. 48, № 18. PP. 2421–2423. doi: 10.1039/C2CC17295J
8. Gu Y., Majumder K., Wu J. QSAR-aided *in silico* approach in evaluation of food proteins as precursors of ACE inhibitory peptides // *Food Research International*. 2011. Vol. 44, № 8. PP. 2465–2474. doi: 10.1016/j.foodres.2011.01.051
9. Chakrabarti S., Guha S., Majumder K. Food-derived bioactive peptides in human health: challenges and opportunities // *Nutrients*. 2010. Vol. 10, № 11. P. 1738. doi: 10.3390/nu10111738

10. Mahmoud M., Abdallah N., El-Shafeia K., Tawfika N., El-Sayed H. Survivability of alginate-microencapsulated *Lactobacillus plantarum* during storage, simulated food processing and gastrointestinal conditions // Heliyon. 2020. Vol. 6, № 3. P. e03541. doi: 10.1016/j.heliyon.2020.e03541
11. Ji R., Wu J., Zhang J., Wang T., Zhang X., Shao L., Chen D., Wang J. Extending viability of *Bifidobacterium longum* in chitosan-coated alginate microcapsules using emulsification and internal gelation encapsulation technology // Frontiers in Microbiology. 2019. № 10. PP. 1–10. doi: 10.3389/fmicb.2019.01389
12. De Man J.C., Rogosa M.A., Sharpe E. A medium for the cultivation of *Lactobacilli* // Journal of Applied Microbiology. 2008. Vol. 23. PP. 130–135. doi: 10.1111/j.1365-2672.1960.tb00188.x
13. Ковалев Л.И., Шишкин С.С., Ковалева М.А., Иванов А.В., Вострикова Н.Л., Чернуха И.М. Протеомное изучение белков в образцах свинины и выработанных из нее мясных продуктах // Всё о мясе. 2013. № 3. С. 32–34.
14. Афанасьев Д.А., Клабукова Д.Л., Машенцева Н.Г., Ахремко А.Г., Куликовский А.В., Чернуха И.М. Влияние стартовых культур на технологические и биохимические показатели сырокопченых колбас // Мясная индустрия. 2016. № 12. С. 18–22
15. Афанасьев Д.А., Машенцева Н.Г., Чернуха И.М. Биологически активные пептиды как продукт микробной ферментации мясного сырья и готовых мясных продуктов // Пищевая промышленность. 2019. № 4. С. 20–22. doi: 10.24411/0235-2486-2019-10009
16. Strahinic I., Kojic M., Tolinacki M., Fira D., Topisirovic L. The presence of prtP proteinase gene in natural isolate *Lactobacillus plantarum* BGSJ3-18 // Letters and Applied Microbiology. 2010. № 50. PP. 43–49. doi: 10.1111/j.1472-765X.2009.02748.x
17. Kojic M., Fire D., Banina A., Topisirovic L. Characterization of the cell wall-bound proteinase of *Lactobacillus casei* HN14 // Applied and Environmental Microbiology. 1991. № 57. PP. 1753–1757. doi: 10.1128/AEM.57.6.1753-1757.1991
18. Holck A., Naes H. Cloning, sequencing and expression of the gene encoding the cell-envelope-associated proteinase from *Lactobacillus paracasei* subsp. *paracasei* NCDO 151 // Microbial Genomic. 1992. № 38. PP. 1353–1364. doi: 10.1099/00221287-138-7-1353
19. Gilbert C., Danielle A., Blanc B., Portailer R., Germond J.E., Lapiere L., Mollet B. A new cell surface proteinase – sequencing and analysis of the prtB gene from *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* // Journal of Bacteriology. 1996. № 178. PP. 3059–3065. doi: 10.1128/jb.178.11.3059-3065.1996
20. Zhang W.Y., Chen Y.F., Zhao W.J., Kwok L.Y., Zhang H.P. Gene expression of proteolytic system of *Lactobacillus helveticus* H9 during milk fermentation // Annals of Microbiology. 2015. Vol. 65, № 2. PP. 1171–1175. doi: 10.1007/s13213-014-0902-3
21. Chandramouli V., Kailasapathy K., Peiris P., Jones M. An improved method of microencapsulation and its evaluation to protect *Lactobacillus* spp. in simulated gastric conditions // Journal of Microbiological Methods. 2004. Vol. 56, № 1. PP. 27–35. doi: 10.1016/J.MIMET.2003.09.002
22. Özer B., Kirmaci H., Şenel E., Atamer M., Hayaloglu A.A. Improving the viability of *Bifidobacterium bifidum* BB-12 and *Lactobacillus acidophilus* LA-5 in white-brined cheese by microencapsulation // International Dairy Journal. 2009. Vol. 19, № 1. PP. 22–29. doi: 10.1016/j.idairyj.2008.07.001
23. Cebrián G., Condón S. Physiology of the inactivation of vegetative bacteria by thermal treatments: mode of action, influence of environmental factors and inactivation kinetics // Foods. 2017. Vol. 6, № 12. P. 107. doi: 10.3390/foods6120107
24. Todorov S.D., Stojanovski S., Iliev I., Moncheva P., Nero L.A., Ivanova I.V. Technology and safety assessment for lactic acid bacteria isolated from traditional Bulgarian fermented meat product "lukanka" // Brazilian Journal of Microbiology. 2017. Vol. 48, № 3. PP. 576–586. doi: 10.1016/j.bjm.2017.02.005

25. Ramirez-Chavarin N., Wachter C., Carlos E., Pérez-Chabela M.L. Probiotic potential of thermotolerant lactic acid bacteria strains isolated from cooked meat products // *International Food Research Journal*. 2013. Vol. 20, № 2. PP. 991–1000.
26. Kim S.J., Cho S., Kim S., Song O., Shin I., Cha D., Park H. Effect of microencapsulation on viability and other characteristics in *Lactobacillus acidophilus* ATCC 43121 // *LWT – Food Science and Technology*. 2008. Vol. 41, № 3. PP. 493–500. doi: 10.1016/j.lwt.2007.03.025
27. Mahmoud M., Abdallah N., El-Shafei K., Tawfik N.F., El-Sayed H.S. Survivability of alginate-microencapsulated *Lactobacillus plantarum* during storage, simulated food processing and gastrointestinal conditions // *Heliyon*. 2020. Vol. 6, № 3. PP. E03541. doi: 10.1016/j.heliyon.2020.e03541

References

1. Liebich VJ, Avrutina O, Habermann J, Hillscher LM, Langhans M, Meckel T, Biesalski M, Kolmar H. Toward fabrication of bioactive papers: covalent immobilization of peptides and proteins. *Biomacromolecules*. 2021;22(7):2954-2962. doi: 10.1021/acs.biomac.1c00354
2. Udenigwe CC. Bioinformatics approaches, prospects and challenges of food bioactive peptide research. *Trends of Food Science and Technol.* 2014;36:134-143. doi: 10.1016/j.tifs.2014.02.004
3. Venegas-Ortega M, Flores-Gallegos A, Martínez-Hernández J, Aguilar C, Nevárez-Moorillón G. Production of bioactive peptides from lactic acid bacteria: A sustainable approach for healthier foods. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2019;18(4):1039-1051. doi: 10.1111/1541-4337.12455
4. Chernukha IM, Mashentseva NG, Vostrykova NL, Kovalev LI, Kovaleva MA, Afanasev DA. Obrazovaniye biologicheskii aktivnykh peptidov v myasnom syr'ye pod vliyaniyem lizotov startovykh bakterial'nykh kul'tur. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*. 2020;55(6):1182-1203. doi: 10.15389/agrobiol.2020.6.1182rus. In Russian
5. Vukotic G, Mirkovic N, Jovic B, Miljkovic M, Strahinic I, Fira D, Radulovic Z, Kojic M. Proteinase PrtP impairs lactococcal LcnB activity in *Lactococcus lactis* BGMN1-501: New insights into bacteriocin regulation. *Frontiers in Microbiology*. 2015;6:92. doi: 10.3389/fmicb.2015.00092
6. Agvei D, Danquah M. Industrial-scale manufacturing of pharmaceutical-grade bioactive peptides. *Biotechnology Advances*. 2011;29(3):272-277. doi: 10.1016/j.biotechadv.2011.01.001
7. Hu B, Ting Y, Yang X, Tang W, Zeng X, Huang Q. Nanochemoprevention by encapsulation of (-)-epigallocatechin-3-gallate with bioactive peptides/chitosan nanoparticles for enhancement of its bioavailability. *Chemical Communications*. 2012;48(18):2421-2423. doi: 10.1039/C2CC17295J
8. Gu Y, Majumder K, Wu J. QSAR-aided *in silico* approach in evaluation of food proteins as precursors of ACE inhibitory peptides. *Food Research International*. 2011;44(8):2465-2474. doi: 10.1016/j.foodres.2011.01.051
9. Chakrabarti S, Guha S, Majumder K. Food-derived bioactive peptides in human health: challenges and opportunities. *Nutrients*. 2010;10(11):1738. doi: 10.3390/nu10111738
10. Mahmoud M, Abdallah N, El-Shafeia K, Tawfika N, El-Sayed H. Survivability of alginate-microencapsulated *Lactobacillus plantarum* during storage, simulated food processing and gastrointestinal conditions. *Heliyon*. 2020;6(3):e03541. doi: 10.1016/j.heliyon.2020.e03541.
11. Ji R, Wu J, Zhang J, Wang T, Zhang X, Shao L, Chen D, Wang J. Extending viability of *Bifidobacterium longum* in chitosan-coated alginate microcapsules using emulsification and internal gelation encapsulation technology. *Frontiers in Microbiology*. 2019;10:1-10. doi: 10.3389/fmicb.2019.01389
12. De Man JC, Rogosa MA, Sharpe E. A medium for the cultivation of *Lactobacilli* // *Journal of Applied Microbiology*. 2008;23:130-135. doi: 10.1111/j.1365-2672.1960.tb00188.x
13. Kovalev LI, Shishkin SS, Kovaleva MA, Ivanov AV, Vostrykova NL, Chernukha IM. Proteomnoye izucheniye belkov v obraztsakh svininy i vyrabotannykh iz neye myasnykh produktakh. *Vso o myase*. 2013;3:32-34. In Russian

14. Afanasev DA, Klabukova DL, Mashentseva NG, Ahremko AG, Kulikovskiy AV, Chernukha IM. Vliyaniye startovykh kul'tur na tekhnologicheskiye i biokhimicheskiye pokazateli syro-kopchenykh kolbas. *Myasnaya industriya*. 2016;12:18-22. In Russian
15. Afanasev DA, Mashentseva IM, Chernukha IM. Biologicheski aktivnyye peptidy kak produkt mikrobnoy fermentatsii myasnogo sy-r'ya i gotovykh myasnykh produktov. *Pishchevaya promyshlennost'*. 2019;4:20-22. doi: 10.24411/0235-2486-2019-10009. In Russian
16. Strahinic I, Kojic M, Tolinacki M, Fira D, Topisirovic L. The presence of prtP proteinase gene in natural isolate *Lactobacillus plantarum* BGSJ3-18. *Letters and Applied Microbiology*. 2010;50:43-49. doi: 10.1111/j.1472-765X.2009.02748.x
17. Kojic M, Fire D, Banina A, Topisirovic L. Characterization of the cell wall-bound proteinase of *Lactobacillus casei* HN14. *Applied and Environmental Microbiology*. 1991;57:1753-1757. doi: 10.1128/AEM.57.6.1753-1757.1991
18. Holck A, Naes H. Cloning, sequencing and expression of the gene encoding the cell-envelope-associated proteinase from *Lactobacillus paracasei* subsp. *paracasei* NCDO 151. *Microbial Genomic*. 1992;38:1353-1364. doi: 10.1099/00221287-138-7-1353
19. Gilbert C, Danielle A, Blanc B, Portailer R, Germond JE, Lapiere L, Mollet B. A new cell surface proteinase – sequencing and analysis of the prtB gene from *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus*. *Journal of Bacteriology*. 1996;178:3059-3065. doi: 10.1128/jb.178.11.3059-3065.1996
20. Zhang WY, Chen YF, Zhao WJ, Kwok LY, Zhang HP. Gene expression of proteolytic system of *Lactobacillus helveticus* H9 during milk fermentation. *Annals of Microbiology*. 2015;65(2):1171–1175. doi: 10.1007/s13213-014-0902-3
21. Chandramouli V, Kailasapathy K, Peiris P, Jones M. An improved method of microencapsulation and its evaluation to protect *Lactobacillus* spp. in simulated gastric conditions. *Journal of Microbiological Methods*. 2004;56(1):27-35. doi: 10.1016/J.MIMET.2003.09.002
22. Özer B, Kirmaci H, Şenel E, Atamer M, Hayaloglu AA. Improving the viability of *Bifidobacterium bifidum* BB-12 and *Lactobacillus acidophilus* LA-5 in white-brined cheese by microencapsulation. *International Dairy Journal*. 2009;19(1):22-29. doi: 10.1016/j.idairyj.2008.07.001
23. Cebrián G, Condón S. Physiology of the inactivation of vegetative bacteria by thermal treatments: mode of action, influence of environmental factors and inactivation kinetics. *Foods*. 2017;6(12):107. doi: 10.3390/foods6120107
24. Todorov SD, Stojanovski S, Iliev I, Moncheva P, Nero LA, Ivanova IVOL. Technology and safety assessment for lactic acid bacteria isolated from traditional Bulgarian fermented meat product "lukanka". *Brazilian Journal of Microbiology*. 2017;48(3):576-586. doi: 10.1016/j.bjm.2017.02.005
25. Ramirez-Chavarin N, Wachter C, Carlos E, Pérez-Chabela ML. Probiotic potential of thermotolerant lactic acid bacteria strains isolated from cooked meat products. *International Food Research Journal*. 2013;20:991-1000.
26. Kim SJ, Cho S, Kim S, Song O, Shin I, Cha D, Park H. Effect of microencapsulation on viability and other characteristics in *Lactobacillus acidophilus* ATCC 43121. *LWT - Food Science and Technology*. 2008;41(3):493-500. doi: 10.1016/j.lwt.2007.03.025
27. Mahmoud M, Abdallah N, El-Shafei K, Tawfik NF, El-Sayed HS. Survivability of alginate-microencapsulated *Lactobacillus plantarum* during storage, simulated food processing and gastrointestinal conditions. *Heliyon*. 2020;6(3):E03541. doi: 10.1016/j.heliyon.2020.e03541

Информация об авторах:

Афанасьев Дмитрий Алексеевич – аспирант Федерального научного центра пищевых систем им. В.М. Горбатова РАН (Москва, Россия).

E-mail: dmitr.afanasjew2010@yandex.ru

Чернуха Ирина Михайловна – д-р техн. наук, главный научный сотрудник Федерального научного центра пищевых систем им. В.М. Горбатова РАН (Москва, Россия).

E-mail: imcher@inbox.ru

Ганина Вера Ивановна – д-р техн. наук, ведущий научный сотрудник Проблемной научно-исследовательской лаборатории «Конструирование и внедрение продуктов и рационов персонализированного питания» Московского государственного университета технологий и управления им. К.Г. Разумовского (ПГУ) (Москва, Россия).

E-mail: vigan5428@yandex.ru

Машенцева Наталья Геннадьевна – д-р техн. наук, профессор кафедры «Биотехнология и технология продуктов биоорганического синтеза» Московского государственного университета пищевых производств (Москва, Россия).

E-mail: natali-mng@yandex.ru

Ковалев Леонид Иванович – д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник Федерального исследовательского центра биотехнологии, Института биохимии им. А.Н. Баха РАН (Москва, Россия).

E-mail: kovalyov@inbi.ras.ru

Коврижных Анна Владиславовна – магистрант кафедры «Биотехнология и технология продуктов биоорганического синтеза» Московского государственного университета пищевых производств (Москва, Россия).

E-mail: anya-1998@mail.ru

Ахангаран Махбубех – аспирант кафедры «Биотехнология и технология продуктов биоорганического синтеза» Московского государственного университета пищевых производств (Москва, Россия).

E-mail: ahangaran@hotmail.com

Гаравири Махмуд – аспирант кафедры «Биотехнология и технология продуктов биоорганического синтеза» Московского государственного университета пищевых производств (Москва, Россия).

E-mail: gharaviri@hotmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Dmitry A. Afanasev, graduate student, Gorbатов Federal Center for Food Systems RAS (Moscow, Russia).

E-mail: dmitr.afanasjew2010@yandex.ru

Irina M. Chernukha, Doct. Sci. (Technology), chief researcher, Gorbатов Federal Center for Food Systems RAS (Moscow, Russia).

E-mail: imcher@inbox.ru

Vera I. Ganina, Doct. Sci. (Technology), leading researcher, Razumovsky Moscow State University of Technology and Management (Moscow, Russia).

E-mail: vigan5428@yandex.ru

Natalya G. Mashentseva, Doct. Sci. (Technology), associate professor at the Department of Biotechnology and technology of products of bioorganic synthesis, Moscow State University of Food Production (Moscow, Russia).

E-mail: natali-mng@yandex.ru

Leonid I. Kovalev, Doct. Sci. (Biology), leading researcher, Federal Research Center for Biotechnology, Bakh Institute of Biochemistry RAS (Moscow, Russia).

E-mail: kovalyov@inbi.ras.ru

Anna V. Kovrizhnykh, master, Department of Biotechnology and technology of products of bioorganic synthesis, Moscow State University of Food Production (Moscow, Russia).

E-mail: anya-1998@mail.ru

Mahboobeh Ahangaran, graduate student, Department of Biotechnology and technology of products of bioorganic synthesis, Moscow State University of Food Production (Moscow, Russia).

E-mail: ahangaran@hotmail.com

Mahmud Gharaviri, graduate student, Department of Biotechnology and technology of products of bioorganic synthesis, Moscow State University of Food Production (Moscow, Russia).

E-mail: gharaviri@hotmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 21.06.2022;
одобрена после рецензирования 22.12.2022; принята к публикации 29.12.2022.*

*The article was submitted 21.06.2022;
approved after reviewing 22.12.2022; accepted for publication 29.12.2022.*

Научная статья
УДК 579.69:577.33
doi: 10.17223/19988591/59/3

Сорбционная способность гель-пленок функционализированной бактериальной целлюлозы по отношению к хлорамфениколу

Дарья Дмитриевна Кобер¹, Маргарита Сергеевна Рубина²,
Игорь Владимирович Эльманович³, Денис Павлович Гребенщиков⁴,
Татьяна Ильинична Громовых⁵

^{1, 2, 3} Институт элементоорганических соединений им. А.Н. Несмеева
Российской академии наук, Москва, Россия

^{4, 5} Московский политехнический университет, Москва, Россия

¹ koberdarya@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3033-228X>

² margorubina@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1480-6470>

³ elmanovich@polly.phys.msu.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2316-1459>

⁴ grebus21@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0290-4412>

⁵ gromovykhtatyana@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6943-534X>

Аннотация. В условиях жидкофазного стационарного культивирования штамма-продуцента *Gluconacetobacter hansenii* GH1/2008 (ВКПМ В-1054) на модифицированной питательной среде Hestrin-Shramm получена серия гель-пленок бактериальной целлюлозы и на ее основе деривативы, содержащие глюкуроновые фрагменты в целлюлозных волокнах. Проведена оценка сорбционной способности исходных и функционализированных гель-пленок по отношению к антибактериальному препарату хлорамфениколу.

Ключевые слова: бактериальная целлюлоза, *Gluconacetobacter hansenii*, хлорамфеникол, антибиотик, глюкуроновая кислота

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке базовой части государственного задания ФГАОУ ВО «Московский политехнический университет (проект АААА-А20-120092190052-9).

Для цитирования: Кобер Д.Д., Рубина М.С., Эльманович И.В., Гребенщиков Д.П., Громовых Т.И. Сорбционная способность гель-пленок функционализированной бактериальной целлюлозы по отношению к хлорамфениколу // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 59. С. 64–84. doi: 10.17223/19988591/59/3

Evaluation of the sorption capacity of functionalized bacterial cellulose gel films with respect to chloramphenicol

Darya D. Kober¹, Margarita S. Rubina², Igor V. Elmanovich³,
Denis P. Grebenshchikov⁴, Tatiana I. Gromovych⁵

^{1, 2, 3} A.N. Nesmeyanov Institute of Organoelement Compounds, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russian Federation

^{4, 6} Moscow Polytechnic University, Moscow, Russian Federation

¹ koberdarya@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3033-228X>

² margorubina@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1480-6470>

³ elmanovich@polly.phys.msu.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2316-1459>

⁴ grebus21@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0290-4412>

⁵ gromovykh@tatyana@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6943-534X>

Summary. Due to unique natural characteristics such as biocompatibility, non-toxicity, mechanical stability, and high moisture content, bacterial cellulose can be efficiently used for the production of new medical materials, including various wound dressings. Bacterial cellulose can be produced by bacteria of the genera *Gluconacetobacter*, *Aerobacter*, *Rhizobium* and others. Under static cultivation conditions, the producers form gel films of bacterial cellulose, which differ in their properties. Bacterial cellulose does not possess inherent antimicrobial activity; therefore, bacterial cellulose films must be further enhanced before they are used as medical materials. In order to improve the properties of BC, researchers use various modification methods to introduce antimicrobial activity. The main attention is paid to the post-synthetic modification: in this concept, in order to impart antimicrobial properties to bacterial cellulose it is saturated with antibiotics or other antibacterial and antifungal drugs. To improve the sorption properties, successful attempts were made to oxidize BC and then to saturate it with an antibiotic. The introduction of new reactive functional groups to the surface of bacterial cellulose fibers will make it possible to better control the sorption process and increase the saturation of films with antibacterial drugs. The purpose of this work was to determine the effect of bacterial cellulose treatment during oxidation in the TEMPO/NaClO/NaBr system on the properties of oxidized samples, i.e., an increase in the sorption capacity with respect to a biologically active compound. Films were obtained under conditions of stationary cultivation of the strain *Gluconacetobacter hansenii* GH 1/2008 (VKPM B-10547) on glucose and fructose carbon sources. Chloramphenicol, a broad-spectrum antibiotic, was chosen as a model antibiotic with which the films were saturated. The resulting films did not differ significantly in terms of thickness, water-holding capacity, and dry weight (see Table 1). Derivatives of BC gel films were obtained without destroying the native three-dimensional gel structure using an oxidative process catalyzed by the nitroxyl radical TEMPO (2,2,6,6-tetramethylpiperidin-1-yl)oxyl). Depending on the oxidation conditions, a series of gel films functionalized with carboxyl groups (COOH) were obtained with a total content of COOH groups varying in a wide range from 0.041 to 0.219 mmol/g (see Fig. 2B). It was shown for the first time that the content of COOH groups depends on the quality of films synthesized on various carbon sources: the maximum degree of carboxylation was noted for films synthesized by *G. hansenii* on fructose, which is apparently associated with differences in the supramolecular structure of cellulose (see Fig. 2B and 3). For the obtained gel films, the sorption capacity with respect to the antibacterial drug chloramphenicol (CP) was evaluated. A direct relationship was established between the sorption value and the amount of COOH

groups in the films. The amount of sorption of the antibiotic depends on the degree of carboxylation of the sample (see table 3). Thus, the functionalization of the surface of bacterial cellulose gel films with carboxyl groups leads to an increase in their sorption properties. Indeed, the amount of antibiotic absorbed by the oxidized films is several times higher as opposed to the non-oxidized gel films. The obtained results demonstrate the benefits of carrying out the process of oxidation of bacterial cellulose films, increasing the degree of their saturation with antimicrobial agents and the possibility of their further use for medical purposes as a dressing material.

The article contains 7 Figures, 3 Tables and 26 References.

Keywords: Bacterial cellulose, *Gluconacetobacter hansenii*, chloramphenicol, antibiotic, glucuronic acid

Funding: This work was partially supported by the basic part of the state assignment Moscow Polytechnic University (project AAAA-A20-120092190052-9).

For citation: Kober DD, Rubina MS, Elmanovich IV, Grebenschikov DP, Gromovikh TI. Evaluation of the sorption capacity of functionalized bacterial cellulose gel films with respect to chloramphenicol. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;59:64-84. doi: 10.17223/19988591/59/3

Введение

Технологии получения покровных медицинских материалов нового поколения, способствующих регенеративным процессам заживления ран, являются важным научным направлением. перевязочные ранозаживляющие материалы должны обладать набором свойств, которые будут способствовать эффективному восстановлению кожи и других тканей. Используемые с этой целью современные полимерные материалы по своей структуре и свойствам существенно отличаются от ранее применяемых волокнообразующих полимеров [1]. Благодаря уникальным природным характеристикам, таким как биосовместимость, нетоксичность, механическая стабильность и высокое содержание влаги, биополимер бактериальная целлюлоза может быть привлекательным для получения новых медицинских материалов, в том числе покровных.

Бактериальная целлюлоза (БЦ) представляет собой продукт жизнедеятельности ряда целлюлозосинтезирующих грамотрицательных и грамположительных бактерий, принадлежащих к родам *Gluconacetobacter*, *Aerobacter*, *Rhizobium*, *Sarcina*, *Azotobacter*, *Agrobacterium*, *Pseudomonas* и *Alcaligenes* [2], *Dickeya*, *Rhodobacter*, *Achromobacter*, *Salmonella* [3, 4], *Lactobacillus* [5]. Способны синтезировать бактериальную целлюлозу штаммы полученные методами генной инженерии, изначально природно не обладающие этой способностью *Escherichia coli* и *Salmonella typhimurium* [6].

В статических условиях культивирования, т.е. в отсутствие перемешивания, продуценты БЦ синтезируют гидрогель-пленки, для которых характерны высокие показатели механической прочности, отличные влагоудерживающие свойства, трехмерная волокнистая структура, прозрачность и, наконец, высокая биосовместимость с тканями человека, а также отличные показатели адгезии к кожным покровам. Кроме того, характерными осо-

бенностями полученных пленок БЦ, синтезируемых при использовании чистых культур продуцентов, являются химическая чистота (без примесей других полимеров), гибкость, возможность формирования их в любой форме и любого размера. Эти свойства делают возможным использование гидрогель-пленок БЦ в качестве ранозаживляющих повязок и носителей лекарственных препаратов, а также временного заменителя кожи при лечении ран и ожогов, обеспечивая атравматичность при удалении из раны, матриц для пролонгированной и адресной доставки лекарственных веществ [7, 8].

С целью улучшения свойств БЦ могут быть использованы различные методы модификации для устранения её недостатков, которые в основном связаны с отсутствием антимикробной активности. Основное внимание уделяется постсинтетической модификации, хотя отдельные композиты возможно получить при модификации этого полимера *in situ* в процессе биосинтеза полимера продуцентом [9]. Для того чтобы придать бактериальной целлюлозе антимикробные свойства, в настоящее время авторами было сделано много попыток насыщать ее антибиотиками и другими антибактериальными и противогрибными препаратами [10–12]. Обычно для насыщения антибиотиками используют простой метод погружения пленок БЦ в водный раствор с лекарственным препаратом. Сорбция в пленках соединений, растворенных в водных растворах, происходит вследствие развитой гидрофильной поверхности и открытой системы пор БЦ. Контроль содержания антибиотика в БЦ возможен при варьировании свойств среды, таких как значения pH, температура, ионная сила раствора, а также концентрация антибиотика, время экспозиции пленки БЦ и параметры перемешивания.

Как правило, сорбцию лекарственного препарата проводят для высушенных образцов БЦ. В этом случае параметры набухания пленок в среде, а следовательно, и параметры пористости БЦ во многом определяют содержание препарата. Между тем высушенные образцы БЦ не являются более гидрогелями (как исходная нативная пленка БЦ) и теряют свои уникальные влагоудерживающие и адгезионные свойства. Кроме того, содержание препарата в пленке в результате сорбции может быть существенно ограничено вследствие плохой растворимости антибактериальных препаратов в воде, а также недостаточно активной (с химической точки зрения) поверхности волокон целлюлозы.

Известно также, что для улучшения сорбционных свойств были приняты удачные попытки окислить БЦ [13, 14], а затем насыщать ее антибиотиком. Создание на поверхности волокон целлюлозы новых реакционноспособных функциональных групп позволит лучше контролировать процесс сорбции и повысить насыщаемость пленок антибактериальными препаратами. С этой точки зрения деривативы БЦ, содержащие карбоксильные группы (COOH) в положении C6, кажутся весьма перспективными, поскольку карбоксильные группы на поверхности БЦ могут участвовать в хемосорбции антибактериальных препаратов, реализовывая с мо-

лекулами антибиотиков взаимодействия ионного или кислотнo-основного характера [15]. Было показано, что при увеличении доли окисленных звеньев сорбционная емкость пленок БЦ по отношению к антибиотикам увеличивается [16]. Окисление углерода С6 (CH_2OH) в ангидроглюкозной единице в карбоксильную группу (COOH) фактически приводит к появлению фрагментов глюкуроновой кислоты в остове БЦ, что сказывается на увеличении скорости биodeградации пленок и улучшении их гемостатических свойств.

Существует большое количество методов по функционализации волокон целлюлозы COOH группами в результате химической обработки полисахарида. Метод окисления, основанный на действии окислительного потенциала нитроксильного радикала TEMPO (2,2,6,6-тетраметилпиперидин-1-ил)оксил) в совокупности с системой NaClO/NaBr в щелочных условиях позволяет в ходе модифицирования тщательно контролировать как селективность, так и глубину (степень) окисления целлюлозы. В зависимости от условий синтетической обработки этот метод окисления позволяет получать как дисперсии нанofибриллярной целлюлозы [17,18], так и окисленные мембраны БЦ без разрушения нативной сетчатой структуры гeль-пленок с сохранением практически значимых свойств, присущих нативной пленке [19] (механические свойства, прочность, влагоудерживающие свойства).

Интересно отметить то, что на текущий момент существует очень лимитированное количество научных работ, в которых систематически исследовался бы вопрос влияния условий культивирования микробной целлюлозы на эффективность химической модификации пленок БЦ [20,21]. Между тем нам этот вопрос кажется чрезвычайно важным, поскольку полученные в результате изысканий закономерности могут быть использованы для более тщательного контроля содержания / стабилизации / высвобождения антибиотиков при конструировании раневых повязок.

В частности, представляет интерес выяснить, существует ли взаимосвязь между ключевым параметром – свойство синтезируемых пленок на различных источниках углерода и эффективностью постсинтетической модификации. Варьирование источника углерода приводит к грандиозным изменениям не только в выходе сухой массы продукта, но и, что самое важное, ведет к изменению физико-химических свойств гидрогель-пленок в связи с различной внутренней организацией целлюлозных волокон в пленках (плотность переплетений волокон, разница в количестве слоев, упаковка и степень кристалличности). Исследования, проведенные нами ранее [22], показали, что при культивировании штамма *G. hansenii* GH 1/2008 на питательных средах с различными источниками углерода формируются пленки, имеющие различную структуру. Так, при культивировании штамма на источнике углерода глюкозе и сахарозе структура формирующихся пленок идентична и состоит из слоев, расположенных параллельно, и соответствует вертикальному направлению на расстоянии около 5 мкм для глюкозы. Пространство между слоями, в свою очередь, поделено на ячейки более тонкими перпендикулярными перегородками с харак-

терным масштабом 5 мкм. Незначительно различается структура пленок при использовании источника углерода фруктозы.

Цель настоящей работы состояла в определении влияния обработки бактериальной целлюлозы при окислении в системе TEMPO/NaClO/NaBr на свойства окисленных образцов – увеличение сорбционной ёмкости по отношению к биологически активному соединению. В работе получали гель-пленки, синтезируемые штаммом *Gluconacetobacter hansenii* GH 1/2008 на различных источниках углерода – глюкозе, фруктозе и маннозе. В качестве модельного антибиотика, которым насыщали пленки, был выбран хлорамфеникол – антибиотик широкого спектра действия.

Материалы и методы

Получение инокулята. В качестве продуцента использовали штамм *Gluconacetobacter hansenii* GH-1/2008, выделенный в 2008 г. (ВКПМ: В-10547). Инокулят готовили путем реанимации штамма с агаровой питательной среды Хестрина–Шрамма (HS) [22], имеющей следующий состав (г/л): 20 г/л глюкозы, 5 г/л пептона, 5 г/л дрожжевого экстракта, 2,7 г/л Na_2HPO_4 , 1,15 г/л лимонной кислоты $\times \text{H}_2\text{O}$, 15 г агара. Инокулят получали путем переноса единственной колонии из рабочей агаровой культуры на жидкую питательную среду Хестрина–Шрамма в колбы объемом 500 мл, содержащие 100 мл жидкой среды HS, и затем инкубировали без перемешивания при 30 °C в течение 48 ч. После инкубации полученную культуру энергично встряхивали для высвобождения иммобилизованных клеток *G. hansenii* из синтезируемой целлюлозной пленки с последующей фильтрацией суспензии культуры через стерильные сетки. Полученную суспензию клеток использовали в качестве инокулята культуры клеток для последующих экспериментов. Титр клеток в инокуляте доводили по плотности клеток $4,5\text{--}5 \times 10^8$ КОЕ/мл с использованием спектрофотометра Shimadzu UV-1601 PC, Япония.

Жидкофазное стационарное культивирование продуцента бактериальной целлюлозы *Gluconacetobacter hansenii* GH-1/2008. Для получения пленок проводили культивирование штамма *Gluconacetobacter hansenii* GH-1/2008 на модифицированной нами среде Хестрина–Шрамма (HS), содержащей в качестве источников углерода моносахариды: глюкозу, фруктозу и маннозу. Концентрация углеводов составляла 4%. Питательные среды в объеме 100 мл разливали в плоскодонные колбы объемом 250 мл, стерилизовали автоклавированием в течение 30 мин. Затем пипеткой вносили 1 мл инокулята с титром КОЕ/мл $4,5\text{--}5 \times 10^8$. Культивирование проводили в течение 5 и 7 сут при температуре 30 °C. По окончании культивирования образующийся полимер в виде гель-пленки отделяли фильтрованием от культуральной жидкости.

Определение продуктивности полимера у штамма *G. hansenii* GH-1/2008. Продуктивность синтеза бактериальной целлюлозы выражали в виде массы пленок на единицу объема культуральной среды.

Выход по сухой биомассе пленок высчитывали по формуле

$$D = \frac{m}{V} \times 1000, \quad (1)$$

где D – выход по сухой биомассе пленок, г/л; V – объем среды, мл; m – абсолютно сухая масса бактериальной целлюлозы, г.

Суточную продуктивность штамма бактериальной целлюлозы высчитывали по формуле

$$P = \frac{m}{V} \times n, \quad (2)$$

где P – удельная продуктивность штамма, г/л; V – объем среды, мл; m – абсолютно сухая масса бактериальной целлюлозы, г; n – количество суток культивирования пленок.

Определение влагоудерживающей способности пленок целлюлозы. После отмывания пленок от клеток продуцента, остатков среды и раствора RIPA, а также после получения результатов измерения сухих и мокрых дисков из пленок рассчитывали водоудерживающую способность полученных пленок по следующей формуле:

$$\text{ВУС(\%)} = \frac{m_{\text{ВО}} \times 100}{m_{\text{НВБ}}}, \quad (3)$$

где $m_{\text{ВО}}$ – масса высушенного образца бактериальной целлюлозы, г; $m_{\text{НВБ}}$ – масса невысушенного образца бактериальной целлюлозы, г.

Получение карбоксилсодержащих гель-пленок бактериальной целлюлозы. Окисление бактериальной целлюлозы проводили в условиях максимального сохранения ее нативной структуры. Модифицировали пленки в нативной гелевой форме без предварительного высушивания. С целью оптимизации процесса окисления гель-пленок и улучшения воспроизводимости сначала определяли долю абсолютно сухой массы и толщину пленки. Для модифицирования из исходных гель-пленок БЦ с помощью пробойника вырезали диски диаметром 16 мм. Полученные таким образом диски общей массой 98,5 мг (пересчет на сухую массу пленок) помещали в 50 мл деионизованной воды (рис. 1), добавляли к воде 15,4 мг TEMPO (0,1 ммоль на 1 г целлюлозы) и 101,5 мг NaBr (1 ммоль на 1 г целлюлозы).

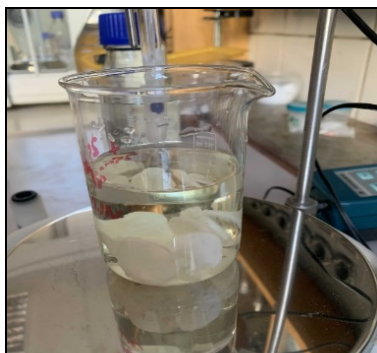


Рис. 1. Диски из гель-пленки БЦ в растворе TEMPO/NaBr/NaOCl
[Fig. 1. Discs from BC gel film in TEMPO/NaBr/NaOCl solution]

К смеси при постоянном перемешивании добавляли 13 % мас. раствор NaOCl. Реакцию проводили при комнатной температуре в течение 90 мин. При проведении реакции следили за pH раствора, чтобы значение pH не опускалось ниже 10. Для этого периодически в раствор добавляли 0,1 М NaOH. На заключительном этапе реакции в раствор добавляли 250 мкл этанола. Реакцию окисления пленок БЦ проводили при разных количествах окислителя (в расчете на 1 г сухого вещества – целлюлозы): 10, 5, 2 ммоль.

Определение содержания карбоксильных групп в образцах окисленной БЦ кондуктометрическим титрованием. Перед началом работы на кондуктометре проводили калибровку по имеющимся стандартам, проверяли показания ячейки и фиксировали показания температуры. Для кондуктометрического титрования готовили растворы 0,01 М HCl и 0,01 М NaOH. В стакан с магнитным перемешивающим элементом наливали раствор HCl объемом 25 мл и помещали заранее взвешенное количество окисленной бактериальной целлюлозы в виде дисков. Далее в раствор погружали кондуктометрический датчик и проводили титрование. По объему титрующего агента (NaOH) и показаниям кондуктометра строили кривую кондуктометрического титрования и определяли V1 и V2 (начало и конец плато).

Атомно-силовая микроскопия. Исследования морфологии пленок проводили методом атомно-силовой микроскопии (АСМ) на приборе MiltiMode Scanning Probe Microscope с контроллером NanoScope IIIa. Образцы пленок размером около 5×5 мм² закрепляли на одноразовых металлических столиках с помощью эпоксидного клея, исследования проводили в режиме прерывистого контакта с частотой сканирования 1 Гц.

ИК-спектроскопия. ИК-спектры образцов регистрировали на спектрометре Nexus (ThermoNicolet, США) в режиме пропускания с использованием окошек из NaCl в диапазоне $4000\text{--}700$ см⁻¹, разрешение 2 см⁻¹, число сканов – 64. Спектр записывали с тонких пленок, высушенных в термощкафу при 40 °С в течение суток.

Адсорбция антибиотика. Адсорбцию антибиотика хлорамфеникола (ХФ) проводили в статических условиях в фосфатно-солевом буферном растворе (0,1 М, pH 7.4) при концентрации антибиотика 100 мкг/мл при температуре 25 °С. Для этого пленки окисленной БЦ диаметром 16 мм помещали в колбы объемом 100 мл, в которых содержится 50 мл раствора ХФ. Колбы термостатировали при температуре 25 °С в течение суток в сухожаровом шкафу и далее определяли количество адсорбированного препарата.

Определение содержания хлорамфеникола. Количество сорбированного пленками БЦ антибиотика определяли по разнице концентрации антибиотика в растворе до и после сорбции. Концентрацию антибактериального препарата в растворе определяли фотометрически, измеряя оптическую плотность раствора на длине волны 274 нм в кварцевой кювете с длиной оптического пути 1 см. Незвестную концентрацию определяли по

уравнению градуировочной кривой, полученной для серии растворов антибиотика в диапазоне концентраций 5–50 мкг/мл. Содержание ХФ в пленках БЦ рассчитывали согласно уравнению

$$N(\text{мкг/мг}) = \frac{m_{\text{хф}}}{m_{\text{пл}}}, \quad (4)$$

где N – содержание хлорамфеникола, мкг/мг; $m_{\text{хф}}$ – масса адсорбированного хлорамфеникола в пленке БЦ, мкг; $m_{\text{пл}}$ – масса пленки, мг.

Статистическая обработка данных. Полученные данные обработаны с использованием параметрических критериев, данные представлены в виде средней арифметической (M) из пяти повторностей (n), стандартной ошибки среднего (mM); статистическую значимость различий оценивали по t -критерию Стьюдента ($p < 0,05$).

Результаты исследования и их обсуждение

Синтез бактериальной целлюлозы. При культивировании штамма *G. hansenii* GH-1/2008 на питательных средах с источниками углерода глюкозой и фруктозой и маннозой были получены пленки бактериальной целлюлозы, которые незначительно отличались по массе и толщине (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Характеристики пленок бактериальной целлюлозы, синтезированной штаммом *Gluconacetobacter hansenii* на источниках углерода глюкозе, фруктозе и маннозе (на 7-е сут культивирования) и на маннозе (на 14-е сут культивирования)
[Characteristics of films of bacterial cellulose synthesized by the *Gluconacetobacter hansenii* strain on the following carbon sources: glucose, fructose, and mannose (on the 7th day of cultivation) and on mannose (on the 14th day of cultivation)]

Источник углерода [Carbon source]	Фруктоза [Fructose]	Глюкоза [Glucose]	Манноза [Mannose]
Толщина, мм [Width, mm]	3,28±0,22	2,95±0,13	0,56±0,07
Масса, г [Mass, g]	15,80±0,39	14,14±0,20	4,47±0,13

Эти пленки имели плотную структуру без отделяющихся видимых фибрилл. При культивировании штамма *G. hansenii* GH-1/2008 на среде с маннозой пленки бактериальной целлюлозы начали формироваться только на 14-е сут культивирования и отличались гелеобразной структурой и незначительной массой (рис. 2, А).

Из полученных после культивирования штамма *G. hansenii* пленок (рис. 2, А) изготовлены диски диаметром 16 мм, которые в дальнейшем высушивали лиофильно и использовали для расчета влагоудерживающей способности. Внешний вид высушенных пленок после сублимационной сушки представлен на рис. 2, В. Самая высокая ВУС отмечена у пленок, синтезируемых на маннозе (табл. 2). Для пленок, синтезированных на фруктозе и глюкозе, показатели ВУС практически не различаются.

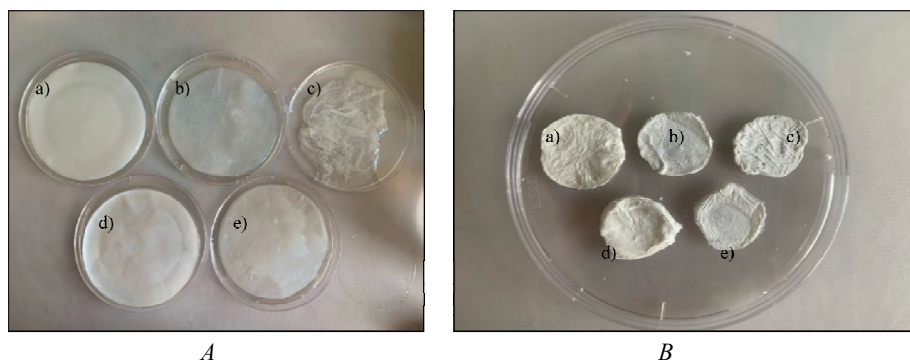


Рис. 2. Пленки бактериальной целлюлозы, синтезированной штаммом *Gluconacetobacter hansenii* на среде *Hestrin-Schramm* с различными источниками углерода (А) и высушенные диски бактериальной целлюлозы (В): а – синтезируемые на фруктозе, 7 сут; б – синтезируемые на фруктозе, 5 сут; с – синтезируемые на маннозе, 14 сут; д – синтезируемые на глюкозе, 7 сут; е – синтезируемые на глюкозе, 5 сут
[Fig. 2. (A) BC films produced by *Gluconacetobacter hansenii* on *Hestrin-Schramm* substrate with different carbon sources: а) F, 7 days; б) F, 5 days; в) G, 7 days; д) G, 5 days. (B) Dried discs from the corresponding BC films]

Таблица 2 [Table 2]

Показатели сырой и абсолютно сухой массы дисков бактериальной целлюлозы, синтезированных штаммом *Gluconacetobacter hansenii* на различных источниках углерода
[Wet and dry mass of bacterial cellulose discs synthesized by the *Gluconacetobacter hansenii* strain on various carbon sources]

Источник углерода [Carbon source]	Время культивирования, сут [Cultivation time, days]	Средняя масса сырого диска, г [Average mass of wet film, g]	Средняя масса сухого диска, г [Average mass of dried film, g]	ВУС, % [Water holding capacity, WHC, %]
Фруктоза [Fructose]	7	0,976±0,05	0,026±0,001	97,32±0,15
	5	0,532±0,02	0,015±0,001	–
Глюкоза [Glucose]	7	0,888±0,02	0,024±0,003	97,25±0,14
	5	0,507±0,01	0,014±0,002	–
Манноза [Mannose]	14	0,399±0,003	0,001±0,001	99,76±0,14

Таким образом, физические показатели гель-пленок, синтезируемых продуцентом штаммом *G. hansenii* на фруктозе и глюкозе, достоверно не различались, поэтому для дальнейшей постсинтетической модификации целесообразно было использование этих пленок.

Постсинтетическая модификация бактериальной целлюлозы. Полученные пленки бактериальной целлюлозы, синтезированные на глюкозе и фруктозе, были подвергнуты постсинтетической модификации. Выбранный в работе способ модификации с помощью ТЕМПО-катализируемой реакции отличает высокая региоселективность, что минимизирует количество побочных продуктов. Катализируемое нитроксильным радикалом окисление целлюлозы системой NaClO/NaBr в щелочных условиях приво-

дит к появлению на поверхности фибрилл карбоксилатных групп в положении С6. Ранее мы уже использовали эту синтетическую обработку для функционализации БЦ путем получения карбоксильных групп, и в качестве конечного продукта получали дисперсию окисленных нановолокон целлюлозы – синтез приводил к необратимому разрушению нативной структуры геля-пленки [18]. В этой работе мы использовали более мягкие условия обработки окислительной системой для сохранения целостности пленки.

Представлялось важным исследовать, как влияют источник углерода и толщина пленки на эффективность окисления целлюлозы. Для этого пленки, выращенные на разных источниках углерода, окисляли в одинаковых условиях и далее оценивали в каждой пленке содержание карбоксильных групп с помощью кондуктометрического титрования. Степень окисления бактериальной целлюлозы контролировали с помощью добавления разного количества гипохлорита натрия.

На рис. 3 представлены результаты исследования эффективности окисления пленок БЦ, синтезируемых на разных источниках углерода, от количества добавленного гипохлорита натрия. Как и следовало ожидать, повышение концентрации гипохлорита натрия в растворе приводит к увеличению относительного содержания карбоксильных групп в пленках БЦ, но не от массы синтезируемой пленки. Существенное влияние на количество образующихся карбоксильных групп оказывают не толщина и масса, а условия синтеза и структура пленок.

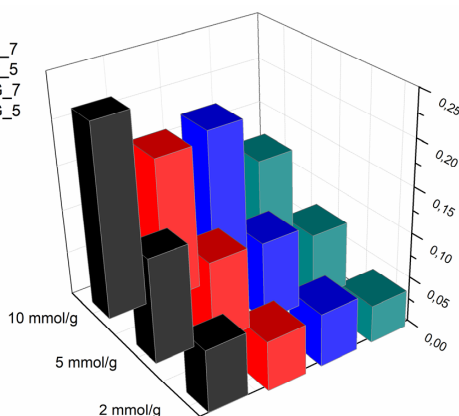


Рис. 3. Содержание карбоксильных групп в гелях-пленках бактериальной целлюлозы, выращенной на фруктозе и глюкозе и при разном времени культивирования (5 и 7 сут), после модификации окислительной системой TEMPO/NaClO/NaBr.

Стандартное отклонение для всех величин на графике не превышает 0.01. Условные обозначения: F – фруктоза, G – глюкоза. Ось Ox – количество добавленного гипохлорита натрия, ммоль/г. Ось Oy – содержание карбоксильных групп, ммоль/г

[Fig. 3. The content of carboxyl groups in gel films of bacterial cellulose grown on fructose and glucose at different cultivation times (5 and 7 days) after modification with the TEMPO/NaClO/NaBr oxidative system. The standard deviation for all values on the graph does not exceed 0.01. Symbols: F - fructose,

G – glucose. Ox axis is the amount of added sodium hypochlorite, mmol/g.

Oy axis is the content of carboxyl groups, mmol/g]

Так, содержание карбоксильных групп в пленках БЦ, синтезируемых на фруктозе, почти в два раза выше, чем в окисленных пленках, выращенных на глюкозе (см. рис. 3). Сравнение степени окисления пленок, выращенных на каждом из исследуемых источников, но при разном времени культивирования, показывает, что эффективность окисления выше у пленок с большей толщиной, полученных на 7-е сут культивирования. Следует предположить, что различающиеся показатели модификации при окислении пленок в одинаковых условиях вызваны разницей в надмолекулярной организации целлюлозы в них, о чем ранее сообщалось в работе [22]. Известно, что реакция окисления первичной спиртовой группы целлюлозного звена в положении С6 в карбоксильную группу, катализируемая нитроксильным радикалом TEMPO, происходит преимущественно на кристаллических поверхностях целлюлозы и в ее разупорядоченных доменах, не затрагивая при этом кристаллиты целлюлозы, причем это верно как для целлюлозы растительного происхождения, хлопкового линтера [23], так и для бактериальной целлюлозы [19]. Поэтому можно предположить, что доступность к окислению бактериальной целлюлозы определяется ее степенью кристалличности.

Наличие карбоксильных групп в составе бактериальной целлюлозы после воздействия на них окислительной системы TEMPO/NaClO/NaBr подтверждается данными не только химического анализа, но и ИК-спектроскопии. Исследования гелевых пленок методом ИК-спектроскопии (рис. 4) показали, что спектры исходных пленок содержат основные полосы поглощения при 1 430 (ножничные CH_2 на С6), 1 372 (деф. CH), 1 360, 1 338 (деф. OH в плоскости), 1 316 (маятниковые CH_2), 1 280 (деф. CH), 1 248 (деф. CH), 1 233 (деф. OH в плоскости на С6), 1 205 (вал. C-O в пиранозном кольце), 1 165 (деф. C-O-C в пиранозном кольце) cm^{-1} , которые характерны для структуры целлюлозы I типа [24].

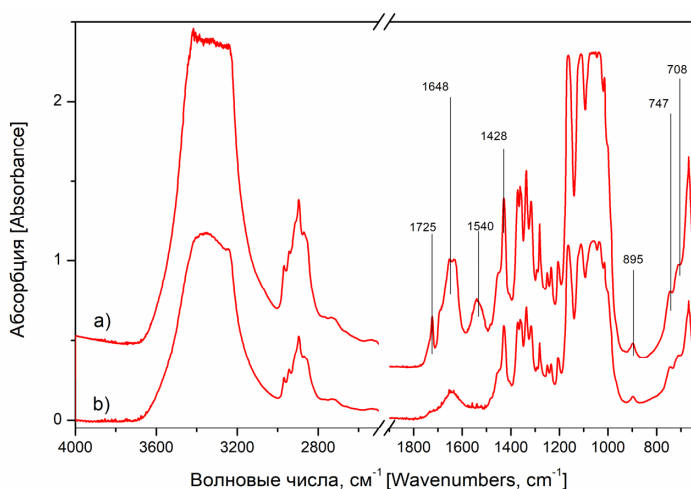


Рис. 4. ИК-спектры, зарегистрированные для исходной пленки БЦ, выращенной на глюкозе (а) и фруктозе (б) в течение 5 сут

[Fig. 4. IR spectra recorded for the initial BC film grown on (a) glucose and (b) fructose for 5 days]

Спектры также содержат полосы с максимумами около 3 345 (вал. OH) и 2 974–2 868 (деф. CH) см^{-1} . Диффузная полоса при 895 см^{-1} соответствует валентным колебаниям группы СОС в β -(1,4)-гликозидной связи. Наличие полос при 747 и 708 см^{-1} указывает на присутствие алломорфов Ia и Ib типа в кристаллической структуре целлюлозы I типа. Спектр БЦ, выращенной на глюкозе, содержит полосу в области деформационных колебаний N-H, так называемой области амид I и II (1 648 и 1 540 см^{-1}), а также колебания карбоксильной группы (1 725 см^{-1}). Эти полосы указывают на присутствие остатков протеинов из культуральной жидкости, которые, по всей видимости, не полностью удалились из пленки в результате промывания с помощью процедуры, описанной в экспериментальной части.

Анализ ИК-спектров гель-пленок бактериальной целлюлозы, обработанных окислительной системой в растворах с различной концентрацией TEMPO/NaClO/NaBr, показал значительные отличия в содержании карбоксильных групп. На рис. 5 и 6 представлены ИК-спектры, записанные для окисленных гель-пленок, на которых приведен не весь спектр, а только область 1 800–650 см^{-1} , в которой наблюдаются значительные изменения после процедуры обработки окислительной системой TEMPO/NaClO/NaBr.

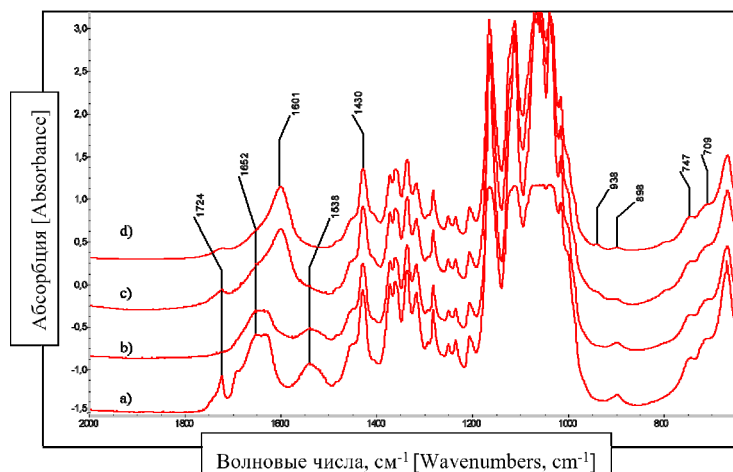


Рис. 5. ИК-спектры, зарегистрированные для исходной пленки БЦ и после окисления системой TEMPO/NaClO/NaBr при различных концентрациях гипохлорита натрия: 2 ммоль (b), 5 ммоль (c), 10 ммоль (d). Все спектры были получены для пленок, синтезируемых на глюкозе в течение 5 сут

[Fig. 5. IR spectra recorded for the initial BC film and after oxidation by the TEMPO/NaClO/NaBr system at different concentrations of sodium hypochlorite: 2 mmol (b), 5 mmol (c), 10 mmol (d). All spectra were obtained for films synthesized on glucose for 5 days]

Самое главное отличие спектров окисленной целлюлозы от исходной неокисленной – появление полосы ок. 1 600 см^{-1} , которая характерна для валентных колебаний C=O в COO^- группе. При возрастании концентрации гипохлорита натрия, используемого для окисления гель-пленок, увеличивается число карбоксильных групп в пленке, что визуально детектируется

на спектрах увеличением интенсивности полосы ок. 1600 см^{-1} . Кроме того, следует отметить, что интенсивность так называемых «примесных» полос (область амида I и амида II) значительно снижается, что указывает на то, что одновременно с окислением происходит дополнительная очистка пленок от остатков протеинов. Действительно, в работе [25] было показано, что последовательная обработка пленок БЦ водными растворами гидроксида натрия и гипохлорита натрия приводит к очищению пленок, причем без влияния на структуру целлюлозы.

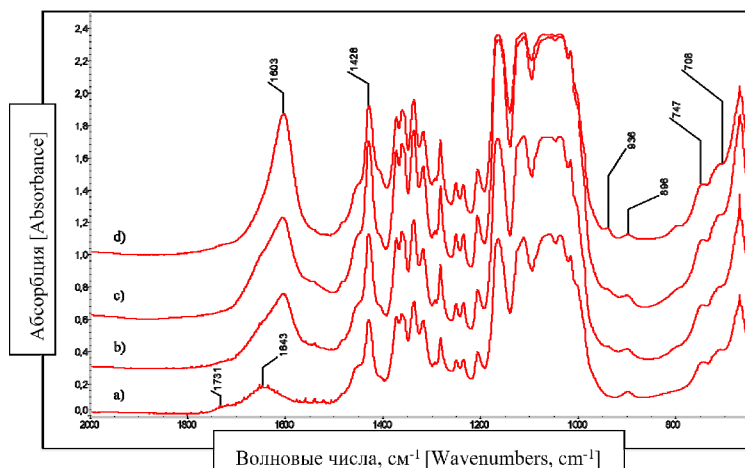


Рис. 6. ИК-спектры, полученные для исходной пленки БЦ и после окисления системой TEMPO/NaClO/NaBr при различных концентрациях гипохлорита натрия: 2 ммоль (b), 5 ммоль (c), 10 ммоль (d). Все спектры были получены для пленок, синтезируемых на фруктозе в течение 5 сут

[Fig. 6. IR spectra obtained for the initial BC film and after oxidation by the TEMPO/NaClO/NaBr system at different concentrations of sodium hypochlorite: 2 mmol (b), 5 mmol (c), 10 mmol (d). All spectra were obtained for films synthesized on fructose for 5 days]

Дальнейший анализ проводили у окисленных гель-пленок, имеющих максимальную степень карбоксилирования (синтезируемых продуцентом на фруктозе). На рис. 7 показаны АСМ изображения, полученные для пленок БЦ, обработанных в окислительной системе с различной концентрацией гипохлорита натрия. Пленки имеют фибриллярную структуру, в которой отдельные фибриллы по несколько штук переплетены в более крупные волокна. Для измерения толщины наблюдаемых структур использованы изображения, полученные методом отображения фазы (ранее такой же подход мы использовали при измерении структурных единиц, образующих пленки на основе другого полисахарида – хитозана [26]). Толщина большинства фибрилл для всех исследованных пленок лежит в диапазоне от 16 до 26 нм, незначительное число более крупных волокон составляет от 50 до 150 нм. Существенного влияния процедуры TEMPO-катализируемого окисления в исследуемом диапазоне добавлений гипохлорита натрия (2–10 ммоль) на морфологию пленок БЦ не отмечено.

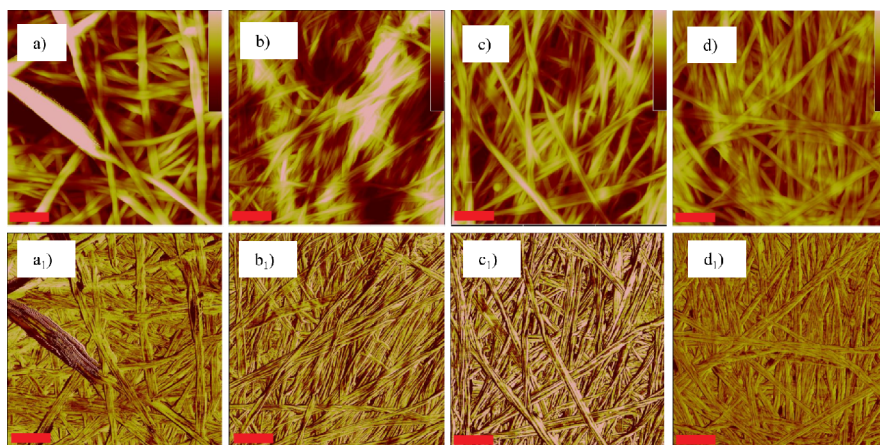


Рис. 7. Изображения атомно-силовой микроскопии, полученные для исходной пленки БЦ (a, a₁) и после окисления системой TEMPO/NaClO/NaBr при варьировании количества гипохлорита натрия: 2 ммоль (b, b₁), 5 ммоль (c, c₁), 10 ммоль (d, d₁). Все изображения были получены для пленок, выращенных на фруктозе, в течении 7 сут. Изображения a–d – развёртка по высоте, изображения a₁–d₁ – профиль фазы.

Масштаб маркер – 500 нм

[Fig. 7. Atomic force microscopy images obtained for the initial BC film (a, a₁) and after oxidation by the TEMPO/NaClO/NaBr system with varying the amount of sodium hypochlorite: 2 mmol (b, b₁), 5 mmol (c, c₁), 10 mmol (d, d₁). All images were obtained for films grown on fructose for 7 days.

Images a–d – height images, images a₁–d₁ – phase images. Scale bar - 500 nm]

Насыщение пленок антибиотиком. В табл. 3 представлены результаты анализа содержания ХФ в образцах окисленных пленок бактериальной целлюлозы.

Таблица 3 [Table 3]

Содержание хлорамфеникола в окисленных гель-пленках бактериальной целлюлозы после сорбции антибиотика из фосфатно-солевого буфера.

Условия сорбции: фосфатно-солевой буфер с pH 4, исходная концентрация антибиотика 100 мкг/мл, температура 25 °C

The content of chloramphenicol in oxidized gel films of bacterial cellulose after sorption of an antibiotic from a phosphate-salt buffer. Sorption conditions: phosphate buffered saline with pH 4, initial antibiotic concentration of 100 µg/ml, temperature 25 °C

Содержание групп COOH, ммоль/г [COOH content, mmol/g]	Содержание ХФ в пленке, мкг/мг [Chloramphenicol content in film, µg/mg]
Пленки, синтезируемые на фруктозе, – 7 сут [Films synthesized on fructose for 7 days]	
0,219	57,31±3,45
0,116	45,03±2,88
0,069	20,80±1,95
0	12,93±1,14
Пленки, синтезируемые на глюкозе, – 7 сут [Films synthesized on glucose or 7 days]	
0,175	28,73±2,15
0,089	26,47±0,87
0,058	18,93±0,81
0	10,40±0,82

Показано, что количество адсорбируемого антибиотика на разных образцах составляет от 10,40 до 57,31 мкг на 1 мг пленки БЦ, и его количество растет с увеличением содержания карбоксильных групп для пленок, вне зависимости от толщины пленки (на которую влияет время культивирования) и вне зависимости от источника углерода. Наибольшее количество антибиотика сорбируют окисленные пленки, выращенные на фруктозе. Рост содержания антибиотика в пленках с увеличением карбоксильных групп на поверхности пленок указывает на участие карбоксильных групп в сорбции и стабилизации препарата.

Анализ количества сорбированного антибиотика в исходных пленках БЦ, не подвергавшихся окислению, показал, что величина сорбции хлорамфеникола ниже, чем в пленках, подвергавшихся окислению (см. табл. 3) и составляет от 10,40 мкг/мг для пленок, синтезируемых на глюкозе, и 12,93 мкг/мг – на фруктозе. Окисление пленок привело к возрастанию содержания антибиотика по сравнению с исходной пленкой в 3–5 раз для фруктозы и в 2–3 раза для глюкозы, что полностью коррелирует с разницей в эффективности окисления для пленок, выращенных на разных источниках углерода.

Заключение

На основании полученных результатов можно выделить следующие особенности процесса постсинтетической модификации бактериальной целлюлозы. Окисление бактериальной целлюлозы в растворах TEMPO/NaClO/NaBr при варьировании концентрации добавленного гипохлорита натрия 2–10 ммоль на 1 г целлюлозы приводит к получению гель-пленок с максимально возможным содержанием карбоксильных групп 0,219 ммоль/мг. При этом доля окисленных звеньев больше у гель-пленок, синтезируемых продуцентом на среде с фруктозой, что связано с надмолекулярной структурой синтезируемых пленок. При окислении пленок в растворах TEMPO/NaClO/NaBr с различной концентрацией окислителя происходит уплотнение волокнистой сетки полимера.

Проведены исследования по насыщаемости окисленных пленок БЦ антибактериальным препаратом хлорамфениколом. Показано, что способность к сорбции антибиотика зависит от содержания карбоксильных групп на поверхности бактериальной целлюлозы.

Таким образом, функционализация поверхности гель-пленок бактериальной целлюлозы карбоксильными группами приводит к увеличению их сорбционных свойств: количество сорбированного пленками антибиотика в несколько раз превышает этот показатель в сравнении с неокисленными гель-пленками. Полученные результаты показывают целесообразность получения окисленных форм пленок бактериальной целлюлозы, повышая степень их насыщения антимикробными препаратами, и возможность их дальнейшего использования в медицинских целях как покровного материала.

Список источников

1. Yang J.A., Yeom J., Hwang B.W., Hoffman A.S., Hahn S.K. In situ-forming injectable hydrogels for regenerative medicine // *Progress in polymer science*. 2014. Vol. 39, № 12. PP. 1973–1986.
2. Jonas R., Farah L. F. Production and application of microbial cellulose // *Polymer degradation and stability*. 1998. Vol. 59, № 1–3. PP. 101–106.
3. Deinema M.H., Zevenhuizen L. Formation of cellulose fibrils by gram-negative bacteria and their role in bacterial flocculation // *Archiv für Mikrobiologie*. 1971. Vol. 78, № 1. PP. 42–57.
4. Jahn C.E., Selimi D.A., Barak J.D., Charkowski A.O. The *Dickeya dadantii* biofilm matrix consists of cellulose nanofibres, and is an emergent property dependent upon the type III secretion system and the cellulose synthesis operon // *Microbiology*. 2011. Vol. 157, № 10. PP. 2733–2744.
5. Khan H., Kadam A., Dutt D. Studies on bacterial cellulose produced by a novel strain of *Lactobacillus* genus // *Carbohydrate Polymers*. 2020. Vol. 229. P. 115513.
6. Zogaj X., Nimtz M., Rohde M., Bokranz W., Römling U. The multicellular morphotypes of *Salmonella typhimurium* and *Escherichia coli* produce cellulose as the second component of the extracellular matrix // *Molecular microbiology*. 2001. Vol. 39, № 6. PP. 1452–1463.
7. Khan S., Ul-Islam M., Ullah M.W., Zhu Y., Narayanan K.B., Han S.S., Park J.K. Fabrication Strategies and Biomedical Applications of Three-Dimensional Bacterial Cellulose-Based Scaffolds: A Review // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2022. Vol. 209. PP. 9–30.
8. Swingler S., Gupta A., Gibson H., Kowalczyk M., Heaselgrave W., Radecka I. Recent advances and applications of bacterial cellulose in biomedicine // *Polymers*. 2021. Vol. 13, № 3. P. 412.
9. Günter C.I., Machens H.G. Innovations in wound medicine // *Wound Medicine*. 2014. Vol. 4. PP. 9–12.
10. Gromovych T.I., Sadykova V.S., Lutchenko S.V., Dmitrenok A.S., Feldman N.B., Danilchuk T. N., Kashirin V.V. Bacterial cellulose synthesized by *Gluconacetobacter hansenii* for medical applications // *Applied biochemistry and microbiology*. 2017. Vol. 53, № 1. PP. 60–67.
11. Inoue B.S., Streit S., dos Santos Schneider A.L., Meier M.M. Bioactive bacterial cellulose membrane with prolonged release of chlorhexidine for dental medical application // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2020. Vol. 148. PP. 1098–1108.
12. Lemnaru G.M., Truşcă R.D., Ilie C.I., Țiplea R.E., Ficai D., Oprea O., Diţu L.M. Antibacterial activity of bacterial cellulose loaded with bacitracin and amoxicillin: In vitro studies // *Molecules*. 2020. Vol. 25, № 18. P. 4069.
13. Bychkovsky P.M., Yurkshtovich T.L., Golub N.V., Solomevich S.O., Yurkshtovich N.K., Adamchik D.A. Biological films based on oxidized bacterial Cellulose: synthesis, structure, and properties // *Polymer Science, Series B*. 2019. Vol. 61, № 4. PP. 433–441.
14. Solomevich S.O., Dmitruk E.I., Bychkovsky P.M., Nebytov A.E., Yurkshtovich T.L., Golub N.V. Fabrication of oxidized bacterial cellulose by nitrogen dioxide in chloroform/cyclohexane as a highly loaded drug carrier for sustained release of cisplatin // *Carbohydrate polymers*. 2020. Vol. 248. P. 116745.
15. Shahriari-Khalaji M., Li G., Liu L., Sattar M., Chen L., Zhong C., Hong F.F. A poly-l-lysine-bonded TEMPO-oxidized bacterial nanocellulose-based antibacterial dressing for infected wound treatment // *Carbohydrate Polymers*. 2022. Vol. 287. P. 119266.
16. Solomevich S.O., Dmitruk E.I., Aharodnikau U.E., Salamevich D.A., Bychkovsky P.M., Golub N.V., Yurkshtovich T.L. Characterization of H_3PO_4/HNO_3 -NANO₂ oxidized bacterial cellulose and its usage as a carrier for the controlled release of cephalexin // *Cellulose*. 2021. Vol. 28, № 14. PP. 9425–9439.
17. Wu C. N., Cheng K. C. Strong, thermal-stable, flexible, and transparent films by self-assembled TEMPO-oxidized bacterial cellulose nanofibers // *Cellulose*. 2017. Vol. 24, № 1. PP. 269–283.

18. Rubina M.S., Pigaleva M. A., Naumkin A. V., Gromovykh T. I. Bacterial Cellulose Film Produced by *Gluconacetobacter hansenii* as a Source Material for Oxidized Nanofibrillated Cellulose // *Doklady Physical Chemistry*. 2020. Vol. 493, № 2. PP. 127–131.
19. Luo H., Xiong G., Hu D., Ren K., Yao F., Zhu Y., Wan Y. Characterization of TEMPO-oxidized bacterial cellulose scaffolds for tissue engineering applications // *Materials Chemistry and Physics*. 2013. Vol. 143, № 1. PP. 373–379.
20. Lazarini S.C., de Aquino R., Amaral A.C., Corbi F.C., Corbi P.P., Barud H.S., Lustri W.R. Characterization of bilayer bacterial cellulose membranes with different fiber densities: a promising system for controlled release of the antibiotic ceftriaxone // *Cellulose*. 2016. Vol. 23, № 1. PP. 737–748.
21. Lazarini S.C., Yamada C., da Nóbrega T.R., Lustri W.R. Production of sphere-like bacterial cellulose in cultivation media with different carbon sources: a promising sustained release system of rifampicin // *Cellulose*. 2022. Vol. 29, № 11. P. 6077–6092.
22. Gromovykh T.I., Pigaleva M.A., Gallyamov M.O., Ivanenko I.P., Ozerova K.E., Khartanova E.P., Kiselyova O.I. Structural organization of bacterial cellulose: The origin of anisotropy and layered structures // *Carbohydrate polymers*. 2020. Vol. 237. P. 116140.
23. Saito T., Isogai A. TEMPO-mediated oxidation of native cellulose. The effect of oxidation conditions on chemical and crystal structures of the water-insoluble fractions // *Biomacromolecules*. 2004. Vol. 5, № 5. PP. 1983–1989.
24. Široký J., Blackburn R.S., Bechtold T., Taylor J., White P. Attenuated total reflectance Fourier-transform Infrared spectroscopy analysis of crystallinity changes in lyocell following continuous treatment with sodium hydroxide // *Cellulose*. 2010. Vol. 17, № 1. PP. 103–115.
25. Gea S., Reynolds C.T., Roohpour N., Wirjosentono B., Soykeabkaew N., Bilotti E., Peijs T. Investigation into the structural, morphological, mechanical and thermal behaviour of bacterial cellulose after a two-step purification process // *Bioresource technology*. 2011. Vol. 102, № 19. PP. 9105–9110.
26. Rubina M., Elmanovich I., Vasil'kov A. AFM Studies of Chitosan, Gold-Chitosan, and Silver-Chitosan Films Morphology // *Macromolecular Symposia*. 2020. Vol. 389, № 1. P. 1900068.

References

1. Yang JA, Yeom J, Hwang BW, Hoffman AS, Hahn SK. In Situ-Forming Injectable Hydrogels for Regenerative Medicine. *Progress in Polymer Science*. 2014;39(12): 1973–1986. doi: 10.1016/j.progpolymsci.2014.07.006
2. Jonas R, Farah LF. Production and application of microbial cellulose. *Polymer Degradation and Stability*. 1998;59(1-3):101-106. doi:10.1016/S0141-3910(97)00197-3
3. Deinema MH, Zevenhuizen L. Formation of cellulose fibrils by gram-negative bacteria and their role in bacterial flocculation. *Archiv für Mikrobiologie*. 1971;78(1):42-57. doi: 10.1007/BF00409087
4. Jahn CE, Selimi DA, Barak JD, Charkowski AO. The *Dickeya dadantii* biofilm matrix consists of cellulose nanofibres, and is an emergent property dependent upon the type III secretion system and the cellulose synthesis operon. *Microbiology*. 2011;157(10):2733-2744. doi: 10.1099/mic.0.051003-0
5. Khan H, Kadam A, Dutt D. Studies on bacterial cellulose produced by a novel strain of *Lactobacillus* genus. *Carbohydrate Polymers*. 2020;229:115513. doi: 10.1016/j.carbpol.2019.115513
6. Zogaj X, Nimtz M, Rohde M, Bokranz W, Römling U. The multicellular morphotypes of *Salmonella typhimurium* and *Escherichia coli* produce cellulose as the second component of the extracellular matrix. *Molecular Microbiology*. 2001;39(6):1452-1463. doi: 10.1046/j.1365-2958.2001.02337.x
7. Khan S, Ul-Islam M, Ullah MW, Zhu Y, Narayanan KB, Han SS, Park JK. Fabrication strategies and biomedical applications of three-dimensional bacterial cellulose-based

- scaffolds: A review. *International Journal of Biological Macromolecules*. 2022;209:9-30. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2022.03.191
8. Swingler S, Gupta A, Gibson H, Kowalczyk M, Heaselgrave W, Radecka I. Recent Advances and Applications of Bacterial Cellulose in Biomedicine. *Polymers*. 2021;13(3):412. doi: 10.3390/polym13030412
9. Günter CI, Machens HG. Innovations in Wound Medicine. *Wound Medicine*. 2014;4:9–12. doi: 10.1016/j.wndm.2013.11.001
10. Gromovykh TI, Sadykova VS, Lutchenko SV, Dmitrenok AS, Feldman NB, Danilchuk TN, Kashirin VV. Bacterial cellulose synthesized by *Gluconacetobacter hansenii* for medical applications. *Applied biochemistry and microbiology*. 2017;53(1):60-67. doi: 10.1134/S0003683817010094
11. Inoue BS, Streit S, dos Santos Schneider AL, Meier MM. Bioactive bacterial cellulose membrane with prolonged release of chlorhexidine for dental medical application. *International Journal of Biological Macromolecules*. 2020;148:1098–1108. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2020.01.036
12. Lemnaru GM, Truşcă RD, Ilie CI, Țiplea RE, Ficăi D, Oprea O, Diţu LM. Antibacterial Activity of Bacterial Cellulose Loaded with Bacitracin and Amoxicillin: In Vitro Studies. *Molecules*. 2020;25(18):4069. doi: 10.3390/molecules25184069
13. Bychkovsky PM, Yurkshtovich TL, Golub NV, Solomevich SO, Yurkshtovich NK, Adamchik DA. Biological Films Based on Oxidized Bacterial Cellulose: Synthesis, Structure, and Properties. *Polymer Science, Series B: Chemistry*. 2019;61(4):433–441. doi: 10.1134/S156009041904002X
14. Solomevich SO, Dmitruk EI, Bychkovsky PM, Nebytov AE, Yurkshtovich TL, Golub NV. Fabrication of oxidized bacterial cellulose by nitrogen dioxide in chloroform/cyclohexane as a highly loaded drug carrier for sustained release of cisplatin. *Carbohydrate Polymers*. 2020;248:116745. doi: 10.1016/j.carbpol.2020.116745
15. Shahriari-Khalaji M, Li G, Liu L, Sattar M, Chen L, Zhong C, Hong FF. A poly-L-lysine-bonded TEMPO-oxidized bacterial nanocellulose-based antibacterial dressing for infected wound treatment. *Carbohydrate Polymers*. 2022;287:119266. doi: 10.1016/j.carbpol.2022.119266
16. Solomevich SO, Dmitruk EI, Aharodnikau UE, Salamevich DA, Bychkovsky PM, Golub NV, Yurkshtovich TL. Characterization of H₃PO₄/HNO₃-NANO₂ oxidized bacterial cellulose and its usage as a carrier for the controlled release of cephalexin. *Cellulose*. 2021;28(14):9425-9439. doi: 10.1007/s10570-021-04130-z
17. Wu CN, Cheng KC. Strong, thermal-stable, flexible, and transparent films by self-assembled TEMPO-oxidized bacterial cellulose nanofibers. *Cellulose*. 2017;24(1):269-283. doi:10.1007/s10570-016-1114-8
18. Rubina MS, Pigaleva MA, Naumkin AV, Gromovykh TI. Bacterial Cellulose Film Produced by *Gluconacetobacter hansenii* as a Source Material for Oxidized Nanofibrillated Cellulose. *Doklady Physical Chemistry*. 2020;493(2):127–131. doi: 10.1134/S0012501620080023
19. Luo H, Xiong G, Hu D, Ren K, Yao F, Zhu Y, Wan Y. Characterization of TEMPO-oxidized bacterial cellulose scaffolds for tissue engineering applications. *Materials Chemistry and Physics*. 2013;143(1):373–379. doi:10.1016/j.matchemphys.2013.09.012
20. Lazarini SC, de Aquino R, Amaral AC, Corbi FC, Corbi PP, Barud HS, Lustri WR. Characterization of bilayer bacterial cellulose membranes with different fiber densities: a promising system for controlled release of the antibiotic ceftriaxone. *Cellulose*. 2016;23(1):737–748. doi: 10.1007/s10570-015-0843-4
21. Lazarini SC, Yamada C, da Nóbrega TR, Lustri WR. Production of sphere-like bacterial cellulose in cultivation media with different carbon sources: a promising sustained release system of rifampicin. *Cellulose*. 2022;29(11):6077-6092. doi: 10.1007/s10570-022-04644-0
22. Gromovykh TI, Pigaleva MA, Gallyamov MO, Ivanenko IP, Ozerova KE, Kharitonova EP, Kiselyova OI. Structural organization of bacterial cellulose: The origin of anisotropy and layered structures. *Carbohydrate polymers*. 2020;237:116140. doi:10.1016/j.carbpol.2020.116140

23. Saito T, Isogai A. TEMPO-Mediated Oxidation of Native Cellulose. The Effect of Oxidation Conditions on Chemical and Crystal Structures of the Water-Insoluble Fractions. *Biomacromolecules*. 2004;5(5):1983-1989. doi: 10.1021/bm0497769
24. Široký J, Blackburn RS, Bechtold T, Taylor J, White P. Attenuated total reflectance Fourier-transform Infrared spectroscopy analysis of crystallinity changes in lyocell following continuous treatment with sodium hydroxide. *Cellulose*. 2010; 17(1):103–115. doi: 10.1007/s10570-009-9378-x
25. Gea S, Reynolds CT, Roohpour N, Wirjosentono B, Soykeabkaew N, Bilotti E, Peijs T. Investigation into the structural, morphological, mechanical and thermal behaviour of bacterial cellulose after a two-step purification process. *Bioresource Technology*. 2011;102(19): 9105–9110. doi: 10.1016/j.biortech.2011.04.077
26. Rubina M, Elmanovich I, Vasil'kov A. AFM Studies of Chitosan, Gold-Chitosan, and Silver-Chitosan Films Morphology. *Macromolecular Symposia*. 2020;389(1):1900068. doi: 10.1002/masy.201900068

Информация об авторах:

Кобер Дарья Дмитриевна – инженер-исследователь лаборатории металлсодержащих гибридных материалов Института элементоорганических соединений им. А.Н. Несмеянова Российской академии наук (Москва, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3033-228X>

E-mail: koberdarya@mail.ru

Рубина Маргарита Сергеевна – канд. хим. наук, научный сотрудник лаборатории металлсодержащих гибридных материалов Института элементоорганических соединений им. А.Н. Несмеянова Российской академии наук (Москва, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1480-6470>

E-mail: margorubina@yandex.ru

Эльманович Игорь Владимирович – канд. физ.-мат. наук, старший научный сотрудник лаборатории физической химии полимеров Института элементоорганических соединений им. А.Н. Несмеянова Российской академии наук (Москва, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2316-1459>

E-mail: elmanovich@polly.phys.msu.ru

Гребенщиков Денис Павлович – заведующий лабораторией ХимБиотех Московского политехнического университета (Москва, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0290-4412>

E-mail: grebus21@mail.ru

Громовых Татьяна Ильинична – д-р биол. наук, профессор кафедры ХимБиотех Московского политехнического университета (Москва, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6943-534X>

E-mail: gromovykhtatyana@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Darya D. Kober, graduate student, A.N. Nesmeyanov Institute of Organoelement Compounds, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3033-228X>

E-mail: koberdarya@mail.ru

Margarita S. Rubina, Cand. Sci. (chem.), Research Fellow, A.N. Nesmeyanov Institute of Organoelement Compounds, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1480-6470>

E-mail: margorubina@yandex.ru

Igor V. Elmanovich, Cand. Sci. (Phys.-Math.), Research associate, A.N. Nesmeyanov Institute of Organoelement Compounds, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2316-1459>

E-mail: elmanovich@polly.phys.msu.ru

Denis P. Grebenshchikov, Head of the Laboratory of HimBiotech, Moscow Polytechnic University (Moscow, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0290-4412>

E-mail: grebus21@mail.ru

Tatiana I. Gromovykh, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biotechnology, Moscow Polytechnic University (Moscow, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6943-534X>

E-mail: gromovykhtatyana@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 31.10.2022;
одобрена после рецензирования 19.12.2022; принята к публикации 29.12.2022.*

*The article was submitted 31.10.2022;
approved after reviewing 19.12.2022; accepted for publication 29.12.2022.*

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.52

doi: 10.17223/19988591/59/4

Растительность суффузионных западин на севере подтаежной подзоны Западной Сибири

Нина Владимировна Климова¹, Наталья Александровна Чернова²,
Анатолий Григорьевич Дюкарев³

^{1, 2, 3} *Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
Томск, Россия*

¹ *ninmilk@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3253-1493>*

² *naitina79@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1951-7192>*

³ *DAG@imces.ru*

Аннотация. Исследована растительность суффузионных западин в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины на территории Обь-Томского и Обь-Шегарского междуречий (в пределах Томской области). Проведена эколого-флористическая классификация сообществ. Условия местообитаний оценены фитоиндикационным методом. Показано, что края западин занимают зональные березово-осиновые разнотравные леса класса *Brachypodio-Betuletea*. Во внутренних частях западин формируются заболоченные леса и кустарниковые заросли с более или менее развитым травяным покровом, иногда переходные топяные болота. Выявлено два варианта гидрологического ряда сообществ, расположенных по градиенту увеличения влажности почв вглубь западин. На склонах и в центрах западин с мезотрофными слабо кислыми почвами формируются сообщества класса *Alnetea glutinosae*. На склонах с мезоэвтрофными близкими к нейтральным почвами формируются сообщества класса *Alno-Populetea*, которые в центре сменяют сообщества класса *Alnetea glutinosae*. Видовой состав и экологическая структура с преобладанием мезотрофов при участии мезоэвтрофов сближает растительность суффузионных западин с растительностью овражно-балочных систем. Положение западин на севере подтаежной подзоны выражается в структуре гидрологического ряда, в котором мезофильные сообщества класса *Brachypodio-Betuletea* занимают только верхние части склонов, а ниже расположены гигромезофильные и гигрофильные сообщества классов *Alno-Populetea* и *Alnetea glutinosae*. Своеобразие растительности западин выражается также в низком участии в составе сообществ видов-эвтрофов, связанном со слабой минерализацией почвенно-грунтовых вод.

Ключевые слова: эколого-флористическая классификация, экологические шкалы Д.Н. Цыганова, березово-осиновые травяные леса, сезонно-затопленные местообитания, заболоченные сообщества

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного бюджетного задания «Динамические и эволюционные процессы в природных экосистемах Сибири: индикаторы, мониторинг, прогноз» FWRG-2021-0003.

Для цитирования: Климова Н.В., Чернова Н.А., Дюкарев А.Г. Растительность суффозионных западин на севере подтаежной подзоны Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 59. С. 85–109. doi: 10.17223/19988591/59/4

Original article

doi: 10.17223/19988591/59/4

Vegetation of Suffusion Depressions in the Northern Part of the Subtaiga of Western Siberia

Nina V. Klimova¹, Natalia A. Chernova², Anatoly G. Dyukarev³

^{1, 2, 3} *Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS,
Tomsk, Russian Federation*

¹ *ninmilk@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3253-1493>*

² *naitina79@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1951-7192>*

³ *DAG@imces.ru*

Summary. Suffusion depressions are closed relief depressions on the flat surfaces of watersheds and terraces. They are formed during water erosion (suffusion) of loesses and loess-like loams. Therefore, the distribution of the depressions is associated with that of the soil-forming rocks – along the south of the taiga zone and further south in the subtaiga, forest-steppe, and steppe. The depressions are islands of preserved natural vegetation, since flat surfaces were plowed over a large area. Previous studies have shown an increase in moisture from the edge to the center of the depressions, and a rather high trophicity of habitats due to the richness in nutrients of loess-like loams. Birch and aspen forests along the edges of the depressions are actively studied. Wet plant communities in the inner parts of the depressions are less studied – mainly in the center of the subtaiga and to the south. The purpose of our work is to study vegetation of the depressions in the northern part of the subtaiga of Western Siberia.

The study area is the southeastern part of the West Siberian Plain (55°30'–56°55'N, 83°27'–84°45'E) (See Fig. 1). The diameter of the depressions is 20–100 m, the depth usually does not exceed 1.5 m. In spring, the depressions are usually flooded with snow-melt waters until the end of May (sometimes mid-June). The relevés of plant communities were made with reference to the relief elements (slope and center). A total of 120 relevés were used to describe the vegetation of the depressions, including a list of the species which each layer of the community comprises, and their abundance (projective cover, %). An ecological-floristic classification was carried out using the Braun-Blanquet method. Environmental factors (soil moisture, soil trophicity, soil nitrogen concentration, and soil acidity) were assessed by the phytoindication method using the indicator values of plants developed by Tsyganov. The data were processed and calculated in Excel.

We identified five types of depressions with different series of plant communities depending on their shape and drainage properties of soils (See Fig. 3). Based on these five types, a generalized hydrological series of plant communities in the depressions was identified. However, with account to the richness and availability of nutrients in soils, two variants of the hydrological series were considered. Under poorer (mesotrophic) and weakly acidic conditions, the communities of the class *Brachypodio-Betuletea* on the edge (in the upper part of the slope) of the depressions are further replaced by the swampy communities of the class *Alnetea glutinosae* on the slope and also in the center (See Fig. 3, a, c, e). In richer (mesoeutrophic) and near-neutral conditions on the slopes of the depressions, the communities of the class *Brachypodio-*

Betuletea on the edge are replaced by the communities of the class *Alno-Populetea* on the slope and further by the communities of the class *Alnetea glutinosae* in the center of the depression (See Fig. 3, b, d).

The location of the suffusion depressions in the north of the subtaiga and the associated relatively high moistening of habitats determine the structure of the hydrological series where mesophilic communities of the class *Brachypodio-Betuletea* occupy only the upper part of the slope (See Fig. 4, a). Hygromesophilic and hygrophilic communities of the classes *Alno-Populetea* and *Alnetea glutinosae* are formed in the rest of the slope and in the center. Eutrophic species in the plant communities of the depressions are not abundant due to the low mineralization of soil and ground waters.

The article contains 4 Figures, 1 Table, and 40 References.

Keywords: ecological-floristic classification, indicator values of plants by Tsyganov, birch-aspen herb forests, seasonally-flooded habitats, swampy communities

Funding: This work was carried out within the framework of the state budget task “Dynamic and evolutionary processes in the natural ecosystems of Siberia: indicators, monitoring, forecast” FWRG-2021-0003.

For citation: Klimova NV, Chernova NA, Dyukarev AG. Vegetation of Suffusion Depressions in the Northern Part of the Subtaiga of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;59:85-109. doi: 10.17223/19988591/59/4

Введение

Западины характеризуются повышенным увлажнением местообитаний. При этом они очень разнообразны в зависимости от режима увлажнения, длительности переувлажнения, источника влаги (грунтовые воды или поверхностные), химического состава привносимой воды [1]. С этим и связано разнообразие растительности западин, причем гидрологический режим – один из основных факторов её формирования [1, 2].

Суффозионные западины представляют собой замкнутые понижения рельефа на ровных поверхностях водоразделов и террас. Им свойственно подтопление тальми водами в весенний период [3, 4]. Образование их связывают с размыванием (суффозией) почвообразующих пород и углублением первичных неровностей поверхности, что происходит чаще всего на лессах и лессовидных суглинках. Поэтому и распространение суффозионных западин связано с распространением этих пород в Евразии, которые широкой полосой идут по югу лесной зоны – зоне лесостепи – степи и южнее [5]. Вся эта территория подвержена высокой антропогенной нагрузке [6–8], так как большие площади распаханы. В некоторых случаях в пашню вовлекаются и западины. О.И. Сапрыкиным с соавт. [8] показано, что почвы их мало пригодны для земледелия, в отличие от почв ровных поверхностей. В то же время не затронутые распахкой западины с сохранившимися в них островками леса (колками) в окружении полей выполняют важные для ландшафта функции регуляции водного стока, естественного фильтр-барьера химических соединений, используемых в сельском хозяйстве, убежищ (рефугиумов) для многих видов растений и животных [9–11] –

те функции, которые убеждают в целесообразности сохранения естественной растительности западин.

Растительность суффузионных западин в Западной Сибири составляют травяные березовые и осиновые леса [12–14]. В некоторых западинах формируются болота [12, 14]. Березовые и осиновые леса дренированных экотопов, в том числе по краям западин, активно изучают в последнее время [13–16] как фрагменты естественной растительности, сохранившиеся на фоне высокой антропогенной нарушенности плакорных местообитаний. Заболоченные сообщества внутренних частей западин менее изучены. В исследованиях Н.Н. Лашинского и ряда других авторов [12, 14, 17] отмечены нарастание гидроморфности от краев западин к центру и сравнительно высокая трофность местообитаний, связанная с богатством почвообразующих пород, а в некоторых случаях также с подпиткой минерализованными грунтовыми водами. В то же время, несмотря на эти общие черты, растительность западин из различных районов различается между собой [13, 14, 17, 18] и отличается также от сообществ аналогичных сезонно-переувлажненных местообитаний овражно-балочных систем [16, 19], долин малых рек [20], ложбин древнего стока [21, 22]. Это косвенно указывает на высокое разнообразие заболоченных сообществ территории, определяемое локальными условиями произрастания, отраженное и в обобщающей работе О.Ю. Писаренко и Н.Н. Лашинского, по заболоченным лесам подтайги и лесостепи Западной Сибири [11], где оно описано тремя порядками, тремя союзами, девятью ассоциациями и тремя субассоциациями классификационной системы Браун-Бланке. При этом разнообразие растительных сообществ суффузионных западин детально исследовано в центральной части подтаежной подзоны и южнее [12, 14, 17]. А на севере подтаежной подзоны основное внимание было уделено изучению разнообразия болот [21, 23] и отчасти заболоченным лесам по периферии болот на песчаных отложениях ложбин древнего стока [21].

Цель данной работы – исследование видового состава и экологической структуры растительности суффузионных западин на севере подтаежной подзоны Западной Сибири. Всестороннее изучение фитоценотического разнообразия заболоченных лесов позволит глубже понять закономерности их формирования в различных ландшафтных условиях.

Материалы и методики исследования

Район исследований расположен на равнине (110–130 м над уровнем моря) на юго-востоке Западной Сибири и охватывает территории Обь-Томского и Обь-Шегарского междуречий в пределах Томской области (55°30'–56°55' с.ш., 83°27'–84°45' в.д.) (рис. 1). Поверхностные отложения представлены лессовидными суглинками. Рельеф – плоско-западинный [24]. Диаметр суффузионно-просадочных западин изменяется от 20 до 100 м, а глубина, как правило, не превышает 1,5 м [3, 24]. Овражно-балочные системы менее распространены и приурочены к речным доли-

нам. На междуречье Обь–Томь поверхность суглинистой равнины местами перекрыта песчаными отложениями ложбин древнего стока с гривисто-ложбинным рельефом [21].

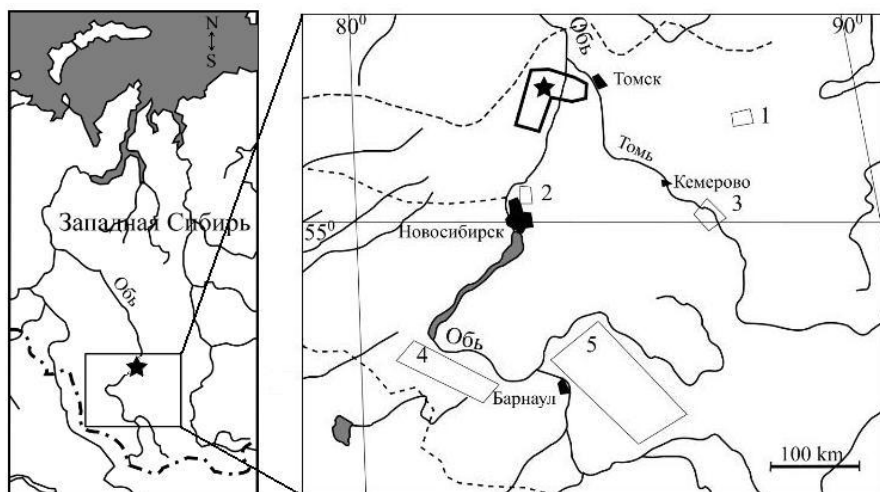


Рис. 1. Географическое положение района исследований – юго-восток Западно-Сибирской равнины. Звездочкой и жирной линией обозначено местонахождение суффозионных западин на Обь–Томском и Обь–Шегарском междуречьях. Цифрами и тонкими линиями обозначены местонахождения некоторых ранее изученных депрессий рельефа, описанных в литературе: 1 – суффозионные западины в междуречье рек Кия и Антибес [38]; 2 – овражно-балочные системы в бассейне р. Издревая [16]; 3 – суффозионные западины на древних террасах Томи в пределах Кузнецкой котловины [14]; 4 – овражно-балочные системы Приобского Плато [19]; 5 – овражно-балочные системы Бийско-Чумышской возвышенности [39]. Пунктиром обозначены границы биоклиматических зон и подзон (с севера на юг – южная тайга, подтайга, лесостепь, степь)

[Fig. 1. Geographic location of the study area – southeast of the West Siberian Plain. An asterisk and a thick line indicate the location of suffusion depressions in the Ob-Tom and Ob-Shegarka interfluvies. Numbers and thin lines indicate the locations of some previously studied relief depressions described in literature: 1 – suffusion depressions in the Kija-Antibes interfluvium [38]; 2 – ravine-gully systems of the Izdrevaya river basin [16]; 3 – suffusion depressions on the ancient Tom river terraces within the Kuznetskaya depression [14]; 4 – ravine-gully systems of the Priobskoye Plateau [19]; 5 – ravine-gully systems of the Bya-Chumysh Upland [39]. Dotted lines indicate the boundaries of bioclimatic zones and subzones (from north to south – Southern Taiga, Subtaiga, Foreststeppe, Steppe)]

Климат в районе исследований – умеренно континентальный. Радиационный баланс положительный – 20–25 ккал/см². Среднегодовая температура воздуха –0,6°, средняя температура января –19,2°, июля 18,1°. Сумма температур >10° составляет 1 700–1 750° за год. Среднегодовое количество осадков 500–550 мм [25, 26]. По перечисленным климатическим характеристикам территория исследований соответствует подтаежной подзоне, наиболее северным ее районам, граничащим с южнотаежной подзоной [25].

Растительный покров на значительной части территории района исследований сильно преобразован. На ровных участках суглинистой равнины с

наиболее плодородными темно-серыми и серыми почвами до 70% площади земель вовлечено в сельскохозяйственное землепользование [27]. Естественная растительность сохранилась главным образом в отрицательных формах рельефа (западинах, логах) и прилегающих к ним участках, неудобных для земледелия, и представлена травяными березовыми и осиновыми лесами, кустарниковыми зарослями.

Для гидрологического режима западин свойственно сезонное (весеннее) затопление снеготалыми водами, сохраняющееся до конца мая, а во влажные годы – до середины июня, которое в оставшуюся часть вегетационного периода сменяется обсыханием, уровень почвенно-грунтовой верховодки снижается с мая по июль с 0,5 до 2 м [3, 24]. Такой режим способствует формированию в западинах растительных сообществ, которые длительно остаются на начальных стадиях заболачивания (мощность торфа не превышает 20–25 см). Только в центральных участках отдельных более глубоких западин (глубиной до 2 м и более), где вода застаивается на поверхности в течение всего вегетационного периода, формируются болотные сообщества, наблюдается торфонакопление (мощность торфа достигает 1 м).

Изучение растительности проведено в рамках комплексных исследований западин наряду с почвами [4], гидрологическим режимом [3]. Для исследования нами выбраны западины с наименьшими признаками антропогенной трансформации: без выраженных валов и куч земли, смешанной с растительными остатками (пнями), сгребенных в западины при раскорчевке ровных поверхностей. Описание растительных сообществ проведено с привязкой к элементам рельефа (склон, центр западины). При наличии на склоне двух (трех) сообществ выделялись верхняя и нижняя (иногда и средняя) части склона. В данной работе для описания растительности западин использовано 120 геоботанических описаний, сделанных по стандартной методике с указанием видов, составляющих каждый ярус сообщества, и их обилия (в процентах проективного покрытия).

Выполнена эколого-флористическая классификация сообществ методом Браун-Бланке [28]. Табличная обработка геоботанических описаний сделана в программе Excel. Проективное покрытие видов в итоговой таблице приведено по шкале Браун-Бланке: 1 – 1–5%; 2 – 5–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%. Встречаемость видов дана в классах постоянства: I – < 20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100%. Полученные синтаксоны соотнесены с известными диагностическими комбинациями видов для синтаксонов различного ранга от класса [29] до порядка-союза [30], ранга ассоциации и ниже [11–14, 16–20]. Названия видов сосудистых растений приведены в соответствии с конспектом флоры [31], мохообразных – в соответствии с черп-листом [32]. Виды *Calamagrostis langsdorffii*, *C. phragmitoides* и *C. purpurea* рассмотрены вместе как *Calamagrostis purpurea* s.l.

Оценка факторов среды (увлажнения и богатства почв, содержания в них азота, кислотности) проведена с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова [33]. Представленность таксонов-индикаторов по Д.Н. Цыганову [33] в выполненных описаниях составляет $90,6 \pm 0,5\%$

(среднее $\pm$ ошибка среднего). Расчеты статусов растительных сообществ по отношению к факторам среды сделаны в программе Excel на основе полных флористических списков и в соответствии с рекомендациями А.А. Зверева: с учетом индикационной значимости видов и их обилия (проективного покрытия в процентах) [34]. Графическая визуализация результатов фитоиндикационного метода выполнена в программе Statistica, версия 10.

Результаты исследования и обсуждение

Растительность суффозионных западин на севере подтаежной подзоны Западной Сибири представлена лесными сообществами с хорошо развитым травяным и иногда кустарниковым ярусом и неразвитым моховым покровом. Древостой образуют мелколиственные виды: осина и березы. Береза повислая (*Betula pendula*) встречается в сообществах по краям западин, а береза пушистая (*Betula pubescens*) образует древостой сообществ внутренних заболоченных участков. В рамках системы синтаксонов Браун-Бланке сообщества западин отнесены к трем классам растительности.

Продромус синтаксонов

Класс *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Порядок *Carici macrourae-Pinetalia sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Союз *Lathyro gmelinii-Pinion sylvestris* Ermakov in Ermakov et al. 1991

Акк. *Trollio asiaticae-Populetum tremulae* Dymina ex Ermakov et al. 2000

Союз *Vicio unjugae-Pinion sylvestris* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991

Акк. *Calamagrostio arundinaceae-Betuletea pendulae* Dymina ex Ermakov 2000

Класс *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanić 1968

Порядок *Alno-Fraxinetalia excelsioris* Passarge 1968 ?

Союз *Alnion incanae* Pawłowski et al. 1928 ?

Акк. *Matteuccio struthiopteris-Padetum aviae* ass. nov. prov.

Вар. *typicum* var. nov. prov.

Вар. *Swida alba* var. nov. prov.

Класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Порядок *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937

Союз *Alnion glutinosae* Malcuit 1929

Акк. *Carici elongatae-Betuletea albae* Lashchinsky 2009

Субасс. *Carici elongatae-Betuletea albae equisetosum sylvatici* subass. nov. prov.

Вар. *typicum* var. nov. prov.

Вар. *Cirsium setosum* var. nov. prov.

Вар. *Maianthemum bifolium* var. nov. prov.

Вар. *Galium trifidum* var. nov. prov.

Акк. *Carici omskianae-Betuletea pubescentis* Korolyuk 1993

Сведения о флористическом составе растительных сообществ западин обобщены в сокращенной синоптической таблице (таблица). Перечислены только виды со встречаемостью в каком-либо из синтаксонов выше 40% (выше III класса).

Растительные сообщества суффозионных западин на севере подтаежной подзоны
Западной Сибири

[Plant communities of suffusion depressions in the northern part of subtaiga bioclimatic subzone
of West Siberia]

Синтаксон [Syntaxa]	L	MH1	MH2	MH3	BU1	BU2	RE1	RE2	SE1	SE2	FE
Число описаний [Number of releves]		9	5	9	22	23	9	10	16	10	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Древесные виды [Tree species]											
<i>Betula pendula</i>	a1	IV ²	III ²	III ¹	I	I	II		I		
<i>Populus tremula</i>	a1	V ²	IV ³	V ³	V ³	V ²	V ³	I	III ¹	I	
<i>Betula pubescens</i>	a1	III ¹	III ²		IV ²	V ²	IV ¹	V ³	V ³	III ²	III ²
<i>Betula pendula</i>	a3	III	I	II	I						
<i>Populus tremula</i>	a3	V ¹	V ¹	V ¹	V ¹	V ¹	V ¹	IV	III	I	
<i>Betula pubescens</i>	a3	II	II		II	III	III	V	V	IV	V ¹
Д.в. класса <i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i> [Diagnostic species of the class <i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i>]											
<i>Achillea millefolium</i>	c			III		I					
<i>Angelica sylvestris</i>	c	V	III	V	I	I	III		I		
<i>Brachypodium pinnatum</i>	c	V ²	IV ²	V ¹	I		I				
<i>Bupleurum longifolium</i> <i>subsp. aureum</i>	c	III	I								
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	c	II	V ²	IV ²				I			
<i>Fragaria vesca</i>	c	II	III ¹	I							
<i>Galium boreale</i>	c	V	IV	V	II	II	IV		I		
<i>Iris ruthenica</i>	c	II	IV	IV							
<i>Lilium pilosiusculum</i>	c	V	IV	III							
<i>Phlomis tuberosa</i>	c	IV	I	III							
<i>Pleurospermum uralense</i>	c	V	III	V			I				
<i>Polygonatum odoratum</i>	c	IV	I	III		I	I				
<i>Pulmonaria mollis</i>	c	IV	V ¹	V	I		III	I			
<i>Rubus saxatilis</i>	c	V ²	V ¹	V ²	V ¹	V ¹	V ²	I	II	I	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	c	V	III	IV	I		II				
<i>Serratula coronata</i>	c	V	IV	V	I	I	II				
<i>Solidago virgaurea</i>	c		II	III	I						
<i>Thalictrum minus</i>	c	V	V	V	I	I	III	I	I	I	
<i>Vicia sepium</i>	c	V	V	IV	I		II	I	I		
<i>Viola canina</i>	c	II	III	V	I	II	III	I			
Д.в. порядка <i>Carici macrourae-Pinetalia sylvestris</i> [Diagnostic species of the order <i>Carici macrourae-Pinetalia sylvestris</i>]											
<i>Aconitum volubile</i>	c	IV	IV	II	I						
<i>Carex macroura</i>	c	V ²	III	V ²	I	I					
<i>Heracleum dissectum</i>	c	IV	III	III		I	I				
<i>Pteridium pinetorum</i>	c	II		IV ³	I		I				
<i>Trollius asiaticus</i>	c	IV	IV	III							
<i>Viola uniflora</i>	c	V ¹		I	I			I			
Д.в. союза <i>Lathyro gmelinii-Pinion sylvestris</i> [Diagnostic species of the alliance <i>Lathyro gmelinii-Pinion sylvestris</i>]											
<i>Aconitum septentrionale</i>	c	IV	IV	II	I		I				

Синтаксон [Syntaxa]	L	MH1	MH2	MH3	BU1	BU2	RE1	RE2	SE1	SE2	FE
Число описаний [Number of relevés]		9	5	9	22	23	9	10	16	10	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Calamagrostis obtusata</i>	c	III	II	I							
<i>Cirsium heterophyllum</i>	c	III									
<i>Lathyrus gmelinii</i>	c	V ¹			I						
<i>Paris quadrifolia</i>	c	II	I	IV	V	V	II	I	I	I	
<i>Veratrum lobelianum</i>	c	III		II	II	I					
Д.в. подсоюза <i>Geranio sylvestris-Pinenion sylvestris</i> , ассоциации <i>Trollio asiaticae-Populetum tremulae</i> [Diagnostic species of the suballiance <i>Geranio sylvestris-Pinenion sylvestris</i> and association <i>Trollio asiaticae-Populetum tremulae</i>]											
<i>Aegopodium podagraria</i>	c	V ³	V ³	III ¹	I	I	III ¹				
<i>Geranium sylvaticum</i>	c	V	III	V	I	I	II				
<i>Lathyrus vernus</i>	c	V	V ¹	V		I	I				
Д.в. союза <i>Vicio unijugae-Pinon sylvestris</i> [Diagnostic species of the alliance <i>Vicio unijugae-Pinon sylvestris</i>]											
<i>Lathyrus pisiformis</i>	c	II	III	V			II				
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	c	I	I	III							
<i>Vicia unijuga</i>	c	III		IV							
Д.в. подсоюза <i>Vicio unijugae-Pinenion sylvestris</i> , ассоциации <i>Calamagrostio arundinaceae-Betuletum pendulae</i> [Diagnostic species of the suballiance <i>Vicio unijugae-Pinenion sylvestris</i> and association <i>Calamagrostio arundinaceae-Betuletum pendulae</i>]											
<i>Rosa majalis</i>	b	V	IV	V	V	IV ¹	IV ¹	I	III		
<i>Adenophora liliifolia</i>	c	IV	I	V	II	I	II				
<i>Geranium bifolium</i>	c	I	I	IV			I				
<i>Polygonatum humile</i>	c	I		IV			I				
<i>Viola hirta</i>	c	II	IV	V		I					
Д.в. класса <i>Alno glutinosae-Populetea albae</i> [Diagnostic species of the class <i>Alno glutinosae-Populetea albae</i>]											
<i>Padus avium</i>	b	II	II	III	V ³	V ⁴	IV ¹	II	III	II	
<i>Ribes hispidulum</i>	b	II		II	V	V ¹		I	I	I	
<i>Viburnum opulus</i>	b		I		IV	IV	I		I	I	
<i>Equisetum sylvaticum</i>	c	V ¹	III ¹	V	IV	IV	IV ²	IV ²	IV ¹	III	III
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	c	I			V ³	IV ¹	II	I		I	
<i>Urtica dioica</i>	c	II		II	III	III	IV	IV	IV	III	I
Д.в. варианта <i>Swida alba</i> ассоциации <i>Matteuccio struthiopteris-Padetum aviae</i> [Diagnostic species of the variant <i>Swida alba</i> of the association <i>Matteuccio struthiopteris-Padetum aviae</i>]											
<i>Carex vesicaria</i>	c				I	III		IV ¹	V ³	II	IV ¹
<i>Swida alba</i>	b			II	II	IV ¹	I		III	I	
<i>Solanum kitagawae</i>	c				I	III	III	V	V ¹	V ²	V
Д.в. класса <i>Alnetea glutinosae</i> , порядка <i>Alnetalia glutinosae</i> , союза <i>Alnion glutinosae</i> [Diagnostic species of the class <i>Alnetea glutinosae</i> , order <i>Alnetalia glutinosae</i> and alliance <i>Alnion glutinosae</i>]											
<i>Frangula alnus</i>	b	I		II	III ¹	II	I	II	III ¹	II	
<i>Ribes nigrum</i>	b		I	II	III	IV ¹	IV	IV	IV	V ¹	III
<i>Salix cinerea</i>	b				I	I	II	II	I	IV ³	V ²
<i>Carex cespitosa</i>	c		I			I	I	III ¹	II	I	I
<i>Comarum palustre</i>	c						I	II	III	III	V ⁴
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	c				I	II	III	V	V	IV	V

Синтаксон [Syntaxa]	L	MH1	MH2	MH3	BU1	BU2	RE1	RE2	SE1	SE2	FE
Число описаний [Number of relevés]		9	5	9	22	23	9	10	16	10	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Scutellaria galericulata</i>	c				II	II	III	IV	V	IV	IV
Д.в. ассоциации <i>Carici elongatae-Betuletum albae</i> [Diagnostic species of the association <i>Carici elongatae-Betuletum albae</i>]											
<i>Carex elongata</i>	c				II	II	I	IV ¹	V ¹	III	V ²
<i>Poa palustris</i>	c	IV	I	III	I	II	III	I	II	I	I
Д.в. варианта <i>C.e.-B.a. Cirsium setosum</i> [Diagnostic species of the variant <i>C.e.-B.a. Cirsium setosum</i>]											
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	c		I	II			III			I	
<i>Cirsium setosum</i>	c	III	IV	V	I	I	IV		I	I	I
<i>Equisetum pratense</i>	c	II	V	III	II	II	III	I	II		
<i>Lathyrus pratensis</i>	c	II	IV	II	I	I	III				
Д.в. варианта <i>C.e.-B.a. Maianthemum bifolium</i> [Diagnostic species of the variant <i>C.e.-B.a. Maianthemum bifolium</i>]											
<i>Sorbus sibirica</i>	b	IV			III ¹	III ¹		III	II		
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	III	I	II	II	III	II	III	I	I	
Д.в. варианта <i>C.e.-B.a. Galium trifidum</i> [Diagnostic species of the variant <i>C.e.-B.a. Galium trifidum</i>]											
<i>Galium trifidum</i>	c							II	II	III ²	IV
Д.в. ассоциации <i>Carici omskianae-Betuletum pubescentis</i> [Diagnostic species of the association <i>Carici omskianae-Betuletum pubescentis</i>]											
<i>Equisetum fluviatile</i>	c							I	I	I	III
<i>Carex elata</i> subsp. <i>omskiana</i>	c								I		III
Д.в. порядка <i>Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae</i> [Diagnostic species of the order <i>Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae</i>]											
<i>Calamagrostis purpurea</i> s.l.	c	III	I	IV	III	II	V ³	V ²	V ¹	V ¹	V ²
<i>Caltha palustris</i>	c						I	I	IV ¹	I	V
<i>Calliergon cordifolium</i>	d							I	II		V ²
<i>Climacium dendroides</i>	d					I		III	III ¹	II	
<i>Thuidium recognitum</i>	d			I	I	III			II	II	
Прочие виды [Other species]											
<i>Salix caprea</i>	b	II	I	III	II	II		II	II	I	
<i>Salix dasyclados</i>	b				I	I		I	II	III ²	
<i>Filipendula ulmaria</i>	c	IV	IV	III	II	I	III	I	II	I	I
<i>Lysimachia vulgaris</i>	c	IV	I	III	IV	IV	IV	III	V	III	II
<i>Carex lasiocarpa</i>	c										III
<i>Carex rostrata</i>	c						II	I			III ¹
<i>Epilobium palustre</i>	c							I	II	IV	V
<i>Phragmites australis</i>	c	II	I	II	I	I	II	II	I	II	III
<i>Anemonoides caerulea</i>	c	IV			I						
<i>Anthriscus sylvestris</i>	c	III	I								
<i>Artemisia vulgaris</i>	c	III	I	III	I		II				
<i>Calamagrostis epigeios</i>	c	III	I			I	II				
<i>Cirsium serratuloides</i>	c			III			I				
<i>Crepis sibirica</i>	c	IV	IV	V ¹	I		II				
<i>Dactylis glomerata</i>	c	IV	V	V			II				
<i>Euphorbia lutescens</i>	c	V			I						

Синтаксон [Syntaxa]	L	MH1	MH2	MH3	BU1	BU2	RE1	RE2	SE1	SE2	FE
Число описаний [Number of releves]		9	5	9	22	23	9	10	16	10	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Glyceria lithuanica</i>	c							II	IV ¹	III ¹	V
<i>Moehringia lateriflora</i>	c	V	III	V	I	I	II	I		I	
<i>Ranunculus monophyllus</i>	c	III	II		I				I		
<i>Tanacetum vulgare</i>	c	II		III			I				
<i>Taraxacum officinale</i>	c		I	II		I	III	I		I	
<i>Thyselium palustre</i>	c		I	III	I		II	I	II		
<i>Trifolium pratense</i>	c			III							
<i>Vicia cracca</i>	c	III	II	IV	I	I	IV		I		
<i>Vicia sylvatica</i>	c	III	V	III	I	I	III		II		
<i>Amblystegium serpens</i> var. <i>juratzkanum</i>	d		IV	I	II	III	I	II	II	II	
<i>Aulacomnium palustre</i>	d							III	II	II	II
<i>Brachythecium salebrosum</i>	d		IV	I	II	III	I	III	IV	III	II
<i>Ceratodon purpureus</i>	d				II	I		III	II	I	II
<i>Hypnum cupressiforme</i>	d				I	I		III	II	II	
<i>Calliergonella lindbergii</i>	d				I	I	I	I	III	II	II
<i>Leptodictyum riparium</i>	d				I	I		II	III	III ¹	
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	d				II	II		V	III	IV	II
<i>Pohlia nutans</i>	d				I	I		IV	III	I	
<i>Polytrichum strictum</i>	d							II	II		III
<i>Warnstorfia pseudostraminea</i>	d				I	I	I	III ¹	V ¹	V ¹	V ²

Примечание. Растительные сообщества: MH1, 2 – асс. *Trollio asiaticae-Populetum tremulae* (1 – правобережье Оби, 2 – левобережье Оби); MH3 – асс. *Calamagrostio arundinaceae-Betuletum pendulae*; BU1, 2 – асс. *Matteuccio struthiopteris-Padatum aviae* (1 – *M.s.-P.a.* вар. *typicum*; 2 – *M.s.-P.a.* вар. *Swida alba*); RE1, 2 и SE1, 2 – асс. *Carici elongatae-Betuletum albae* (RE1 – *C.e.-B.a.* вар. *Cirsium setosum*; RE2 – *C.e.-B.a.* вар. *Maianthemum bifolium*; SE1 – *C.e.-B.a.* вар. *typicum*; SE2 – *C.e.-B.a.* вар. *Galium trifidum*); FE – асс. *Carici omskianae-Betuletum pubescentis*. Ярусы сообществ (L): а – древесный (1 – взрослые деревья, 3 – подрост); б – кустарниковый; с – травяной; д – моховой. Римскими цифрами обозначены классы встречаемости: I – <20%; II – 20–40%; III – 40–60%; IV – 60–80%; V – 80–100%. Арабскими цифрами в надстрочных индексах обозначены баллы обилия видов: 1 – 1–5%; 2 – 5–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%. Приведены виды со встречаемостью >40% в каком-либо из сообществ. Пустые ячейки означают отсутствие вида.

[Note. Plant communities: MH1, 2 – ass. *Trollio asiaticae-Populetum tremulae* (1 – right bank of the Ob river, 2 – left bank of the Ob river); MH3 – ass. *Calamagrostio arundinaceae-Betuletum pendulae*; BU1, 2 – ass. *Matteuccio struthiopteris-Padatum aviae* (1 – *M.s.-P.a.* var. *typicum*; 2 – *M.s.-P.a.* var. *Swida alba*); RE1, 2 и SE1, 2 – ass. *Carici elongatae-Betuletum albae* (RE1 – *C.e.-B.a.* var. *Cirsium setosum*; RE2 – *C.e.-B.a.* var. *Maianthemum bifolium*; SE1 – *C.e.-B.a.* var. *typicum*; SE2 – *C.e.-B.a.* var. *Galium trifidum*); FE – ass. *Carici omskianae-Betuletum pubescentis*. Community layers (L): a – tree layer (1 – mature trees, 3 – undergrowth of trees); b – shrub layer; c – herb layer; d – moss layer. Roman numerals indicate the Frequency classes: I – <20%; II – 20–40%; III – 40–60%; IV – 60–80%; V – 80–100%. Arabic numerals in superscript indices indicate species abundance scores: 1 – 1–5%; 2 – 5–25%; 3 – 25–50%; 4 – 50–75%. Species with a frequency of >40% in any of the communities are given. Empty cells mean the absence of plant species].

Условия местообитаний оценены фитоиндикационным методом (рис. 2). По отношению к фактору увлажнения почв (Hd) местообитания в

западинах охватывают условия от влажных до сырых и болотно-лесных (рис. 2, *a*). По отношению к богатству почв (Tr) местообитания мезотрофные, иногда мезоэвтрофные (рис. 2, *b*). По содержанию азота (Nt) почвы изменяются от бедных азотом (иногда очень бедных) до достаточно обеспеченных азотом (рис. 2, *c*). По фактору кислотности почв (Rc) условия изменяются от слабокислых (иногда кислых) до нейтральных (рис. 2, *d*). При этом с ростом влажности почв отмечается уменьшение содержания в них азота и усиление кислотности.

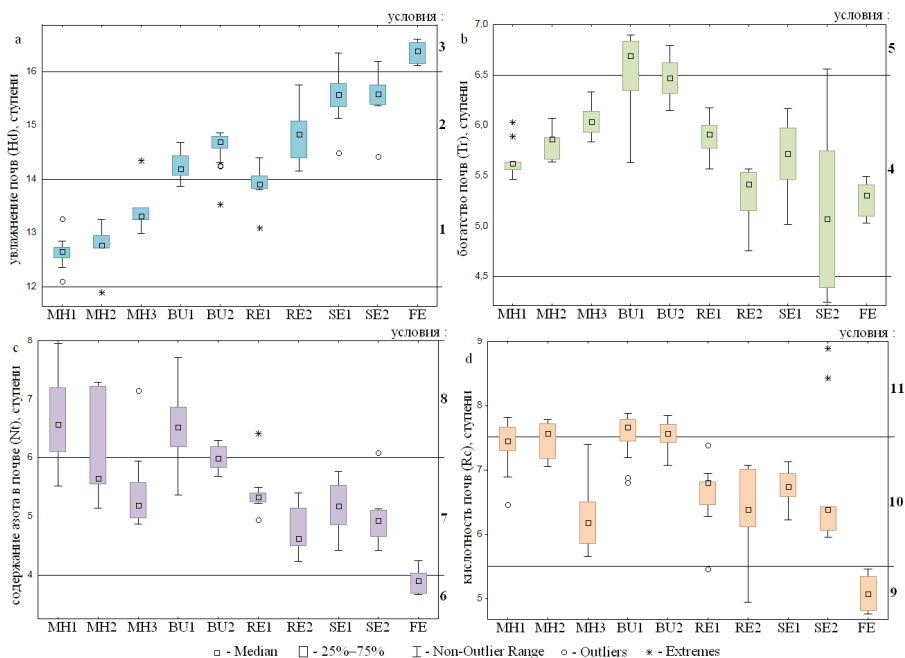


Рис. 2. Условия местообитаний растительных сообществ суффозионных западин, рассчитанные фитоиндикационным методом по шкалам Д.Н. Цыганова [33].

Условия по фактору увлажнения почв Hd (*a*): 1 – влажные; 2 – сырые; 3 – болотно-лесные. Условия по фактору богатства почв Tr (*b*): 4 – мезотрофные; 5 – мезоэвтрофные. Условия по фактору содержания азота в почве Nt (*c*): 6 – почвы очень бедные азотом; 7 – почвы бедные азотом; 8 – почвы достаточно обеспеченные азотом. Условия по фактору кислотности почв Rc (*d*): 9 – кислые почвы; 10 – слабо кислые почвы; 11 – нейтральные почвы.

Обозначения растительных сообществ в тексте

[Fig. 2. Habitat conditions of plant communities in suffusion depressions, calculated with plant indicator values developed by D. Tsyganov [33]. Soil moisture conditions Hd (*a*): 1 – wet; 2 – very wet; 3 – flooded swamp-forest. Soil trophicity conditions Tr (*b*): 4 – mesotrophic; 5 – mesoeutrophic. Soil nitrogen concentration Nt (*c*): 6 – very poor in nitrogen; 7 – poor in nitrogen; 8 – rather rich in nitrogen. Soil acidity Rc (*d*): 9 – acidic soils; 10 – slightly acidic soils; 11 – neutral soils.

On the X-axis - Plant communities (See explanation of the abbreviations in the text).

On the Y-axis - soil moisture Hd (*a*), steps; soil trophicity Tr (*b*), steps; soil nitrogen concentration Nt (*c*), steps; soil acidity Rc (*d*), steps]

Наиболее дренированные местообитания в верхних частях склонов западин с влажными довольно богатыми (мезотрофными) серыми и темно-серыми почвами занимают березово-осиновые разнотравные леса порядка *Carici macrourae-Pinetalia sylvestris* класса *Brachypodio-Betuletea* (МН). В северной части района исследований распространены сообщества ассоциации *Trollio-Populetum*, как в правобережье Оби (Обь-Томское междуречье (МН1)), так и в левобережье Оби (Обь-Шегарское междуречье (МН2)). Сомкнутый древостой (сомкнутость крон 0,4–0,6) в них образуют *Betula pendula* и *Populus tremula* высотой 17–20 м, диаметром 20–30 см. В хорошо развитом травяном ярусе (общее проективное покрытие 55–80%) доминирует сныть *Aegopodium podagraria* при участии *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis* и *Carex macroura*. В южной части района исследований распространены сообщества ассоциации *Calamagrostio-Betuletum* (Обь-Шегарское междуречье (МН3)). Древостой в них образует преимущественно осина. В травяном ярусе преобладает орляк *Pteridium pinetorum* при участии *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex macroura*.

В целом в Западной Сибири сообщества обеих ассоциаций распространены в подтайге и северной лесостепи на равнине, а также в подтаежном и лесостепном поясах низкогорных районов Алтае-Саянской горной области [14, 16, 17]. В подтайге сообщества ассоциации *Calamagrostio-Betuletum* обычны на плакорных местообитаниях и верхних частях склонов [14, 16]; сообщества ассоциации *Trollio-Populetum* занимают склоновые участки и депрессии рельефа [14, 16]. Ареал обеих ассоциаций охватывает главным образом территорию правобережья Оби [14, 16]. Однако сообщества порядка *Carici macrourae-Pinetalia sylvestris*, в том числе ассоциации *Calamagrostio-Betuletum*, отмечены и в левобережье Оби вблизи границы с южнотаежной подзоной [15].

Влажные и сырые местообитания с богатыми (мезоэвтрофными) нейтральными почвами – дерново-элювоземами глееватыми и глеевыми – занимают леса с разреженным древостоем и густым кустарниковым ярусом (общее проективное покрытие 40–70%) с преобладанием черемухи *Padus avium* (БУ). Эти сообщества отнесены к классу *Alno-Populetea*, диагностических видов этого класса в них больше, чем диагностических видов класса *Alnetea glutinosae*. Хотя типичные местообитания для сообществ класса *Alno-Populetea* – участки пойм, подверженные умеренно длительному затоплению речными водами [29, 35], но, на наш взгляд, ежегодное затопление снеготалыми водами местообитаний на склонах и в центрах суффозионных западин сопоставимо с умеренно длительным затоплением в поймах рек. В черемуховых сообществах (БУ) с высокой встречаемостью отмечен ряд видов из диагностической комбинации союза *Alnion incanae* (*Padus avium*, *Matteuccia struthiopteris*, *Urtica dioica*, *Caltha palustris*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*). Мы не встретили описаний сообществ класса *Alno-Populetea* для территории Западно-Сибирской равнины. В европейской части России сообщества класса *Alno-Populetea*, в частно-

сти союза *Alnion incanae*, встречаются в различных депрессиях рельефа [6, 36], в том числе и в западинах [37]. От них исследованные нами черемуховые сообщества отличает слабая представленность видов, свойственных широколиственным лесам класса *Carpino-Fagetea* Jakucs ex Passarge 1968 порядка *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski et al. 1928 (занимающим обычно плакорные местообитания в соответствующей зоне растительного покрова европейской части России), а те виды, которые присутствуют, имеют ареал, не ограниченный только широколиственными лесами (*Padus avium*, *Viburnum opulus*, *Paris quadrifolia*). В то же время черемуховые сообщества западин занимают сходные с сообществами союза *Alnion incanae* позиции в рельефе с близкими условиями местообитаний. Их эколого-ценотическая структура похожа на структуру сообществ *Alnion incanae*: кроме видов класса *Alno-Populetea* в них, с одной стороны, высока встречаемость видов зональных лесов плакорных местообитаний, в данном случае – класса *Brachypodio-Betuletea* (*Rubus saxatilis*, *Rosa majalis*), с другой стороны, видов заболоченных сообществ класса *Alnetea glutinosae* (*Ribes nigrum*, *Frangula alnus*), с которыми они обычно граничат в ландшафте.

Степень развития травяного яруса в черемуховых сообществах варьирует. Нами выделено два варианта. По сравнению с типичными сообществами с густым (проективное покрытие до 40–90%, высота до 1–1,2 м) покровом *Matteuccia struthiopteris* (BU1) сообщества варианта *Swida alba* (BU2) отличаются очень слабым развитием травяного яруса (общее проективное покрытие 1–7%, высота 20–30 см) и занимают более влажные экотопы. В западинах, где встречаются оба варианта сообществ, последние обычно расположены ближе к центру.

Влажные и сырые экотопы с более бедными (мезотрофными) и слабокислыми почвами занимают заболоченные сообщества ассоциации *Carici elongatae-Betuletum albae*. По присутствию с высокой встречаемостью видов *Equisetum sylvaticum*, *Solanum kitagawae* нами предварительно выделена субассоциация *C.e.-B.a. equisetosum sylvatici*, в рамках которой рассмотрено четыре варианта сообществ, приуроченных к различным условиям влажности и трофности почв. Влажные экотопы на серых оподзоленных, зачастую глееватых почвах занимают сообщества варианта *Cirsium setosum* (RE1), в травяном покрове которых доминирует вейник *Calamagrostis purpurea* s.l. при участии *Equisetum sylvaticum* и мезофитных видов *Rubus saxatilis*, *Galium boreale*, *Pulmonaria mollis*, *Vicia cracca*. Сыроватые экотопы занимают сообщества варианта *Maianthemum bifolium* (RE2), травяной ярус которых образует вейник *Calamagrostis purpurea* s.l. с *Equisetum sylvaticum* при участии гемигидрофитных осок (*Carex elongata*, *C. vesicaria*, *C. cespitosa*). В сырых экотопах с элювоземами перегнойно- и торфяно-перегнойно-глееватыми формируются сообщества варианта *typicum* (SE1) с редким березовым древостоем (сомкнутость крон 0,1–0,4). Разреженный травяной ярус в них образует *Carex vesicaria* при меньшем участии *C. elongata* и других лесоболотных, лугово-болотных и болотных видов. Сырые и обедненные экотопы с наиболее кислыми почвами – элю-

воземами глеевыми и окисленно-глеевыми – занимают сообщества варианта *Galium trifidum* (SE2) с хорошо развитым (общее проективное покрытие 60–80%) кустарниковым ярусом из *Salix cinerea* или иногда *S. dasyclados*. В разреженном травяном покрове преобладают *Galium trifidum*, *Solanum kitagawae*.

В отличие от типичных сообществ ассоциации *Carici elongatae-Betuletum albae*, описанных в долинах рек и по периферии западных болот подтаежного и лесостепного поясов на Салаирском кряже [17], а также выявленных в суффозионных западинах на древних террасах р. Томь в пределах Кузнецкой котловины (подтаежная подзона) [14], в исследованных нами осоковых сообществах доминантом травяного яруса выступает не *C. cespitosa*, а *C. vesicaria*. Подобные сообщества с преобладанием *Carex vesicaria* отмечены Л.И. Номоконовым [38] для суффозионных западин на водоразделе рек Кии и Антибеса (территория подтайги и северной лесостепи, юго-восток Западно-Сибирской равнины), где они встречаются наряду с сообществами из *C. cespitosa* (см. рис. 1, I).

Болотно-лесные экотопы с довольно богатыми (мезотрофными) слабокислыми торфянистыми и торфяными почвами занимают сабельниковые сообщества (FE), рассмотренные нами в рамках ассоциации *Carici omskianae-Betuletum pubescentis* [18]. Древостой в них отсутствует или представлен отдельными группами берез (высотой 9–12 м), растущих на биогенных повышениях. Негустой кустарниковый ярус (проективное покрытие 2–15%) образован *Salix cinerea*. В хорошо развитом (общее проективное покрытие 60–90%) травяном ярусе доминирует *Comarum palustre* при участии *Calamagrostis purpurea* s.l., *Carex elongata*, *C. vesicaria*. Моховой покров (общее проективное покрытие 7–60%) представлен рыхлыми дернинами влаголюбивых видов (*Calliergon cordifolium*, *Warnstorfia pseudostaminea*). Ассоциация была впервые выделена на основе описаний сообществ межривных понижений северной лесостепи [18].

В отдельных суффозионных западинах в зависимости от их формы и дренирующих свойств почв складываются различные условия местообитаний, определяющие формирование различных растительных сообществ в них. По набору сообществ, слагающих гидрологический ряд от края к центру в соответствии с увеличением влажности почв, нами выделено пять вариантов западин (рис. 3).

Края всех западин характеризуются средними условиями увлажнения, а в центрах отдельных западин условия варьируют от влажных (рис. 3, *a, b*) до сырых (рис. 3, *c, d*) и болотно-лесных (рис. 3, *e*). При этом растительные сообщества, которые занимают центры наиболее дренированных западин (с влажными экотопами), в менее дренированных западинах (с сырыми условиями в центре) формируются на склонах (рис. 3, пары *a* и *c*, *b* и *d*). Наиболее длинный ряд сообществ прослеживается в западинах с мокрым болотно-лесным центром (рис. 3, *e*).

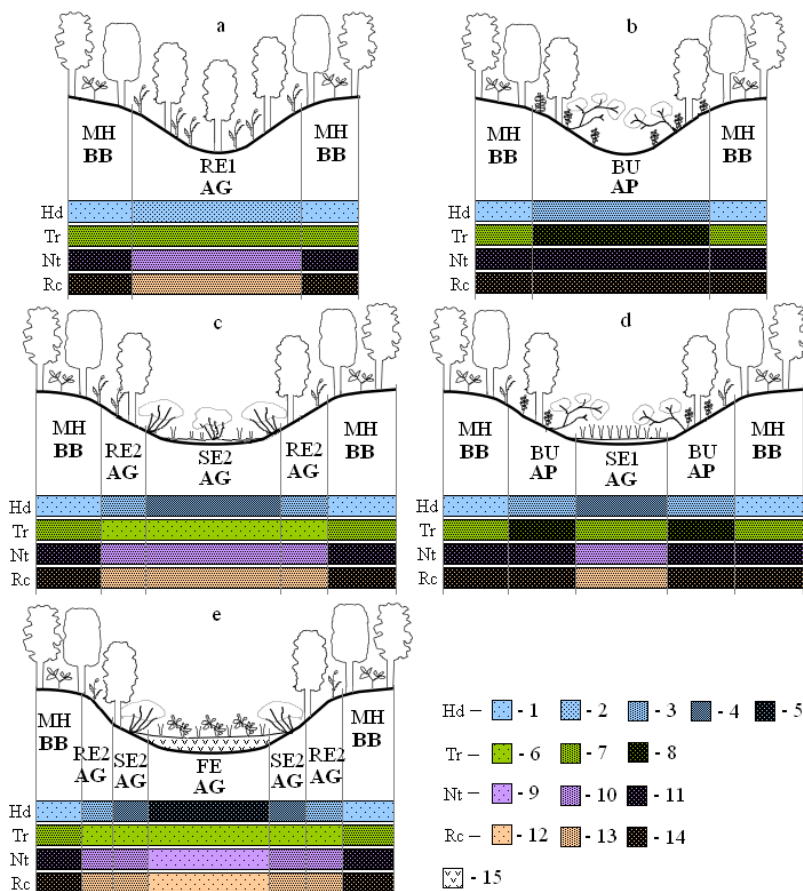


Рис. 3. Схемы расположения растительных сообществ в западинах с разными условиями местообитаний. Обозначения растительных сообществ в тексте, ниже под обозначениями растительных сообществ приведены классы: **BB** – *Brachypodio-Betuletea*; **AP** – *Alno-Populetea*; **AG** – *Alnetea glutinosae*. Увлажнение почв (Hd): 1 и 2 – влажные условия (1 – 12–13-я ступени, 2 – 13–14-я ступени), 3 и 4 – сырые условия (3 – 14–15-я ступени, 4 – 15–16-я ступени), 5 – болотно-лесные условия (>16-й ступени).

Богатство почв (Tr): 6 и 7 – мезотрофные условия (6 – 5–5,5-й ступени, 7 – 5,5–6,5-й ступени); 8 – мезоэвтрофные условия (>6,5-й ступени). Содержание азота в почве (Nt): 9 – почвы очень бедные азотом (3–4-я ступени); 10 – почвы, бедные азотом (4–6-я ступени); 11 – почвы, достаточно обеспеченные азотом (>6-й ступени). Кислотность почв (Rc): 12 – кислые почвы (4,5–5,5-й ступени); 13 – слабокислые почвы (5,5–7,5-й ступени); 14 – нейтральные почвы (>7,5-й ступени); 15 – торфяной (перегнойный) горизонт

[Fig. 3. Schemes of location of plant communities in siltation depressions with different habitat conditions. See explanation of the abbreviations of plant communities in the text; below, under the abbreviations of plant communities, the abbreviations of classes are given: **BB** – *Brachypodio-Betuletea*; **AP** – *Alno-Populetea*; **AG** – *Alnetea glutinosae*. Soil moisture (Hd), steps: 1 and 2 – wet conditions (1 – 12–13 steps, 2 – 13–14 steps), 3 and 4 – very wet conditions (3 – 14–15 steps, 4 – 15–16 steps), 5 – swamp-forest conditions (more than 16 steps). Soil trophicity (Tr), steps: 6 and 7 – mesotrophic conditions (6 – 5–5.5 steps, 7 – 5.5–6.5 steps), 8 – mesoeutrophic conditions (more than 6.5 steps). Soil nitrogen concentration (Nt), steps: 9 – very poor in nitrogen (3–4 steps), 10 – poor in nitrogen (4–6 steps), 11 – rather rich in nitrogen (more than 6 steps). Soil acidity (Rc), steps: 12 – acidic soils (4.5–5.5 steps), 13 – slightly acidic soils (5.5–7.5 steps), 14 – neutral soils (more than 7.5 steps). 15 – peat layer]

Такое закономерное расположение сообществ по градиенту увеличения увлажнения местообитаний в западинах позволило нам выстроить их в обобщенный гидрологический ряд. Однако с учетом богатства и доступности питательных веществ в почвах выделилось два варианта гидрологического ряда сообществ. В более бедных (мезотрофных) и слабокислых условиях сообщества класса *Brachypodio-Betuletea* на краю (в верхней части склона) западин далее сменяются заболоченными сообществами класса *Alnetea glutinosae* на склоне и в центре (рис. 3, а, с, е). Отметим, что сходные ряды сообществ, представляющие собой континуум между классами *Brachypodio-Betuletea* и *Alnetea glutinosae*, описаны и на склонах логов овражно-балочных систем в подзонах подтайги и лесостепи Западной Сибири [16, 19]. В более богатых (мезоэвтрофных) и близких к нейтральным условиям на склонах западин сообщества класса *Brachypodio-Betuletea* краев сменяются сообществами класса *Alno-Populetea* на склоне и далее – сообществами *Alnetea glutinosae* в центре западины (рис. 3, b, d). Подобная приуроченность заболоченных сообществ класса *Alnetea glutinosae* к более бедным и кислым условиям местообитаний, по сравнению с сообществами класса *Alno-Populetea*, выявлена и при исследовании черноольшаников на территории европейской части России [36].

В сравнении с другими депрессиями на юго-востоке Западно-Сибирской равнины растительность суффузионных западин наиболее близка растительности овражно-балочных комплексов [16, 19], основу которой составляют гидрологические ряды сообществ класса *Brachypodio-Betuletea* и заболоченных сообществ класса *Alnetea glutinosae* (порядка *Alnetalia glutinosae*). Отметим, что в составе сообществ и западин, и овражно-балочных систем преобладают мезотрофы с меньшим участием мезоэвтрофов. Что связано с формированием и тех и других на богатых почвообразующих породах – суглинках. Значительно отличается от них растительность ложбин древнего стока [13, 21, 22], формирующаяся на песчаных отложениях, сообщества которой представляют таксономический континуум между классами *Pyrolo-Pinetea* Korneck 1974, *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 и *Alnetea glutinosae*. В их составе хорошо представлена группа мезотрофов, но по обилию преобладают менее требовательные к трофности виды – мезоолиготрофы (*Pinus sylvestris*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Cladonia rangiferina*, *Cladonia stellaris*). Отличается от растительности суффузионных западин и растительность долин малых рек, представленная темнохвойными лесами класса *Asaro-Abietetea* Ermakov, Mucina et Zhitlukhina 2016 и заболоченными сообществами класса *Alnetea glutinosae* (порядка *Calamagrostio purpureae-Piceetalia obovatae* Larchina 2010) [20]. Составляющие ее мезотрофные и мезоолиготрофные виды (*Picea obovata*, *Oxalis acetosella* и др.) приурочены к более кислым почвам (их оптимумы по отношению к фактору кислотности почв (Rc) 5,5–6,0 [33], для сравнения см. рис. 2, d).

В растительности западин и овражно-балочных систем на юге Западно-Сибирской равнины прослеживается следующая закономерность. При

движении с севера на юг изменяется структура рядов сообществ, располагающихся по градиенту увлажнения от края к центру депрессий: гидрологический ряд удлиняется со стороны сухого конца и сокращается со стороны влажного конца (рис. 4). В отличие от гидрологических рядов депрессий подтайги и лесостепи, в которых заболоченные сообщества класса *Alnetea glutinosae* смещены на нижние части склонов и центры (рис. 4, b, c) или отсутствуют (рис. 4, d, e), в условиях сравнительно большего увлажнения западин на севере подтаежной подзоны сообщества класса *Alnetea glutinosae* занимают и средние части склонов, а леса класса *Brachypodio-Betuletea* расположены только по краям западин, в верхних частях склонов (рис. 4, a). Вероятно, и сообщества класса *Alno-Populetea* широко распространены в западинах на севере подтаежной подзоны в связи с относительно большим увлажнением их экотопов.

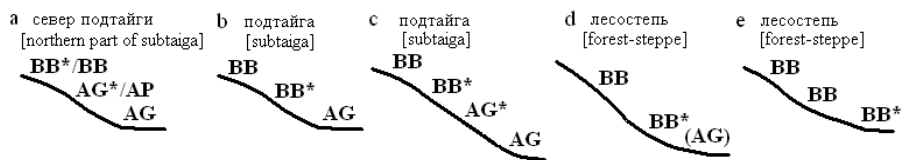


Рис. 4. Схемы расположения растительных сообществ в суффозионных западинах и логах овражно-балочных систем на юге Западно-Сибирской равнины:

a – суффозионные западины Обь-Томского и Обь-Шегарского междуречий;

b–c – составлены по литературным данным: b – суффозионные западины на древних террасах Томи в пределах Кузнецкой котловины [14]; c – овражно-балочные системы на территории бассейна р. Издревая [16]; d – овражно-балочные системы Приобского Плато [19]; e – овражно-балочные системы Бийско-Чумышской возвышенности [39].

BB – мезофильные сообщества класса *Brachypodio-Betuletea*; **BB*** – гигромезофильные сообщества класса *Brachypodio-Betuletea*; **AP** – гигромезофильные сообщества класса *Alno-Populetea*; **AG*** – гигромезофильные сообщества класса *Alnetea glutinosae*;

AG – гигрофильные сообщества класса *Alnetea glutinosae*

[Fig. 4. Schemes of location of plant communities in suffusion depressions and logs of ravine-gully systems in the south of the West Siberian Plain. a – suffusion depressions of the study area;

b–c – schemes based on previously published data: b – suffusion depressions on the ancient Tom river terraces within the Kuznetskaya depression [14]; c – ravine-gully systems of the Izdrevaya river basin [16]; d – ravine-gully systems of the Priobskoye Plateau [19]; e – ravine-gully systems

of the Bya-Chumysh Upland [39]. **BB** – mesophilic plant communities of the class

Brachypodio-Betuletea; **BB*** – hygromesophilic plant communities of the class *Brachypodio-Betuletea*;

AP – hygromesophilic plant communities of the class *Alno-Populetea*; **AG*** – hygromesophilic plant communities of the class *Alnetea glutinosae*; **AG** – hygrophilic plant communities of the class *Alnetea glutinosae*]

В экологической структуре по отношению к фактору трофности в сообществах исследованных нами западин слабо представлены эвтрофные виды, в то время как в сообществах центров некоторых западин лесостепи они доминируют (*Carex acuta*, *C. disticha*, *C. riparia*) [12, 18]. Высокое обилие требовательных к трофности видов в сообществах, вероятно, связано с подпитыванием центров западин грунтовыми водами, минерализация которых в лесостепи может достигать 50 г/дм³ [40]. В то же время грунтовые воды на севере подтаежной подзоны минерализованы слабо (1–3 г/дм³ [40]) и не могут оказывать значительного влияния на трофность местообитаний.

Заключение

Растительные сообщества суффузионных западин на севере подтаежной подзоны отнесены к трем классам растительности: *Brachypodio-Betuletea*, *Alno-Populetea* и *Alnetea glutinosae*. По градиенту роста влажности почв от края к наиболее глубокой точке западины растительные сообщества образуют два варианта гидрологического ряда в зависимости от трофности почв. В западинах с мезотрофными и слабокислыми условиями местообитаний зональные подтаежные леса класса *Brachypodio-Betuletea* в верхней части склона сменяют заболоченные сообщества класса *Alnetea glutinosae* ниже по склону и в центре. В западинах с мезоэвтрофными и близкими к нейтральным условиями местообитаний зональные леса класса *Brachypodio-Betuletea* в верхней части склона ниже по склону сменяют сообщества класса *Alno-Populetea*, которые еще ниже сменяют сообщества класса *Alnetea glutinosae* в более бедных и кислых условиях центра.

По видовому составу и экологической структуре сообществ, а также фитоценотическому разнообразию в целом растительность западин наиболее сходна с растительностью овражно-балочных систем, формирующейся в наиболее близких к ней условиях местообитаний.

Положение суффузионных западин на севере подтаежной подзоны и связанное с этим сравнительно высокое увлажнение местообитаний определяют формирование гидрологического ряда, в котором мезофильные сообщества класса *Brachypodio-Betuletea* занимают только верхние части склонов, а на средних и нижних частях склонов и в центрах западин формируются гигромезофильные и гигрофильные сообщества классов *Alno-Populetea* и *Alnetea glutinosae*. В связи со слабой минерализацией почвенно-грунтовых вод в составе растительных сообществ западин редки и необильны виды-эвтрофы.

Список источников

1. Semeniuk Ch.A., Semeniuk V. Wetland classification: Geomorphic-hydrologic system // TheWetland Book: Structure and Function, Management, and Methods. Dordrecht : Springer, 2018. PP. 1491–1499. doi: 10.1007/978-90-481-9659-3_332
2. Pfadenhauer J.S., Kloetzli F.A. Temperate azonal vegetation // Global Vegetation. Cham : Springer, 2020. PP. 515–549. doi: 10.1007/978-3-030-49860-3_9
3. Копысов С.Г. Многолетний гидрологический режим западин юга таежной зоны Западной Сибири // Известия РАН. Серия географическая. 2015. № 5. С. 130–134. doi: 10.15356/0373-2444-2015-5-130-134
4. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Элювиальные почвы западин Обь-Томского междуречья (подтаежная зона Западной Сибири) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 3 (35). С. 6–25. doi: 10.17223/19988591/35/1
5. Величко А.А., Янг Т., Алексеев А.О., Борисова О.К., Калинин П.И., Конищев В.Н., Кононов Ю.М., Константинов Е.А., Курбанов Р.Н., Панин П.Г., Рогов В.В., Сарана В.А., Тимирева С.Н., Чубаров И.Г. Сравнительный анализ изменений условий осадконакопления за последний межледниково-ледниковый макроцикл в лессовых областях юга Восточно-Европейской равнины (Приазовье) и Центрального Китая (лессовое плато) // Геоморфология. 2017. № 1. С. 3–18. doi: 10.15356/0435-4281-2017-1-3-18

6. Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G., Braslavskaya T.Yu., Starodubtseva E.A., Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Smirnov V.E., Ivanova N.V. Nemoral forests // *European Russian Forests*. Dordrecht : Springer, 2017. PP. 333–476. doi: 10.1007/978-94-024-1172-0_5
7. Yamanaka N., Hou Q.-C., Du Sh. Vegetation of the Loess Plateau // *Restoration and development of the degraded Loess Plateau, China*. Tokyo : Springer, 2014. PP. 49–60. doi: 10.1007/978-4-431-54481-4_4
8. Сапрыкин О.И., Конарбаева Г.А., Смоленцев Б.А. Сравнительная характеристика агрохимических свойств почв в агроландшафтах с западным микрорельефом // *Агрохимия*. 2020. № 10. С. 15–19. doi: 10.31857/S0002188120080104
9. Stratford Ch. Hydrological services of wetlands and global climate change // *TheWetland Book: Structure and Function, Management, and Methods*. Dordrecht : Springer, 2018. PP. 1205–1212. doi: 10.1007/978-90-481-9659-3_238
10. de Groot D., Brander L., Finlayson C.M. Wetland ecosystem services // *TheWetland Book: Structure and Function, Management, and Methods*. Dordrecht : Springer, 2018. PP. 323–333. doi: 10.1007/978-90-481-9659-3_66
11. Писаренко О.Ю., Лашинский Н.Н. Заболоченные леса подтайги и лесостепи Западной Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2020. № 50. С. 52–78. doi: 10.17223/19988591/50/3
12. Генкель А.А., Красовский П.Н. Материалы по изучению озер, займищ, болот и торфяников Западно-Сибирской лесостепи // *Ученые записки Пермского государственного университета*. 1937. Т. 3, вып. 1. С. 3–75.
13. Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
14. Лашинский Н.Н., Макунина Н.И., Гуляева А.Ф. Структура растительного покрова древних террас реки Томь в центральной части Кузнецкой котловины // *Растительный мир Азиатской России*. 2011. № 1. С. 55–65.
15. Лашинский Н.Н., Ветлужских Н.В. Леса класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* на северном пределе их распространения // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2009. № 3 (7). С. 5–18.
16. Лашинский Н.Н., Тищенко М.П., Писаренко О.Ю., Лашинская Н.В. Растительный покров подтаежных ландшафтов предгорной равнины правобережья реки Оби // *Растительность России*. 2014. № 24. С. 63–85. doi: 10.31111/vegus/2014.24.63
17. Лашинский Н.Н. Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск : Гео, 2009. 263 с.
18. Королук А.Ю., Киприянова Л.М. Продромус естественной растительности юго-востока Западной Сибири (Алтайский край и Новосибирская область) // *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. 1998. Вып. 4. С. 63–82.
19. Лашинский Н.Н., Лашинская Н.В. Травяные мелколиственные леса овражно-балочных систем Приобского плато (Западная Сибирь) // *Растительность России*. 2012. № 21. С. 78–95. doi: 10.31111/vegus/2012.21.78
20. Лашинский Н.Н., Писаренко О.Ю. Темнохвойные леса Западно-Сибирской равнины на южном пределе распространения // *Растительность России*. 2016. № 28. С. 89–107. doi: 10.31111/vegus/2016.28.89
21. Платонов Г.М. Болота северной части междуречья Оби и Томи // *Заболоченные леса и болота Сибири* / под ред. Н.И. Пьявченко. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 65–95.
22. Лашинский Н.Н., Королук А.Ю., Тищенко М.П., Лашинская Н.В. Синтаксономия и пространственная структура растительности Бурлинского ленточного бора // *Растительный мир Азиатской России*. 2018. № 1 (29). С. 57–81. doi: 10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(57-81)
23. Лапшина Е.Д. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск : Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, 2010. 186 с.

24. Хмелев В.А., Давыдов В.В. Генезис и эколого-хозяйственные свойства почв лесостепи Томского Приобья // Проблемы региональной экологии. 1995. Вып. 4. С. 5–144.
25. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Лапшина Е.Д., Березин А.Е., Лыготин В.А., Мульдьяров Е.Я. Природно-ресурсное районирование Томской области. Томск : Изд-во «Спектр» ИОА СО РАН, 1997. 40 с.
26. Евсеева Н.С. География Томской области: Природные условия и ресурсы. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. 222 с.
27. Панченко Е.М., Дюкарев А.Г. Зонирование территории Обь-Томского междуречья по эколого-функциональному принципу // Вестник Томского государственного университета. 2015. № 394. С. 250–260. doi: 10.17223/15617793/394/39
28. Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. Hague, 1978. PP. 287–399. doi: 10.1007/978-94-009-9183-5_9
29. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. Vol. 19, Iss. 1. PP. 3–264. doi: 10.1111/avsc.12257
30. Ермаков Н.Б. Продромус высших единиц растительности России // Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : АН РБ, «Гилем», 2012. С. 377–483.
31. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.
32. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A.A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. PP. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
33. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 197 с.
34. Зверев А.А., Бабешина Л.Г. Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины по ведущим экологическим факторам: объекты, материалы и методические основы // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 325. С. 167–173.
35. Braslavskaya T.Yu. Floodplains // European Russian Forests. Dordrecht : Springer, 2017. PP. 477–507. doi: 10.1007/978-94-024-1172-0_6
36. Морозова О.В., Беляева Н.Г., Гнеденко А.Е., Суслова Е.Г., Черненко Т.В. Синтаксономия и экология черноольшаников Московской области // Растительность России. 2021. № 42. С. 42–62. doi: 10.31111/vegus/2021.42.42
37. Соколова Т.А. Классификация черноольшаников песчаных массивов Ростовской области // Растительность России. 2015. № 26. С. 108–128. doi: 10.31111/vegus/2015.26.108
38. Номоконов Л.И. Очерк растительности Антибесского совхоза Мариинского района // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1950. № 2. С. 59–81.
39. Макунина Н.Н., Королюк А.Ю., Мальцева Т.В. Растительность Бийско-Чумышской возвышенности // Растительность России. 2010. № 16. С. 40–55. doi: 10.31111/vegus/2010.16.40

40. Elizarova T.N., Klenov B.M. Natural, geographical, halogeochemical and soil features of Western Siberia // *Sabkha Ecosystems. Volume II: West and Central Asia* / M. Ajmal Khan et al. (eds.). Dordrecht: Springer, 2006. PP. 201–209.

References

1. Semeniuk ChA, Semeniuk V. Wetland classification: Geomorphic-hydrologic system. *TheWetland Book: Structure and Function, Management, and Methods*. Finlayson CM et al., editors. Dordrecht: Springer; 2018. pp. 1491-1499. doi: 10.1007/978-90-481-9659-3_332
2. Pfadenhauer JS, Kloetzi FA. Temperate azonal vegetation. *Global Vegetation*. Cham: Springer; 2020. pp. 515-549. doi: 10.1007/978-3-030-49860-3_9
3. Kopysov SG. Long-Time Hydrological Regime of the Local Depressions of the Southern Taiga Zone of Western Siberia. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*. 2015;5:130-134. doi: 10.15356/0373-2444-2015-5-130-134 In Russian
4. Dyukarev AG, Pologova NN. Eluvial soils of depressions at the Ob-Tom interfluvium (the subtaiga zone of Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):6-25. doi: 10.17223/19988591/35/1 In Russian
5. Velichko AA, Yang T, Alekseev AO, Borisova OK, Kalinin PI, Konishchev VN, Kononov YuM, Konstantinov EA, Kurbanov RN, Panin PG, Rogov VV, Sarana VA, Timireva SN, Chubarov IG. A comparative analysis of changing sedimentation conditions during the last interglacial-glacial macrocycle in the loess areas of the southern east European Plain (the Azov sea region) and Central China (Loess Plateau). *Geomorfologiya*. 2017;1:3-18. doi: 10.15356/0435-4281-2017-1-3-18 In Russian
6. Smirnova OV, Bobrovsky MV, Khanina LG, Braslavskaya TYu, Starodubtseva EA, Evstigneev OI, Korotkov VN, Smirnov VE, Ivanova NV. Nemoral forests. *European Russian Forests*. Smirnova OV et al., editors. Dordrecht: Springer; 2017. pp. 333-476. doi: 10.1007/978-94-024-1172-0_5
7. Yamanaka N, Hou Q-C, Du Sh. Vegetation of the Loess Plateau. *Restoration and development of the degraded Loess Plateau, China*. Tsunekawa A et al., editors. Tokyo: Springer; 2014. pp. 49-60. doi: 10.1007/978-4-431-54481-4_4
8. Saprykin OI, Konarbaeva GA, Smolentsev BA. Comparative description of soil agrochemical properties in agricultural landscapes with microdepressions. *Agrokimiya*. 2020;10:15-19. doi: 10.31857/S0002188120080104 In Russian
9. Stratford Ch. Hydrological services of wetlands and global climate change. *TheWetland Book: Structure and Function, Management, and Methods*. Finlayson CM et al., editors. Dordrecht: Springer; 2018. pp. 1205-1212. doi: 10.1007/978-90-481-9659-3_238
10. de Groot D, Brander L, Finlayson CM. Wetland ecosystem services. *TheWetland Book: Structure and Function, Management, and Methods*. Finlayson CM et al., editors. Dordrecht: Springer; 2018. pp. 323-333. doi: 10.1007/978-90-481-9659-3_66
11. Pisarenko OYu, Lashchinsky NN. Swamp forests of the West-Siberian subtaiga and forest-steppe. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;50:52-78. doi: 10.17223/19988591/50/3 In Russian
12. Genkel' AA, Krasovskiy PN. Materialy po izucheniyu ozer, zaymishch, bolot i torfyanikov Zapadno-Sibirskoy lesostepi [***]. *Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo universiteta*. 1937;3(1):3-75 In Russian
13. Ermakov NB. Raznoobrazie boreal'noy rastitel'nosti Severnoy Azii. Gemiboreal'nye lesa. Klassifikatsiya i ordinatsiya [***]. Novosibirsk: Siberian branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2003. 232 p. In Russian
14. Lashchinsky NN, Makunina NI, Gulyaeva AF. Spatial structure of vegetation cover on ancient Tom' river terraces in central part of Kuznetskaya depression. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii = Plant Life of Asian Russia*. 2011;1(7):55-65. In Russian

15. Lashchinskiy NN, Vetluzhskich NV. *Brachypodio-Betuletea* forests on their northern limit. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2009;3(7):5-18. In Russian
16. Lashchinskiy NN, Tishchenko MP, Pisarenko OYu, Lashchinskaya NV. Vegetation cover of subtaiga landscapes in premountain plain on a right bank of the Ob river. *Vegetation of Russia. St Petersburg*. 2014;24:63-85. doi: 10.31111/vegus/2014.24.63 In Russian
17. Lashchinskiy NN. Rastitel'nost' Salairskogo kryazha [Vegetation of Salair ridge]. Novosibirsk: Academic Publishing House "GEO" Publ.; 2009. 264 p. In Russian
18. Korolyuk AYu, Kipriyanova LM. Prodrumus estestvennoy rastitel'nosti yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri (Altayskiy kray i Novosibirskaya oblast') [Prodrumus of natural vegetation of the South-East of West Siberia (Altai Krai and Novosibirsk Region)]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana. Sbornik nauchnykh statey gerbariya im. V.V. Sapozhnikova* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan. Proceedings]. Vol. 4. Kupriyanov AN, editor. Barnaul: AGU Publ.; 1998. pp. 63-89. In Russian
19. Lashchinskiy NN, Lashchinskaya NV. Small-leaved herbaceous forests in galley and ravine systems of Priobskoe plateau (West Siberia). *Vegetation of Russia. St Petersburg*. 2012;21:78-95. doi: 10.31111/vegus/2012.21.78 In Russian
20. Lashchinsky NN, Pisarenko OYu. Dark coniferous forests of West Siberian Plain on their southern limit. *Vegetation of Russia. St Petersburg*. 2016;28:89-107. doi: 10.31111/vegus/2016.28.89 In Russian
21. Platonov GM. Bolota severnoy chasti mezhdurech'ya Obi i Tomi [Mires of the northern part of the Ob-Tom interfluvium]. In: *Zabolochnyye lesa i bolota Sibiri* [Boggy forests and swamps of Siberia]. P'yavchenko NI, editor. Moscow: Akademiya nauk SSSR Publ.; 1963. pp. 65-95. In Russian
22. Lashchinsky NN, Korolyuk AYu, Tishchenko MP, Lashchinskaya NV. Syntaxonomy and spatial structure of the Burla ribbon pine forest. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii = Plant Life of Asian Russia*. 2018;1(29):57-81. doi: 10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(57-81) In Russian
23. Lapshina ED. Rastitel'nost' bolot yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Mire vegetation of West Siberian southeast]. Novosibirsk: Novosibirsk State Univ. Publ.; 2010. 186 p. In Russian
24. Khmelev VA, Davydov VV. Genezis i ekologo-khozyaystvennyye svoystva pochv lesostepi Tomskogo Priob'ya [***]. *Problemy regional'noy ekologii*. 1995;4:5-144. In Russian
25. Dyukarev AG, Pologova NN, Lapshina ED, Berezin AE, L'gotin VA, Mul'diyarov EYa. Prirodno-resursnoe rayonirovanie Tomskoy oblasti [***]. Tomsk: Spektr Publ.; 1997. 40 p. In Russian
26. Evseeva NS. Geografiya Tomskoy oblasti: Prirodnye usloviya i resursy [***]. Tomsk: Tomsk State Univ. Publ.; 2001. 222 p. In Russian
27. Panchenko EM, Dyukarev AG. Zoning of the Ob-Tom interfluvium territory by the ecological and functional principle. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2015;394:250-260. doi: 10.17223/15617793/394/39 In Russian
28. Westhoff V, Maarel E. The Braun-Blanquet approach. Classification of plant communities. Whittaker RH, editor. Hague. 1978:287-399. doi: 10.1007/978-94-009-9183-5_9
29. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat J-P, Raus T, Čarni A, Šumberová K, Willner W, Dengler J, Gavilán García R, Chytrý M, Hájek M, Di Pietro R, Jakushenko D, Pallas J, Daniëls FJA, Bergmeier E, Santos Guerra A, Ermakov N, Valachović M, Schaminée JHJ, Lysenko T, Didukh YP, Pignatti S, Rodwell JS, Capelo J, Weber HE, Solomeshch A, Dimopoulos P, Aguiar C, Hennekens SM, Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(S1):3-264. doi: 10.1111/avsc.12257
30. Ermakov NB. Prodrumus vysshikh edinit rastitel'nosti Rossii [***]. In: Mirkin BM, Naumova LG. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti* [***]. Ufa: Gilem Publ.; 2012. pp. 377-483. In Russian

31. Konspekt flory Aziatskoy Rossii: Sosudistye rasteniya [***]. Baykov KS, editor. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2012. 640 p. In Russian
32. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA, Abolina AA, Akatova TV, Baisheva EZ, Bardunov LV, Baryakina EA, Belkina OA, Bezgodov AG, Boychuk MA, Cherdantseva VYa, Czernyadjeva IV, Doroshina GYa, Dyachenko AP, Fedosov VE, Goldberg IL, Ivanova EI, Jukoniene I, Kannukene L, Kazanovsky SG, Kharzinov ZKh, Kurbatova LE, Maksimov AI, Mamatkulov UK, Manakyan VA, Maslovsky OM, Napreenko MG, Otnyukova TN, Partyka LYa, Pisarenko OYu, Popova NN, Rykovsky GF, Tubanova DYa, Zheleznova GV, Zolotov VI. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
33. Tsyganov DN. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynoshirokolistvennykh lesov [***]. Moscow: Nauka Publ.; 1983. 197 p. In Russian
34. Zverev AA, Babeshina LG. Otsenka usloviy mestoobitaniy sfagnovykh mkhov Zapadno-Sibirskoy ravniny po vedushchim ekologicheskim faktoram: ob"ekty, materialy i metodicheskie osnovy [***]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta = Tomsk State University Journal*. 2009;325:167-173. In Russian
35. Braslavskaya TYu. Floodplains. *European Russian Forests*. Smirnova OV et al., editors. Dordrecht: Springer; 2017. pp. 477-507. doi: 10.1007/978-94-024-1172-0_6
36. Morozova OV, Belyaeva NG, Gnedenko AE, Suslova EG, Chernenkova TV. Syntaxonomy and ecology of the Moscow Region black alder communities. *Vegetation of Russia. St Petersburg*. 2021;42:42-62. doi: 10.31111/vegrus/2021.42.42 In Russian
37. Sokolova TA. Classification of alder forests on sandy massifs in the Rostov region. *Vegetation of Russia. St Petersburg*. 2015;26:108-128. doi: 10.31111/vegrus/2015.26.108 In Russian
38. Nomokonov LI. Ocherk rastitel'nosti Antibesskogo sovkhosa Mariinskogo rayona [The essay of the vegetation of the Antibessky state farm in Mariinsky district]. *Byullyuten' Sibirskogo Botanicheskogo Sada*. 1950;2:59-81. In Russian
39. Makunina NN, Korolyuk AYu, Maltseva TV. The vegetation of the Bya-Chumysh Upland. *Vegetation of Russia. St Petersburg*. 2010;16:40-55. doi: 10.31111/vegrus/2010.16.40. In Russian
40. Elizarova TN, Klenov BM. Natural, geographical, halogeochemical and soil features of Western Siberia. *Sabkha Ecosystems. West and Central Asia*. Ajmal Khan M et al., editors. Dordrecht: Springer; 2006;2. pp. 201-209.

Информация об авторах:

Климова Нина Владимировна – н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск, Россия).

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-3253-1493>

E-mail: ninmilk@yandex.ru

Чернова Наталья Александровна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск, Россия).

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-1951-7192>

E-mail: naitina79@mail.ru

Дюкарев Анатолий Григорьевич – д-р геогр. наук, г.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск, Россия).

E-mail: DAG@imces.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Nina V. Klimova, Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS (Tomsk, Russian Federation).

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-3253-1493>

E-mail: ninmilk@yandex.ru

Natalia A. Chernova, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS (Tomsk, Russian Federation).

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-1951-7192>

E-mail: naitina79@mail.ru

Anatoly G. Dyukarev, Dr. Sci. (Geogr.), Chief Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: DAG@imces.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.02.2022;
одобрена после рецензирования 08.11.2022; принята к публикации 29.12.2022.*

*The article was submitted 15.02.2022;
approved after reviewing 08.11.2022; accepted for publication 29.12.2022.*

Научная статья

УДК 630*182.21(574.42):528.88

doi: 10.17223/19988591/59/5

Использование зимних и ранневесенних космоснимков для оценки проективного покрытия березняков на залежах

**Николай Иванович Федоров¹, Ильшат Ринатович Туктамышев²,
Павел Сергеевич Широких³, Василий Борисович Мартыненко⁴,
Лениза Гумеровна Наумова⁵**

^{1, 2, 3, 4} Уфимский институт биологии УФИЦ РАН, Уфа, Россия

⁵ Башкирский государственный педагогический университет им. Акумуллы, Уфа, Россия

¹ fedorov@anrb.ru

² ishatik@yandex.ru

³ shirpa@mail.ru

⁴ vasmr@anrb.ru

⁵ leniza.gumerovna@yandex.ru

Аннотация. На примере зарастающих сельскохозяйственных угодий, расположенных в зоне широколиственных лесов Республики Башкортостан, рассмотрена возможность оценки проективного покрытия формирующихся на залежах березняков по значениям спектральной яркости каналов зимних и ранневесенних космоснимков, а также по значениям нормализованного разностного индекса лесного снега NDFS_L. В качестве исходных данных использованы проективное покрытие древесного яруса на 189 модельных участках березняков, описанных в июле 2021 г., и космоснимки Sentinel-2, Landsat 7 и Landsat 8. Наилучшие результаты получены при использовании красного канала ранневесенних снимков в период сохранения снежного покрова (с середины марта до первой половины апреля). Корреляция между проективным покрытием и спектральной яркостью красного канала составила –0,90. Модель позволяет достаточно точно определять проективное покрытие березняков возрастом от 18 до 20 лет, которые преобладают на залежах в зоне распространения широколиственных лесов в Республике Башкортостан. Установлена возможность использования полученных моделей для оценки проективного покрытия березняков на более ранних стадиях зарастания сельскохозяйственных угодий.

Ключевые слова: заброшенные сельскохозяйственные угодья, зарастание, березняки, Sentinel-2, Landsat, спектральные каналы, Южно-Уральский регион, Предуралье

Источник финансирования: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00186, <https://rscf.ru/project/22-24-00186/>

Для цитирования: Федоров Н.И., Туктамышев И.Р., Широких П.С., Мартыненко В.Б., Наумова Л.Г. Использование зимних и ранневесенних космоснимков для оценки проективного покрытия березняков на залежах // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 59. С. 110–127. doi: 10.17223/19988591/58/5

Application of the Winter and Early-Spring Satellite Images for Assessment of the Birch Forest Coverage on the Abandoned Agricultural Lands

Nikolay I. Fedorov¹, Ilshat R. Tuktamyshev², Pavel S. Shirokikh³,
Vasily B. Martynenko⁴, Leniza G. Naumova⁵

^{1, 2, 3, 4}Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation

⁵Bashkir State Pedagogical University n.a. M. Akmulla, Ufa, Russian Federation

¹fedorov@anrb.ru

²ishatik@yandex.ru

³shirpa@mail.ru

⁴vasmar@anrb.ru

⁵leniza.gumerovna@yandex.ru

Summary. More than 40 million hectares of agricultural land were abandoned after the collapse of the Soviet Union. A significant part of the land is covered by spontaneously regenerating woody and shrubby vegetation. When identifying the forest regeneration, the stands with a tree cover of more than 50% are accurately identified. It is difficult to identify the initial stages of forest regeneration on the abandoned agricultural lands using summer satellite images because of little difference between the young trees and saplings due to their low height and low density on the one hand, and herbaceous vegetation on the other. The purpose of this work was to apply winter and early-spring satellite images for assessments of the tree cover of birch-dominated stands (*Betula pendula* Roth.) formed on the abandoned agricultural lands (See Fig. 1).

We used 189 relevés of birch forests on the abandoned agricultural lands in the broad-leaved forest zone of the Republic of Bashkortostan. A regression analysis of the evaluation of the tree cover was carried out using the values of the spectral reflectance of the RED, NIR, SWIR11, and SWIR12 bands, as well as the values of the NDFS1 snow index from seven cloudless Sentinel-2 images taken between 04.11.2020 and 13.05.2021 (See Fig. 2, 3). When selecting optimal regression models, the values of correlation coefficients (R) and determination coefficients (R²) were used to assess the model quality. To test the possibility of using the obtained models for assessing the tree cover of the stand at earlier succession stages, we involved the data on the tree cover from 36 geobotanical relevés, where the crown density of the stand was visually evaluated in July 2013. Then, the described procedure was applied to calculate the tree cover using the Landsat-8 image taken on 25.03.2014.

When creating regression models to calculate the tree cover, the best results were obtained using the red band of early spring images during the period when snowpack is still solid (from mid-March to the first half of April) (See Table 1). The correlation between the tree cover and the spectral reflectance of the red band was -0.90. The model allowed us to determine accurately the tree cover of birch forests aged from 18 to 20 years which prevail in the zone of broad-leaved forests in the Republic of Bashkortostan. The accuracy of the model for determining the tree cover according to the obtained regression models for other dates is unstable and highly likely influenced by the snow depth and the seasonal dynamics of changes in the radiation intensity of the red and infrared bands (See Table 2, 3).

To conclude, the equations calculated from modern satellite images can be used to assess the tree cover using retrospective images at earlier succession stages of the

abandoned field recovery. When using early-spring images, the snow depth should be taken into account since the snowpack melting dates can vary greatly from year to year.

The paper contains 3 Figures, 3 Tables, and 41 References.

Keywords: abandoned agricultural lands, spontaneous forest regeneration, birch forests, Sentinel-2, Landsat-8, spectral bands, the Urals

Funding: The study was supported by the grant from the Russian Science Foundation No. 22-24-00186, <https://rscf.ru/project/22-24-00186/>

For citation: Fedorov NI, Tuktamyshev IR, Shirokikh PS, Martynenko VB, Naumova LG. Application of the Winter and Early-Spring Satellite Images for Assessment of the Birch Forest Coverage on the Abandoned Agricultural Lands. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;59:110-127. doi: 10.17223/19988591/59/5

Введение

После распада Советского Союза было заброшено более 40 млн га сельскохозяйственных угодий [1]. Значительная часть из них зарастает древесно-кустарниковой растительностью [2–6]. Территория Республики Башкортостан входит в число регионов с наибольшим процентом неиспользуемых пахотных сельскохозяйственных угодий, зарастающих лесной растительностью, и их площадь составляет более 4 млн га [7]. Большая часть зарастающих лесом участков по-прежнему числится как сельскохозяйственные земли, и реальный масштаб этой ситуации изучен не до конца. В зависимости от стадии сукцессии и почвенных условий зарастающие лесом участки могут быть в дальнейшем использованы в качестве источника древесины или же после раскорчевки в качестве сельхозугодий. Для выявления и картирования зарастающих лесом сельхозугодий достаточно эффективно использование данных, полученных с помощью беспилотных летательных аппаратов или космических спутников Земли [8–9]. Они позволяют выявлять формы землепользования и изменения растительности на участках заброшенных пахотных полей [10–15]. При проведении исследования на локальных территориях наиболее часто используются данные спутников серии Landsat [16], а также спутника Sentinel-2, а для оценок на уровне регионов – снимки MODIS с разрешением 250–500 м [17]. Для идентификации заброшенных земель на основе многолетних серий данных может использоваться многолетний тренд временных рядов изменения значений нормализованного относительного вегетационного индекса растительности (NDVI) в процессе формирования залежной растительности [14]. Так, для дифференциации пашни и залежей используются изменения NDVI на пашнях, связанных с циклом посев–рост–сбор урожая, которые не наблюдаются на заброшенных полях [18]. Индекс NDVI иногда используется в сочетании с другими индексами [19], в том числе с коротковолновым вегетационным индексом (SWVI) [20] и вегетационным индексом стареющей растительности на основе красного и среднего инфракрасного каналов (NDSVI) [19, 21]. При оценке информативности отдельных спек-

тральных каналов мультиспектральных снимков отмечается информативность красного канала для анализа зарастания нелесных земель по разновременным снимкам [19].

При выявлении зарастающих залежей достаточно точно выделяются участки древостоя с проективным покрытием только более 50% [19, 22–24]. При этом есть необходимость выявления начальных стадий зарастания лесом залежей для анализа восстановительных сукцессий, оценки площадей неиспользуемых земель, а также потенциала депонирования углерода этой растительностью [25–31]. Препятствием для выявления начальных стадий зарастания древесными видами заброшенных сельскохозяйственных угодий по летним космоснимкам является слабое отличие древесного подроста от травянистой растительности из-за его низкой высоты и небольшой сомкнутости. Вместе с тем есть опыт использования зимних снимков для оценки плотности и запаса древесины стволов взрослого древостоя с использованием красного канала. Методика основана на корреляции интенсивности отражения от снега солнечных лучей межкрупных пространств с этими лесохозяйственными характеристиками [32–33]. Для решения обратной задачи – оценки количества снега в кронах деревьев – используется относительный нормализованный индекс лесного снега (NDFSИ) [34]. Таким образом, нами сделано предположение, что космоснимки, отснятые в период наличия устойчивого снежного покрова, могут быть также использованы и для оценки проективного покрытия, формирующегося в ходе лесовосстановительной сукцессии древостоя на залежах. Цель данной работы – анализ возможностей использования зимних и ранневесенних космоснимков для оценки проективного покрытия древостоя с доминированием берёзы повислой (*Betula pendula* Roth.), формирующегося на заброшенных пашнях в зоне распространения широколиственных лесов Республики Башкортостан.

Материалы и методики исследования

Сбор основного полевого материала для исследования проводился в июле 2021 г. на участке зарастающих лесом сельскохозяйственных угодий размером 10 × 10 км в зоне широколиственных лесов в Мишкинском районе Республики Башкортостан (рис. 1).

Сельскохозяйственное использование участков пашни, занятых в настоящее время залежной растительностью, прекратилось в начале 2000-х гг., и в момент проведения исследования на большинстве участков залежей возраст древостоя с доминированием берёзы (*B. pendula*) составлял 18–20 лет. Тем не менее на отдельных участках встречались более молодые деревья возрастом от 11 до 15 лет, что связано как с более поздним прекращением использования отдельных участков полей, так и, в некоторых случаях, с большей удаленностью от источников семян. Высота древостоя на залежах в момент проведения исследования составляла в среднем 12 м (от 5 до 18 м).

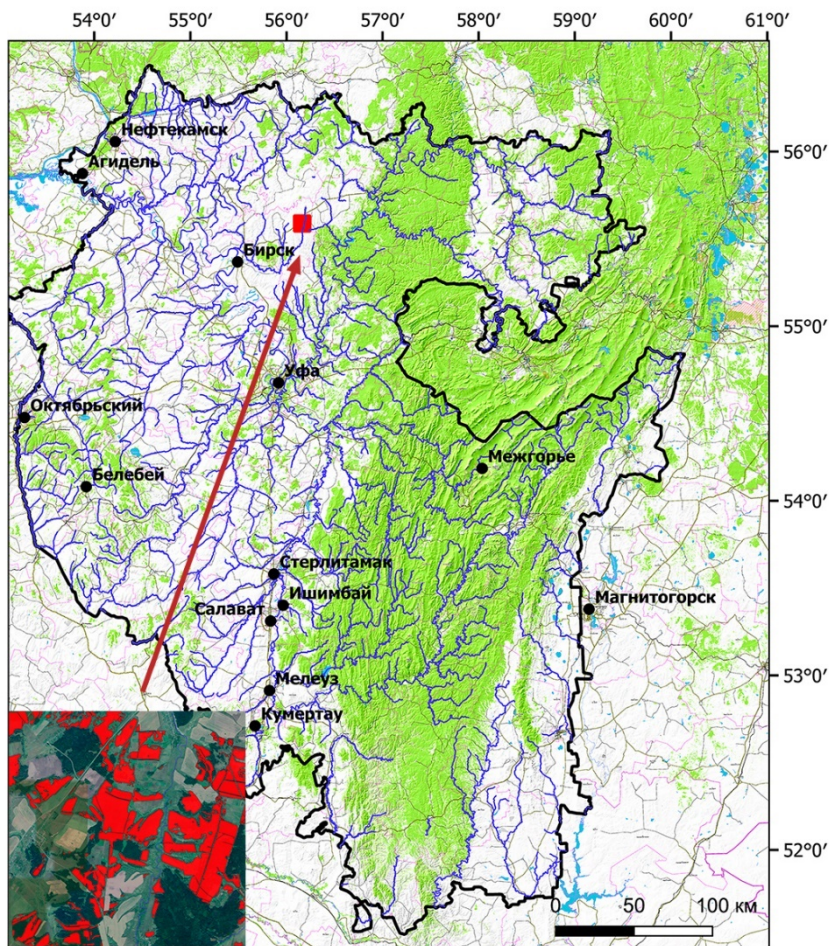


Рис. 1. Модельный участок территории заброшенных сельскохозяйственных угодий, зарастающих березняками, расположенный в зоне широколиственных лесов в Мишкинском районе Республики Башкортостан. Красным цветом на выноске показаны зарастающие лесом залежи

[Fig. 1. Model site of abandoned agricultural land overgrown with birch forests located in the zone of broad-leaved forests in the Mishkinsky district of the Republic of Bashkortostan. The abandoned fields covered by birch young trees and saplings are shown in red on the inset map]

В древесном ярусе березняков единично встречались осина (*Populus tremula* L.), ива козья (*Salix caprea* L.), вяз (*Ulmus glabra* Huds.), а также сосна (*Pinus sylvestris* L.) (вблизи посадок этого вида). На предварительном этапе с использованием пакета QGIS 3.24 [35] была создана сеточная карта с размером ячеек 30×30 м, границы которых совпадали с границами пикселей космоснимков Landsat 5–8, что позволило использовать разновременные космоснимки для создания маски залежей. Сеточный слой использовался для подбора на снимке Google участков с различной сомкнутостью древесного яруса. В период экспедиции на этих участках закладывались

пробные площади размером 30×30 м, центры которых совпадали с центрами отобранных ячеек сеточной карты. Всего было заложено 189 пробных площадей, на которых отмечались сомкнутость крон, состав и высота древостоя. Высота древостоя отмечалась по породам. Пробные площади с участием сосны из анализа исключались.

Для анализа возможностей оценки проективного покрытия древостоя по зимним и ранневесенним космоснимкам использованы семь безоблачных снимков Sentinel-2, отснятых в период с 04.11.2020 г. по 13.05.2021 г., полученных с сайта USGS [36]. Снимок от 08.04.2021 г. является последним снимком, отснятым в период наличия устойчивого снежного покрова. При расчетах использованы значения спектральной яркости каналов: красного (RED) в диапазоне 0,645–0,683 мкм, ближнего инфракрасного (NIR) в диапазоне 0,763–0,908 мкм, а также двух коротковолновых инфракрасных каналов в диапазоне 1,542–1,685 мкм (SWIR11) и в диапазоне 2,081–2,323 мкм (SWIR12). Кроме того, использовался нормализованный разностный индекс лесного снега NDFSИ, который рассчитывается по формуле

$$\text{NDFSИ} = \frac{(\text{NIR} - \text{SWIR12})}{(\text{NIR} + \text{SWIR12})}.$$

Расчет средних значений спектральной яркости пикселей, соответствующих пробным площадям, проводился модулем QGIS «Зональная статистика» [35]. Регрессионный анализ расчета проективного покрытия березняков по полученным значениям спектральной яркости каналов и значений NDFSИ проводился в программе «Statgraphics Centurion 19», при подборе оптимальных регрессионных моделей использован алгоритм «Comparison of Alternative Models» [37]. В качестве критериев качества модели использовались величины значений коэффициентов корреляции (R) и детерминации (R²). Для проверки возможностей использования полученных моделей для оценки проективного покрытия древостоя на более ранних сукцессионных стадиях проводился расчёт проективного покрытия березняков по снимку Landsat 8 от 25.03.2014 для 36 площадок, соответствующих геопривязанным геоботаническим описаниям, на которых выполнялась оценка сомкнутости крон древостоя в июле 2013 г.

Результаты исследования и обсуждения

На начальном этапе исследования по всем имеющимся космоснимкам рассчитывались регрессионные уравнения оценки проективного покрытия березняков по значениям яркости каналов и NDFSИ. В период наличия снежного покрова они почти во всех случаях аппроксимировались нелинейными уравнениями. Из рис. 2 видно, что в отсутствие снежного покрова в осенний период все модели характеризовались относительно низкими значениями коэффициентов корреляции (R) и детерминации (R²), что объясняется наличием травянистой растительности, опавших листьев и открытой почвы, которые вносили существенный вклад в поглощение в использованных при построении моделей спектрах.

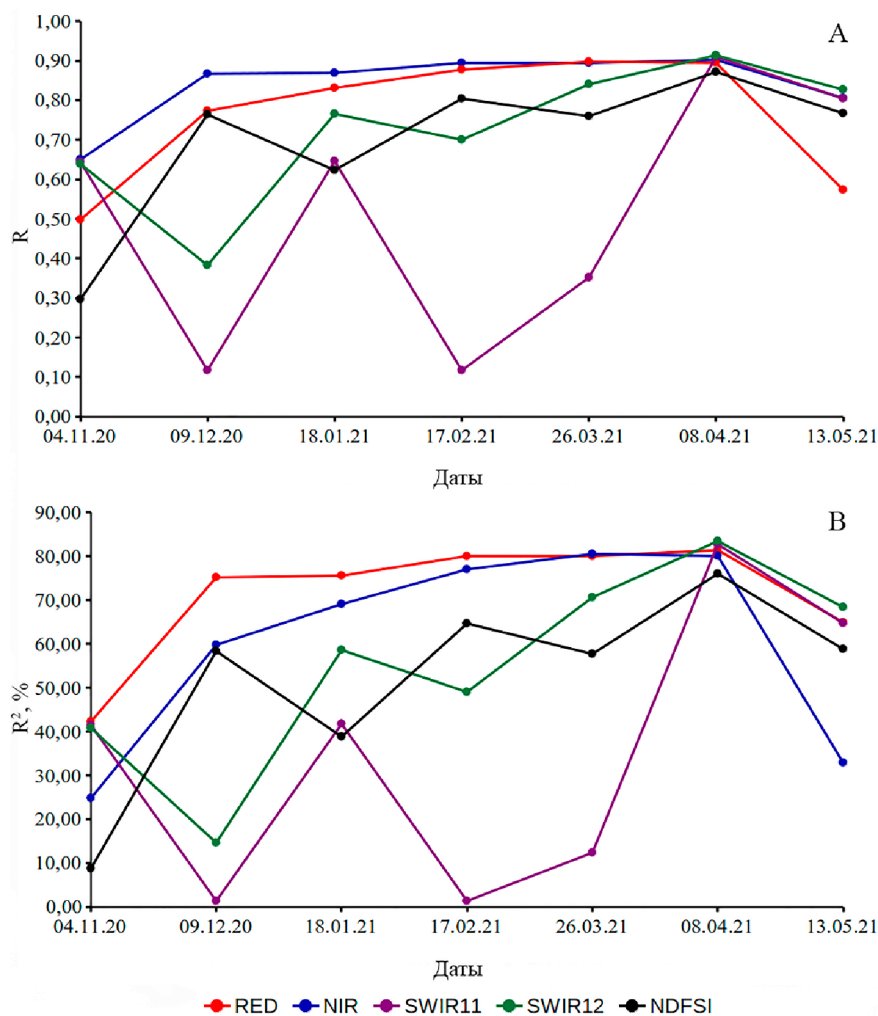


Рис. 2. Временная динамика коэффициентов корреляции (R) и детерминации (R^2) регрессионных моделей проективного покрытия березняков на заброшенных сельскохозяйственных угодьях, рассчитанных по спектральной яркости красного и ближних инфракрасных каналов и индекса NDFS1: *A* – коэффициент корреляции (значения приведены по модулю для удобства сопоставления с R^2); *B* – коэффициент детерминации

[Fig. 2. Temporal dynamics of changes in the coefficients of correlation (R) and determination (R^2) of regression models for the birch forest cover on the abandoned agricultural land, calculated from the spectral reflectance of red and near infrared bands, as well as the NDFS1 index: *A* – correlation; *B* – determination]

У моделей, рассчитанных по каналам RED и NIR, эти значения минимальны, а у остальных моделей есть более низкие значения в зимний период. В первой половине мая у всех моделей значения этих коэффициентов снова снижаются вследствие вклада в поглощение открытой почвы. Особен-

но сильное падение значений рассматриваемых коэффициентов отмечается у модели, построенной по ближнему инфракрасному каналу NIR. В целом с поздней осени до ранней весны значения коэффициентов R и R^2 у каждой из полученных моделей изменялись сходным образом. В зимний период вариабельность этих коэффициентов у моделей, рассчитанных по каналам RED и NIR, оказался значительно ниже, чем в моделях, рассчитанных по каналам SWIR11, SWIR12 и с использованием индекса NDFSИ. При этом с ноября по декабрь значение R^2 у модели по RED быстрее повышается, чем у модели по NIR, а значение R быстрее повышается у модели по NIR. В ранневесенний период (26.03 и 08.04.2021) коэффициенты у этих двух моделей не различались.

Причины вариабельности R и R^2 у моделей, построенных по SWIR11, SWIR12 и NDFSИ, не ясны. Было бы логично предположить, что она связана с климатическими отклонениями в дни пролета спутника. Однако по данным ближайшей метеостанции, расположенной в 35 км (г. Бирск), непосредственно в даты или накануне космосъемки сильных отклонений по температуре воздуха или количеству выпавших осадков не наблюдалось. Таким образом, при моделировании проективного покрытия древесостоя наиболее стабильные результаты могут быть получены при использовании каналов RED и NIR космоснимков, отснятых в конце марта – начале апреля. Из рис. 2 видно, что наиболее оптимальным для моделирования является снимок от 08.04.2021 г. Возможно, это связано с тем, что во второй половине марта – начале апреля толщина снежного покрова снизилась в связи с повышением дневных температур до положительных [38], что несколько увеличило высоту надснежной части стволов деревьев. Кроме того, на ветвях деревьев в начале апреля растаял снег. Результаты регрессионного анализа оценки проективного покрытия древесного яруса по значениям яркости каналов RED и NIR по снимку, отснятому 08.04.2021 г., приведены на рис. 3 и в табл. 1.

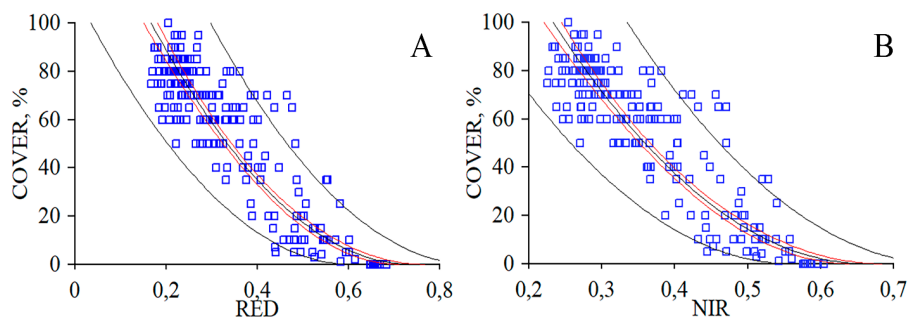


Рис. 3. Регрессионные модели оценки проективного покрытия древесного яруса (COVER) по значениям яркости каналов космоснимка Sentinel-2, отснятого 08.04.2021 г.: *A* – по красному (RED); *B* – по ближнему инфракрасному (NIR) каналам

[Fig. 3. Regression models for estimating the layer cover (COVER) by the reflectance values of the Sentinel-2 bands of the satellite image taken on 08.04.2021: *A* – red (RED); *B* – near infrared (NIR) bands]

Таблица 1 [Table 1]

Регрессионная модель оценки проективного покрытия березняков по значениям красного (RED) и ближнего инфракрасного (NIR) каналов, рассчитанным по космоснимку Sentinel-2 от 08.04.2021 г.

[Regression model of the evaluation of the birch forest cover using the values of the RED and NIR bands calculated from the Sentinel-2 image taken on 08.04.2021]

Параметр [Parameter]	Формула [Formula]	R	R ²	Стандартная ошибка [Standard error]
RED	$COVER = (12,9157 - 17,4905 \times RED)^2$	-0,90	81,39	1,1
NIR	$COVER = (15,4343 - 23,2979 \times NIR)^2$	-0,89	80,07	1,2

Примечание. RED – значения красного канала, NIR – значения ближнего инфракрасного канала, COVER – проективное покрытие.

[Note. RED – red band values, NIR – near infrared band values, COVER – tree layer cover].

В обоих случаях полученные модели описывались одинаковыми нелинейными уравнениями. Уравнения имеют близкие значения коэффициента R, коэффициента R² и стандартной ошибки. Далее проводилась оценка возможности использования этих регрессионных моделей для анализа проективного покрытия по космоснимкам на другие даты. В табл. 2 приведены результаты расчета проективного покрытия березняков по каналам RED и NIR семи космоснимков с использованием формул, приведенных в табл. 1. Из таблицы видно, что есть четко выраженная тенденция увеличения ошибки определения проективного покрытия в более ранние сроки проведения космосъемки. Случаи завышения расчетных показателей, включая значительно больше 100%, отмечаются в отсутствие снежного покрова или же при неполном покрытии снегом остатков растительности нижних ярусов и лежащих на земле стволов и ветвей отпада древостоя. На изменение точности определения проективного покрытия кроме глубины снежного покрова может также влиять сезонная динамика изменения интенсивности излучения в красном и инфракрасном спектре. При уменьшении высоты солнцестояния в зимний период солнечный спектр обогащается в красном диапазоне, и максимум излучения смещается в длинноволновую область [39]. Однако при этом уровень радиации с января по май увеличивается в несколько раз [40]. Таким образом, при расчетах по рассматриваемым регрессионным уравнениям вследствие изменения уровня радиации и высоты снежного покрова одним и тем же значениям яркости пикселей каналов RED или NIR на более ранних датах соответствует большее проективное покрытие, чем по космоснимку от 08.04.2021.

Наиболее важной является задача выявления начальной стадии зарастания залежей лесом. Из табл. 2 видно, что для участков с отсутствием древесной растительности относительно приемлемые результаты оценки проективного покрытия с использованием регрессионного уравнения по каналу RED получены начиная с середины февраля при глубине снега 45 см, что достаточно, чтобы остатки травяной растительности (жесткие стебли некоторых видов) были полностью погребены под снегом. Таким образом,

при использовании зимних и ранневесенних снимков обнаруживается отличие безлесных участков от участков с низким проективным покрытием древостоя, что недостижимо при использовании летних снимков [41]. Проективное покрытие древостоя достаточно точно оценивается при расчетах по космоснимку, снятому 08.04.2021 г. На предыдущую дату съемки уже отмечается занижение рассчитанного проективного покрытия, точность оценки которого возрастает при увеличении густоты древостоя.

Таблица 2 [Table 2]

Глазомерная и рассчитанная по яркости красного (RED) и ближнего инфракрасного (NIR) каналов космоснимков оценки проективного покрытия древостоя березняков

[Comparison between the visual evaluation of the birch tree cover and the values calculated using reflectance of the red (RED) and near infrared (NIR) bands of satellite images]

Число площадок [Number of sites], шт.	Глазомерная оценка [Eye assessment]	Проективное покрытие, рассчитанное по яркости каналов космоснимков на разные даты, % [Projective coverage calculated from the reflectance of satellite image channels for different dates, %]						
		04.11.20	09.12.20	18.01.21	17.02.21	26.03.21	08.04.21	13.05.21
10	0	<u>147,2*</u> 150,4	<u>25,0</u> 16,3	<u>10,3</u> 3,2	<u>2,0</u> 0,4	<u>0,5</u> 4,9	<u>1,8</u> 3,2	<u>138,6</u> 133,9
10	1–5 (4,0**)	<u>142,5</u> 149,9	<u>70,3</u> 58,2	<u>47,1</u> 34,1	<u>23,0</u> 15,2	<u>4,9</u> 1,4	<u>13,0</u> 12,2	<u>133,8</u> 106,5
18	7–15 (11,2)	<u>143,8</u> 155,0	<u>78,5</u> 69,7	<u>54,7</u> 43,9	<u>23,5</u> 14,0	<u>6,2</u> 1,9	<u>15,9</u> 15,7	<u>138,4</u> 106,6
10	20–25 (21,5)	<u>144,6</u> 156,2	<u>83,4</u> 74,3	<u>60,8</u> 48,4	<u>33,0</u> 24,0	<u>12,2</u> 5,9	<u>22,9</u> 22,8	<u>140,6</u> 107,6
29	30–50 (43,4)	<u>147,2</u> 160,4	<u>103,9</u> 98,8	<u>91,1</u> 83,5	<u>62,5</u> 56,9	<u>31,6</u> 20,9	<u>43,4</u> 42,1	<u>148,6</u> 101,6
67	60–75 (66,8)	<u>149,4</u> 165,9	<u>120,2</u> 118,1	<u>111,3</u> 108,3	<u>86,5</u> 86,7	<u>52,9</u> 42,6	<u>64,1</u> 63,6	<u>153,9</u> 97,7
55	80–100 (84,0)	<u>150,7</u> 169,4	<u>128,7</u> 128,1	<u>123,8</u> 124,5	<u>103,5</u> 109,8	<u>68,3</u> 59,2	<u>78,9</u> 79,8	<u>156,3</u> 93,8
Толщина снежного покрова, см [Snowpack thickness, cm]		0	9	31	45	58	20	0

Примечание. * Числитель – расчёт по красному (RED) каналу, знаменатель – по ближнему инфракрасному (NIR) каналу; ** среднее проективное покрытие.

[Note. * Numerator – the value calculated from the red (RED) band, denominator – the value calculated from the near-infrared (NIR) band; ** the average tree layer cover].

Расчет по регрессионному уравнению для показателей NIR по космоснимку, снятому 08.04.2021 г., имеет примерно такую же точность, как и расчет по регрессионному уравнению с использованием RED. Вместе с тем при расчете по космоснимку от 26.03.2021 г. отмечается большее занижение проективного покрытия, чем при расчете с использованием RED.

В связи с этим регрессионные модели, рассчитанные по каналам зимних космоснимков, могут быть использованы только при расчетах по космоснимкам на очень близкие даты, так как даже двухнедельное различие во времени съемки может привести к неточности в оценке проективного покрытия малосомкнутых древостоев. Оптимальным вариантом является проведение расчетов с использованием регрессионных уравнений, построенных по современному космоснимку, наиболее близкому к дате съемки космоснимка, который используется для оценки проективного покрытия березняков более ранней стадии зарастания залежей.

Представляет интерес анализ возможности использования рассчитанных моделей для оценки проективного покрытия древостоя на более ранних стадиях зарастания заброшенных сельскохозяйственных земель. В июле 2013 г. на территории исследования было выполнено 36 геоботанических описаний залежей размером 10 × 10 м с возобновлением березняков. Результаты оценки проективного покрытия древостоя по космоснимку Landsat-8 от 25.03.2014 г. с использованием регрессионных моделей, рассчитанных по космоснимкам, отснятым 26.03 и 08.04.2021 г., приведены в табл. 3.

Таблица 3 [Table 3]

Параметры древостоя, учтенные в геоботанических описаниях 2013 г., и рассчитанное проективное покрытие по регрессионным уравнениям (построенным по снимкам 2021 г.)

[Forest characteristics counted in relevés compared to the tree layer cover calculated using the regression analysis (from the 2021 imagery)]

Проективное покрытие древостоя, %			Средняя высота древостоя, м	Средний возраст, год	Количество описаний, шт.
Оцененное глазомерно	Рассчитанное по RED	Рассчитанное по NIR			
0	<u>1,0*</u> 7,7	<u>0,2</u> 11,3	–	–	5
1	<u>0,1</u> 8,5	<u>0,3</u> 10,6	1,2 (0,8–1,5)	3 (3–4)	3
5	<u>5,3</u> 14,5	<u>1,7</u> 16,1	1,8 (1,5–2)	9,5 (8–12)	2
20–25	<u>11,3</u> 22,1	<u>5,5</u> 22,9	4,2 (1–6)	10,7 (5–15)	5
40–50	<u>26,7</u> 39,2	<u>16,5</u> 38,4	4,2 (3–5)	11,4 (9–12)	5
60–65	<u>41,3</u> 53,7	<u>27,3</u> 50,4	5,2 (4,5–6)	13,9 (10–18)	8
80–90	<u>76,8</u> 85,9	<u>63,5</u> 83,4	6,2 (5–7)	11,3 (9–15)	8

Примечание. * Числитель – расчёт по формуле 08.04.2021, знаменатель – по формуле 26.03.2021.

[Note. * Numerator – values calculated from the 08.04.2021 image, denominator – from the 26.03.2021 image].

Снимок от 25.03.2014 использовался в связи с отсутствием безоблачных снимков в ранневесенний период в 2013 г. Дополнительное использование

регрессионного уравнения, рассчитанного по снимку 26.03.2021 г., обусловлено тем, что в 2014 г. был безоблачный снимок, снятый 25 марта. Различие по толщине снежного покрова на даты 25.03.2014 г. и 26.03.2021 г. оказалось незначительным: в 2014 г. она была на 4 см больше, чем в 2021 г. Из таблицы видно, что рассчитанное проективное покрытие по RED и NIR (модели по снимку 08.04.2021 г.) ниже визуально оцененного проективного покрытия. Особо сильное занижение происходит при расчете по модели NIR. Рассчитанное проективное покрытие березняков по регрессионным уравнениям, построенным с использованием этих каналов по космоснимку от 26.03.2021 г., дает более точные результаты при проективном покрытии от 20% и выше. При проективном покрытии 1–5% есть сильное превышение глазомерных значений. Это может быть связано с большой мозаичностью на начальных стадиях зарастания пашни и несопадением проективного покрытия в геоботанических описаниях и проективным покрытием, рассчитанным для пикселей, размер которых в 9 раз больше размера пробных площадок геоботанических описаний.

Заключение

Использование ранневесенних снимков может быть эффективно для оценки проективного покрытия березняков, произрастающих на заброшенных сельскохозяйственных угодьях. Сравнение регрессионных уравнений, рассчитанных по красному, ближнему и дальним инфракрасным каналам, показало, что наиболее точная оценка проективного покрытия березняков может быть получена с использованием красного канала. Рассчитанные по современным космоснимкам уравнения могут быть использованы для оценки проективного покрытия древостоя по ретроспективным снимкам на более ранних сукцессионных стадиях зарастания заброшенных полей для анализа пространственных закономерностей формирования древостоя. При использовании ранневесенних снимков необходимо учитывать толщину снега, так как в отдельные годы сроки схождения снежного покрова могут сильно варьировать.

Список источников

1. Prishchepov A.V., Radeloff V.C., Dubinin M., Alcantara C. The effect of Landsat ETM/ETM+ image acquisition dates on the detection of agricultural land abandonment in Eastern Europe // Remote Sensing. Environment. 2012. Vol. 126. PP. 195–209. doi: 10.1016/j.rse.2012.08.017
2. Lerman Z., Csaki C., Feder G. Agriculture in transition: land policies and evolving farm structures in post-Soviet Countries. Lexington Books, Lanham, 2004. 166 p.
3. Rozelle S., Swinnen J.F.M. Success and failure of reform: Insights from the transition of agriculture // Journal of economic literature. 2004. Vol. 42, № 2. PP. 404–456. doi: 10.1257/0022051041409048
4. Lioubimtseva E., Henebry G.M. Climate and environmental change in arid Central Asia: Impacts, vulnerability, and adaptations // Journal of Arid Environments. 2009. Vol. 73, № 11. PP. 963–977. doi: 10.1016/j.jaridenv.2009.04.022

5. Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г. Динамика сельскохозяйственных земель в России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М. : ГЕОС. 2010. 416 с.
6. ОМННО «Совет Гринпис». URL: <https://maps.greenpeace.org/maps/aal/> (дата обращения: 28.04.2022).
7. Жижин С.М., Магасумова А.Г. Заращение сельскохозяйственных угодий древесно-кустарниковой растительностью в зоне хвойно-широколиственных лесов Республики Удмуртия // Международный научно-исследовательский журнал. 2021. № 2–1 (104). С. 149–153.
8. Stefanski J., Chaskovskyy O., Waske B. Mapping and monitoring of land use changes in post-Soviet western Ukraine using remote sensing data // Applied Geography. 2014. Vol. 55. PP. 155–164. doi: 10.1016/j.apgeog.2014.08.003
9. Valjarevic A., Djekic T., Stevanovic V., Jandzиковic B. GIS numerical and remote sensing analyses of forest changes in the Toplica region for the period of 1953–2013 // Applied geography. 2018. Vol. 92. PP. 131–139. doi: 10.1016/j.apgeog.2018.01.016
10. Kiage L.M., Liu K.B., Walker N.D., Lam N., Huh O.K. Recent land-cover/use change associated with land degradation in the Lake Baringo catchment, Kenya, East Africa: evidence from Landsat TM and ETM+ // International Journal of Remote Sensing. 2007. Vol. 28, № 19. PP. 4285–4309. doi: 10.1080/01431160701241753
11. Hansen M.C., Loveland T.R. A review of large area monitoring of land cover change using Landsat data // Remote sensing of Environment. 2012. Vol. 122. PP. 66–74. doi: 10.1016/j.rse.2011.08.024
12. Vågen T.G., Winowiecki L.A., Abegaz A., Hadgu K.M. Landsat-based approaches for mapping of land degradation prevalence and soil functional properties in Ethiopia // Remote Sensing of Environment. 2013. Vol. 134. PP. 266–275. doi: 10.1016/j.rse.2013.03.006
13. Eckert S., Husler F., Liniger H., Hodel E. Trend analysis of MODIS NDVI time series for detecting land degradation and regeneration in Mongolia // Journal of Arid Environments. 2015. Vol. 113. PP. 16–28. doi: 10.1016/j.jaridenv.2014.09.001
14. Löw F., Fliemann E., Abdullaev I., Conrad C., Lamers J.P. Mapping abandoned agricultural land in Kyzyl-Orda, Kazakhstan using satellite remote sensing // Applied Geography. 2015. Vol. 62. PP. 377–390. doi: 10.1016/j.apgeog.2015.05.009
15. Vinatier F., Arnaiz A.G. Using high-resolution multitemporal imagery to highlight severe land management changes in Mediterranean vineyards // Applied Geography. 2018. Vol. 90. PP. 115–122. doi: 10.1016/j.apgeog.2017.12.003
16. Wulder M.A., White J.C., Goward S.N., Masek J.G., Irons J.R., Herold M., Cohen W.B., Loveland T.R., Woodcock C.E. Landsat continuity: Issues and opportunities for land cover monitoring // Remote Sensing of Environment. 2008. Vol. 112, № 3. PP. 955–969. doi: 10.1016/j.rse.2007.07.004
17. Zhu X., Xiao G., Zhang D., Guo L. Mapping abandoned farmland in China using time series MODIS NDVI // Science of The Total Environment. 2021. Vol. 755. PP. 142651. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142651
18. Minghua W., Yueming H., Hongmei W., Guangsheng L., Liying Y. Remote sensing extraction and feature analysis of abandoned farmland in hilly and mountainous areas: A case study of Xingning, Guangdong // Remote Sensing Applications: Society and Environment. 2020. Vol. 20. PP. 100403. doi: 10.1016/j.rsase.2020.100403
19. Королева Н.В., Тихонова Е.В., Ершов Д.В., Салтыков А.Н., Гаврилюк Е.А., Пугачевский А.В. Оценка масштабов зарастания нелесных земель в Национальном парке «Смоленское Поозерье» за 25 лет по спутниковым данным Landsat // Лесоведение. 2018. № 2. С. 83–96. doi: 10.7868/S0024114818020018
20. Fraser R.H., Li Z., Landry R. SPOT Vegetation for characterizing boreal forest fires // International Journal of Remote Sensing. 2000. Vol. 21, № 18. PP. 3525–3532. doi: 10.1080/014311600750037534

21. Marsett R.C., Qi J., Heilman P., Biedenbender S.H., Watson M.C., Amer S., Weltz M., Goodrich D., Marsett R. Remote sensing for grassland management in the arid southwest // *Rangeland Ecology and Management*. 2006. Vol. 59. № 5. PP. 530–540. doi: 10.2111/05-201R.1
22. Estel S., Kuemmerle T., Alcántara C., Levers C., Prishchepov A., Hostert P. Mapping farmland abandonment and recultivation across Europe using MODIS NDVI time series // *Remote Sensing of Environment*. 2015. Vol. 163. PP. 312–325. doi: 10.1016/j.rse.2015.03.028
23. Медведев А.А., Тельнова Н.О., Кудиков А.В. Дистанционный высокодетальный мониторинг динамики зарастания заброшенных сельскохозяйственных земель лесной растительностью // *Вопросы лесной науки*. 2019. Т. 2, № 3. С. 3.
24. Li Y., Shan Y., Chen Y. Analysis of farmland abandonment and government supervision traps in China // *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2021. Vol. 18. PP. 1–27. doi: 10.3390/ijerph18041815
25. Lopes de Gerenyu V.O., Kurganova I.N., Kuzyakov Y. Carbon pool and sequestration in former arable Chernozems depending on restoration period // *Ekologija*. 2008. Vol. 54, № 4. PP. 232–238.
26. Kalinina O., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Lyuri D.I., Najdenko L., Giani L. Self-restoration of post-agrogenic sandy soils in the southern Taiga of Russia: soil development, nutrient status, and carbon dynamics // *Geoderma*. 2009. Vol. 152, № 1–2. PP. 35–42. doi: 10.1016/j.geoderma.2009.05.014
27. Kurganova I.N., Kudryarov V.N., Gerenyu L.D. Updated estimate of carbon balance on Russian territory // *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*. 2010. Vol. 62, № 5. PP. 497–505. doi: 10.1111/j.1600-0889.2010.00467.x
28. Kalinina O., Krause S.-E., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Lyuri D.I., Giani L. Self-restoration of post-agrogenic chernozems of Russia: Soil development, carbon stocks, and dynamics of carbon pools // *Geoderma*. 2011. Vol. 162, № 1–2. PP. 196–206. doi: 10.1016/j.geoderma.2011.02.005
29. Kalinina O., Goryachkin S.V., Lyuri D.I., Giani L. Chronosequential development of post-agrogenic soils of different climatic zones in Russia under self-restoration // *Catena*. 2015. Vol. 129. PP. 18–29. doi: 10.1016/j.catena.2015.02.016
30. Kalinina O., Chertov O., Frolov P., Goryachkin S., Kuner P., Kuper J., Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Lyuri D., Rusalov A., Kuzyakov Y., Giani L. Alteration process during the post-agricultural restoration of Luvisols of the temperate broad-leaved forest in Russia // *Catena*. 2018. Vol. 171. PP. 602–612. doi: 10.1016/j.catena.2018.08.004
31. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Ипп С.Л., Каганов В.В., Хорошаев Д.А., Рухович Д.И., Сумин Ю.В., Дурманов Н.Д., Кузяков Я.В. Пилотный карбоновый полигон в России: анализ состояния почв и запасы углерода в лесной растительности // *Почвы и окружающая среда*. 2022. Т. 5, № 2. С. Е169–е169. doi: 10.31251/pos.v5i2.169
32. Сочилова Е.Н., Ершов Д.В. Анализ возможности определения запасов древесных пород по спутниковым данным Landsat ETM+ // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2012. Т. 9, № 3. С. 277–282.
33. Ершов Д.В., Сочилова Е.Н., Королева Н.В. Оценка запасов древесины лесных пород по спутниковым изображениям высокого и детального пространственного разрешения (на примере лесов Ханты-Мансийского АО) // *Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения : материалы II Международной научно-практической конференции*. 2019. С. 90–93.
34. Wang X.Y., Wang J., Jiang Z.Y., Li H.Y., Hao X.H. An effective method for snow-cover mapping of dense coniferous forests in the Upper Heihe River Basin using Landsat Operational Land Imager data // *Remote Sensing*. 2015. Vol. 7, № 12. PP. 17246–17257. doi: 10.3390/rs71215882
35. QGIS development team. QGIS geographic information system. Open source geospatial foundation project. 2022. URL: <http://qgis.osgeo.org> (дата обращения: 28.04.2022).

36. USGS earth explorer. URL: <https://earthexplorer.usgs.gov/> (дата обращения: 28.04.2022).
37. Statgraphics Technologies. Statgraphics 19 centurion. Software. 2020. URL: <https://www.statgraphics.com/> (дата обращения: 28.04.2022).
38. ООО «Расписание погоды». URL: <https://rp5.ru/> (дата обращения: 28.04.2022).
39. Клешнин А.Ф. Растение и свет: теория и практика светокультуры растений. М. : Изд-во АН СССР, 1954. 460 с.
40. Как рассчитать количество солнечной энергии в регионе. URL: <https://www.beta-energy.ru/insolation/>
41. Туктамышев И.Р., Широких П.С., Муллагулов Р.Ю. Об информативности спектральных каналов и NDVI спутника ДЗЗ Landsat 5 TM Landsat 7 ETM+ для оценки стадий зарастания леса заброшенных сельскохозяйственных территорий // Экобиотех. 2021. doi: 10.31163/2618-964X-2021-4-3-178-185

References

1. Prishchepov AV, Radeloff VC, Dubinin M, Alcantara C. The effect of Landsat ETM/ETM+ image acquisition dates on the detection of agricultural land abandonment in Eastern Europe // *Remote Sensing. Environment*. 2012;126:195-209. doi: 10.1016/j.rse.2012.08.017
2. Lerman Z, Csaki C, Feder G. Agriculture in transition: land policies and evolving farm structures in post-Soviet Countries. Lanham: Lexington Books.; 2004. 166 p.
3. Rozelle S, Swinnen JFM. Success and failure of reform: Insights from the transition of agriculture // *Journal of economic literature*. 2004;42(2):404-456. doi: 10.1257/0022051041409048
4. Lioubimtseva E, Henebry GM. Climate and environmental change in arid Central Asia: Impacts, vulnerability, and adaptations // *Journal of Arid Environments*. 2009;73(11):963-977. doi: 10.1016/j.jaridenv.2009.04.022
5. Lyuri DI, Goryachkin SV, Karavaeva NA, Denisenko EA, Nefedova TG. Dinamika sel'skokhozyaystvennykh zemel' v Rossii v XX veke i postagrogennoe vosstanovlenie rastitel'nosti i pochv. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 416 p.
6. OMNNO "Sovet Grinpis" [Electronic resource]. Available at: <https://maps.greenpeace.org/maps/aal/> (accessed 28.04.2022).
7. Zhizhin SM, Magasumova AG. Zarastanie sel'skokhozyaystvennykh ugodiy drevesno-kustarnikovoy rastitel'nost'yu v zone khvoyno-shirokolistvennykh lesov Respubliki Udmurtiya // *Mezhdunarodnyy nauchno-issledovatel'skiy zhurnal*. 2021;2(104):149-153. In Russian
8. Stefanski J, Chaskovskyy O, Waske B. Mapping and monitoring of land use changes in post-Soviet western Ukraine using remote sensing data // *Applied Geography*. 2014;55:155-164. doi: 10.1016/j.apgeog.2014.08.003
9. Valjarevic A, Djekic T, Stevanovic V, Jandzиков B. GIS numerical and remote sensing analyses of forest changes in the Toplica region for the period of 1953-2013 // *Applied geography*. 2018;92:131-139. doi: 10.1016/j.apgeog.2018.01.016
10. Kiage LM, Liu KB, Walker ND, Lam N, Huh OK. Recent land-cover/use change associated with land degradation in the Lake Baringo catchment, Kenya, East Africa: evidence from Landsat TM and ETM+ // *International Journal of Remote Sensing*. 2007;28(19):4285-4309. doi: 10.1080/01431160701241753
11. Hansen MC, Loveland TR. A review of large area monitoring of land cover change using Landsat data // *Remote sensing of Environment*. 2012;122:66-74. doi: 10.1016/j.rse.2011.08.024
12. Vågen TG, Winowiecki LA, Abegaz A, Hadgu KM. Landsat-based approaches for mapping of land degradation prevalence and soil functional properties in Ethiopia // *Remote Sensing of Environment*. 2013;134:266-275. doi: 10.1016/j.rse.2013.03.006

13. Eckert S, Husler F, Liniger H, Hodel E. Trend analysis of MODIS NDVI time series for detecting land degradation and regeneration in Mongolia // *Journal of Arid Environments*. 2015;113:16-28. doi: 10.1016/j.jaridenv.2014.09.001
14. Löw F, Fliemann E, Abdullaev I, Conrad C, Lamers JP. Mapping abandoned agricultural land in Kyzyl-Orda, Kazakhstan using satellite remote sensing // *Applied Geography*. 2015;62:377-390. doi: 10.1016/j.apgeog.2015.05.009
15. Vinatier F, Arnaiz AG. Using high-resolution multitemporal imagery to highlight severe land management changes in Mediterranean vineyards // *Applied Geography*. 2018;90:115-122. doi: 10.1016/j.apgeog.2017.12.003
16. Wulder MA, White JC, Goward SN, Masek JG, Irons JR, Herold M, Cohen WB, Loveland TR, Woodcock CE. Landsat continuity: Issues and opportunities for land cover monitoring // *Remote Sensing of Environment*. 2008;112(3):955-969. doi: 10.1016/j.rse.2007.07.004
17. Zhu X, Xiao G, Zhang D, Guo L. Mapping abandoned farmland in China using time series MODIS NDVI // *Science of The Total Environment*. 2021;755:142651. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142651
18. Minghua W, Yueming H, Hongmei W, Guangsheng L, Liying Y. Remote sensing extraction and feature analysis of abandoned farmland in hilly and mountainous areas: A case study of Xingning, Guangdong // *Remote Sensing Applications: Society and Environment*. 2020;20:100403. doi: 10.1016/j.rsase.2020.100403
19. Koroleva NV, Tikhonova EV, Ershov DV, Saltykov AN, Gavriluk EA, Pugachevskiy AV. Otsenka masshtabov zarastaniya nelesnykh zemel' v Natsional'nom parke Smolenskoe Poozer'e za 25 let po sputnikovym dannym Landsat // *Lesovedenie*. 2018;2:83-96. doi: 10.7868/S0024114818020018 In Russian
20. Fraser RH, Li Z, Landry R. SPOT Vegetation for characterizing boreal forest fires // *International Journal of Remote Sensing*. 2000;21(18):3525-3532. doi: 10.1080/014311600750037534
21. Marsett RC, Qi J, Heilman P, Biendenbender SH, Watson MC, Amer S, Weltz M, Goodrich D, Marsett R. Remote sensing for grassland management in the arid southwest // *Rangeland Ecology and Management*. 2006;59(5):530-540. doi: 10.2111/05-201R.1
22. Estel S, Kuemmerle T, Alcántara C, Levers C, Prishchepov A, Hostert P. Mapping farmland abandonment and recultivation across Europe using MODIS NDVI time series // *Remote Sensing of Environment*. 2015;163:312-325. doi: 10.1016/j.rse.2015.03.028
23. Medvedev AA, Tel'nova NO, Kudikov AV. Distantionnyy vysokodetal'nyi monitoring dinamiki zarastaniya zabroshennykh sel'skokhozyaystvennykh zemel' lesnoy rastitel'nost'yu // *Voprosy lesnoy nauki*. 2019;2(3):3-3. In Russian
24. Li Y, Shan Y, Chen Y. Analysis of farmland abandonment and government supervision traps in China // *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2021;18:1-27. doi: 10.3390/ijerph18041815
25. Lopes de Gerenyu VO, Kurganova IN, Kuzyakov Y. Carbon pool and sequestration in former arable Chernozems depending on restoration period // *Ekologiya*. 2008;54(4):232-238.
26. Kalinina O, Goryachkin SV, Karavaeva NA, Lyuri DI, Najdenko L, Giani L. Self-restoration of post-agrogenic sandy soils in the southern Taiga of Russia: soil development, nutrient status, and carbon dynamics // *Geoderma*. 2009;152(1-2):35-42. doi: 10.1016/j.geoderma.2009.05.014
27. Kurganova IN, Kudeyarov VN, Gerenyu LD. Updated estimate of carbon balance on Russian territory // *Tellus Series B: Chemical and Physical Meteorology*. 2010;62(5):497-505. doi: 10.1111/j.1600-0889.2010.00467.x
28. Kalinina O, Krause S-E, Goryachkin SV, Karavaeva NA, Lyuri DI, Giani L. Self-restoration of post-agrogenic chernozems of Russia: Soil development, carbon stocks, and dynamics of carbon pools // *Geoderma*. 2011;162(1-2):196-206. doi: 10.1016/j.geoderma.2011.02.005

29. Kalinina O, Goryachkin SV, Lyuri DI, Giani L. Chronosequential development of post-agrogenic soils of different climatic zones in Russia under self-restoration // *Catena*. 2015;129:18-29. doi: 10.1016/j.catena.2015.02.016
30. Kalinina O, Chertov O, Frolov P, Goryachkin S, Kuner P, Kuper J, Kurganova I, Lopes de Gerenyu V, Lyuri D, Rusalov A, Kuzyakov Y, Giani L. Alteration process during the post-agricultural restoration of Luvisols of the temperate broad-leaved forest in Russia // *Catena*. 2018;171:602-612. doi: 10.1016/j.catena.2018.08.004
31. Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Ipp SL, Kaganov VV, Khoroshaev DA, Rukhovich DI, Sumin YuV, Durmanov ND, Kuzyakov YaV. Pilotnyy karbonovyy poligon v Rossii: analiz sostoyaniya pochv i zapasy ugleroda v lesnoy rastitel'nosti // *Pochvy i okruzhayushchaya sreda*. 2022;5(2):E169-e169. doi: 10.31251/pos.v5i2.169 In Russian
32. Sochilova EN, Ershov DV. Analiz vozmozhnosti opredeleniya zapasov drevesnykh porod po sputnikovym dannym Landsat ETM+ // *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*. 2012;9(3):277-282. In Russian
33. Ershov DV, Sochilova EN, Koroleva NV. Otsenka zapasov drevesiny lesnykh porod po sputnikovym izobrazheniyam vysokogo i detal'nogo prostranstvennogo razresheniya (na primere lesov Khanty-Mansiyskogo AO) // *v sbornike: sokhranenie lesnykh ekosistem: problemy i puti ikh resheniya. Materialy II Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Moscow: Tsentr po problemam ekologii i produktivnosti lesov RAN Publ. 2019;90-93. In Russian
34. Wang XY, Wang J, Jiang ZY, Li HY, Hao XH. An effective method for snow-cover mapping of dense coniferous forests in the Upper Heihe River Basin using Landsat Operational Land Imager data // *Remote Sensing*. 2015;7(12):17246-17257. doi: 10.3390/rs71215882
35. QGIS development team. QGIS geographic information system. Open source geospatial foundation project. 2022. Available at: <http://qgis.osgeo.org> (accessed 28.04.2022).
36. USGS earth explorer [Electronic resource]. Available at: <https://earthexplorer.usgs.gov/> (accessed 28.04.2022).
37. Statgraphics Technologies. Statgraphics 19 centurion. Software. 2020. Available at: <https://www.statgraphics.com/> (accessed 28.04.2022).
38. ООО "Raspisanie Pogody" [Electronic resource]. Available at: <https://rp5.ru/> . (accessed 28.04.2022).
39. Kleshnin AF, Plant and light: theory and practice of plant light culture. M.: Izd-vo AN SSSR, 1954;460. (In Russ.).
40. Kak raschitat' kolichestvo solnechnoy energii v regione <https://www.betaenergy.ru/insolation/>
41. Tuktamyshev IR, Shirokikh PS, Mullagulov RYu. Ob informativnosti spektral'nykh kanalov i NDVI sputnika DZZ Landsat 5 TM Landsat 7 ETM+ dlya otsenki stadiy zarastaniya lesa zabroshennykh sel'skokhozyaystvennykh territoriy // *Ecobiotech*. 2021. 10.31163/2618-964X-2021-4-3-178-185 In Russian

Информация об авторах:

Федоров Николай Иванович – д-р биол. наук, доцент, зав. лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского института биологии УФИЦ РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0167-7449>

E-mail: fedorov@anrb.ru

Туктамышев Ильшат Ринатович – аспирант, м.н.с. лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского института биологии УФИЦ РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5923-3349>

E-mail: ishatik@yandex.ru

Широких Павел Сергеевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского института биологии УФИЦ РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1864-4878>

E-mail: shirpa@mail.ru

Мартыненко Василий Борисович – д-р биол. наук, профессор, г.н.с. лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского института биологии УФИЦ РАН (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9071-3789>

E-mail: vb-mart@mail.ru

Наумова Лениза Гумеровна – канд. биол. наук, профессор кафедры биоэкологии и биологического образования Башкирского государственного педагогического университета им. Акмуллы (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7776-0786>

Email: leniza.gumerovna@yandex.ru

Information about the authors:

Nikolay I. Fedorov, Dr. Sci. (Biol.), Docent, Chief of Laboratory of Geobotany and Plant Resources of the Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0167-7449>

E-mail: fedorov@anrb.ru

Ishat R. Tuktamyshev, Aspirant, Junior researcher, Laboratory of Geobotany and Plant Resources of the Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5923-3349>

E-mail: ishatik@yandex.ru

Pavel S. Shirokikh, Cand. Sci. (Biol.), Senior researcher, Laboratory of Geobotany and Plant Resources of the Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1864-4878>

E-mail: shirpa@mail.ru

Vasiliy B. Martynenko, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Major researcher, Laboratory of Geobotany and Plant Resources, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9071-3789>

E-mail: vb-mart@mail.ru

Leniza G. Naumova, Cand. Sci. (Biol.), Professor, Departments of Bioecology and Biological Education of Bashkir State Pedagogical University n.a. M. Akmulla, 3-a Oktyabrskoy revolyutsii street (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7776-0786>

E-mail: leniza.gumerovna@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 03.08.2022;
одобрена после рецензирования 08.11.2022; принята к публикации 29.12.2022.*

*The article was submitted 03.08.2022;
approved after reviewing 08.11.2022; accepted for publication 29.12.2022.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 598.235.2-113.9:616.921.5:574.34(470.5+571.1)

doi: 10.17223/19988591/59/6

Резкое падение численности кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) на Урале и в Западной Сибири в 2021 г.

Владимир Васильевич Тарасов¹

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия,
grouse@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8576-3167>

Аннотация. Кудрявый пеликан – глобально редкий вид. Чрезвычайно локальное («точечное») размещение колоний в период размножения на немногих, далеко удалённых один от другого водоёмах делает его крайне уязвимым видом. С конца XX в. численность вида в Челябинской, Курганской и Тюменской областях неуклонно росла, что во многом было обязано перераспределению особей с усыхающих водоёмов из южных частей гнездового ареала в северные на фоне глобального потепления климата. Весной и летом 2021 г. произошла первая за всю историю исследований в регионе массовая гибель этих птиц. В ходе наблюдений за несколькими колониями установлено, что многие особи не вернулись весной в места размножения после зимовки, и ещё часть их погибла в разгар периода размножения. В результате в одних колониях поголовье пеликанов сократилось на 70–80%, в других доля погибших птиц оказалась меньше, а отдельные колонии вообще почти не пострадали. В разных гнездовых поселениях гибель птиц отмечена в разное время: в одних – в мае, в других – в июне и даже июле. Общая численность вида в регионе сократилась с 1,2–1,4 тыс. пар примерно до 600 пар. Основная версия причины массовой гибели птиц – эпизоотия птичьего гриппа, наличие которого подтвердилось у всех взятых образцов ($n = 5$) из одной колонии. Пеликаны круглый год живут плотными стаями, и это действительно могло способствовать быстрому распространению инфекции. То, что гибель птиц отмечена в разных гнездовых на значительной территории, наводит на мысль об их заражении вирусом в местах зимовки. Вместе с тем ряд вопросов остаётся пока без ответа. Непонятно, в частности, как инфицированные птицы смогли преодолеть расстояние в тысячи километров до мест размножения и почему погибли особи только одного вида, и только взрослые, и в разное время. Рассматриваются и другие версии случившегося бедствия: пищевое отравление, ослабление иммунитета из-за аномально жаркой погоды.

Ключевые слова: массовая гибель птиц, состояние вида, динамика численности, мировая популяция, размер колонии, птичий грипп, отравление

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Для цитирования: Тарасов В.В. Резкое падение численности кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) на Урале и в Западной Сибири в 2021 г. // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 59. С. 128–146. doi: 10.17223/19988591/59/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/59/6

A Sharp Decrease in the Number of Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) in the Urals and Western Siberia in 2021

Vladimir V. Tarasov¹

¹ Institute of Plant and Animal Ecology,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation,
grouse@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8576-3167>

Summary. The Dalmatian pelican *Pelecanus crispus* (Bruch, 1832) is a globally rare species. Its extremely local ("point") placement during the nesting period on a few hard-to-reach water bodies distanced far from one another makes it a highly vulnerable species. In the end of the 20th century, the number of the species in Chelyabinsk, Kurgan and Tyumen oblasts steadily grew. This was largely due to the redistribution of individuals from drying reservoirs of the more southern parts of the breeding range to the northern ones against the background of global climate warming. Thus, pelicans stopped nesting in the Svetlinsky Reserve (Orenburg oblast) due to the drought.

In the spring and summer of 2021, the first mass deaths of these birds occurred in the history of study in the Urals and Western Siberia. During the observations of seven colonies in Chelyabinsk, Kurgan and Tyumen oblasts using the DJI Mavic-2 Zoom drone, we found that many individuals did not return to the breeding grounds in the spring after wintering, and another part died at the height of the breeding season. As a result, the number of pelicans decreased by 70-80% in some colonies; in others, the proportion of dead birds was less, and some separate colonies were almost not affected at all. At the same time, in the western part of the study area (Chelyabinsk oblast), a significant part of the individuals died outside the breeding grounds, whereas in the eastern part, the birds died mainly in the breeding grounds and at a later time. In Kurgan oblast, the death of birds was noted in May, in Tyumen oblast it was in June. The total number of pelicans in the study area decreased from 1.2-1.4 thousand pairs to about 600 pairs (see the table). Six colonies were preserved; most of them now number 30-50 breeding pairs at best. However, in the study area, the largest colony (and the easternmost in the Okunevo Reserve (Tyumen oblast)) survived almost completely with about 400 pairs of pelicans continuing to breed. No more than 30 individuals died there, and this happened later than in other colonies, in July 2021.

The main version of the cause of birds' mass death is the epizootic of avian influenza which was tested in all samples ($n = 5$) taken from a colony in Tyumen oblast. Pelicans live in dense flocks all year round, and this could really contribute to the rapid spread of the infection. The facts of the birds' death in various nesting sites located on a large territory, at a great distance from one another, make it seem that they contracted the virus in wintering areas. However, a number of questions remain unanswered. In particular, it is unclear how the infected birds were able to travel thousands of kilometers to their breeding grounds, why individuals of only one particular species died, why only adults died, and why they died at different times. Maybe, the avian in-

fluenza virus tested in the birds' bodies was low-pathogenic and was not the cause of their death, but it was due to some other factor, such as food poisoning. It might be that the immunity of the birds was weakened by the abnormal heat that came to the study area since mid-May 2021. If the birds died from a highly pathogenic virus, it is unclear why this did not happen immediately after infection (in the wintering areas), but in a long time, at least from May to July.

Moreover, the infection with the virus did not prevent the birds from arriving at breeding sites, building nests, laying eggs and starting to incubate. However, influenza viruses are very diverse and continue to evolve rapidly changing their properties and increasing resistance to the environment. Our understanding of the ecological factors favoring emergence and sustainability of these viruses is still limited. More efforts should certainly be made to save such a globally rare species as the Dalmatian pelican. At the moment, a large breeding colony on the territory of Western Siberia (on Tundrovo Lake in the Okunevo Reserve (Tyumen oblast)) remains the main breeding ground of the species in this area. Therefore, the importance of preserving this breeding colony comes to the fore.

The article contains 1 Table, 42 References.

Keywords: mass death of birds, species status, population dynamics, world population, colony size, avian flu, poisoning

Funding: the work was carried out as part of the state task of the Institute of Plant and Animal Ecology, the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

For citation: Tarasov VV. A Sharp Decrease in the Number of Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) in the Urals and Western Siberia in 2021. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;59:128-146. doi: 10.17223/19988591/59/6

Введение

Весной и летом 2021 г. широкое освещение в российских средствах массовой информации получили случаи массовой гибели кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* Bruch, 1832. Сообщалось, в частности, что свыше 40 погибших взрослых особей обнаружены в Дагестане [1], свыше 100 – в Астраханском заповеднике [2] и ещё столько же – в Тюменской области [3, 4]. Причиной гибели птиц во всех случаях называлась вспышка птичьего гриппа. В то же время отсутствие погибших особей среди других обитающих совместно с пеликанами видов водоплавающих и околоводных птиц, а также в потомстве самих пеликанов порождало сомнения в том, что они погибли именно от гриппа. Высказывались и иные версии причин их смерти [5]. При этом ничего не было сказано о том, как отразилась массовая гибель птиц на общем поголовье вида. Между тем кудрявый пеликан является глобально редким видом, близким к уязвимому положению [6], и для разработки эффективных мер по его охране необходимы постоянный мониторинг его состояния в природе и выяснение точных факторов, влияющих на динамику численности.

Настоящая работа посвящена оценке масштабов сокращения численности кудрявого пеликана на Урале и в Западной Сибири в 2021 г., а также анализу возможных причин гибели птиц.

Материалы и методика исследования

Результаты получены весной и летом 2021 и 2022 гг. на водоёмах Челябинской и Курганской областей. Наиболее детальные исследования проведены в колонии кудрявых пеликанов на оз. Маньяс в Варгашинском заказнике (Курганская область), которую посещали периодически с 22 апреля по 23 июня 2021 г. и с 25 апреля по 2 июня 2022 г. В Мокроусовском районе 12–13 июня 2021 г. обследовали оз. Чёрное и ряд крупных озёр в его окрестностях (Стеклоной, Курган, Большое Щучье и др.), в Мишкинском районе 3 июня 2022 г. – озёра Таволжаное и Корабельное. В Челябинской области 3–4 июня 2022 г. наблюдали за колонией пеликанов на болоте Донгузлы в Донгузловском заказнике. Часть данных за 2021 г. опубликована [7].

Осмотр колоний и подсчёт числа гнёзд в них осуществляли с помощью квадрокоптера DJI Mavic-2 Zoom (SZ DJI Technology Co., Ltd., China). Небольшие размеры и относительная малочисленность этой модели позволяли наблюдать за пеликанами, не причиняя им беспокойства, с расстояния 20–30 м, а наличие объектива с переменным фокусным расстоянием – обнаруживать в гнёздах маленьких птенцов и даже яйца. С меньшего расстояния можно было различать и более мелких птиц – вплоть до трясогузок. Реакция пеликанов на квадрокоптер описана нами ранее [8]. Размеры колоний определяли по числу жилых гнёзд (брачных пар); не размножающихся особей, которые всегда присутствуют в каждой колонии (иногда в значительном количестве), во внимание не принимали.

Полученные нами данные дополняют некоторые опросные сведения, предоставленные сотрудниками государственной службы охраны Белоозёрского и Окунёвского заказников (Тюменская область), которые следят за состоянием расположенных здесь гнездовых пеликанов.

Результаты исследования

Состояние вида в районе исследований к 2021 г. Численность кудрявого пеликана на Урале и в Западной Сибири с середины XX в. до 2020 г. неуклонно росла. В Курганской и Тюменской областях в конце XX в. она находилась на уровне 300–400 брачных пар, в 2004–2012 гг. – уже вдвое выше (600–800 пар). Численность пеликанов в этих двух областях в 2017 г. оценивалась в 860–900 гнездящихся пар [9], в Челябинской области в 2018 г. – в 139 пар, а во всей азиатской части РФ с учётом данных по Оренбургской, Омской областям и Алтайскому краю – приблизительно в 1,1–1,3 тыс. гнездящихся пар [8]. Наиболее крупные колонии выявлены на озёрах Тундрово в Тюменской области (Окунёвский заказник) (около 430 гнёзд), Маньяс в Курганской области (Варгашинский заказник) (250–260 гнёзд), Чёрное на стыке Курганской и Тюменской областей (около 170 гнёзд), Жетыколь в Оренбургской области (Светлинский заказник) (около 100 гнёзд) и болоте Донгузлы в Челябинской области (Донгузловский заказник) (132 гнезда). Быстро восстановилась колония на оз. Большое Белое в Тюменской области (Белоозёрский заказник), в которой с 1970-х гг. ежегодно размножались 50–100 пар, а в 2017 г. она внезапно

распалась, и в учёты попали лишь 7 пар, поселившихся более чем в 1 км от прежнего гнездовья [9]. Уже на следующий год пеликаны снова вернулись на это озеро, и в 2018–2019 гг., по оценкам егерей, их численность составляла 50–60 гнездящихся пар, а в 2021 г. – 200 пар.

Ещё в 2020 г. состояние вида в рассматриваемом регионе не вызывало опасений. Обилие его продолжало расти, появлялись новые поселения. Так, 40–50 пар пеликанов в тот год впервые приступили к размножению на оз. Таволжаное в Курганской области, было обнаружено новое многолетнее гнездовье на оз. Корабельное (20–25 пар), но уже тогда прекратила существование ещё одна многолетняя колония из 20–30 пар на оз. Салтосарайское [7]. Численность вида на водоёмах четырёх областей Урала и Западной Сибири (Челябинская, Оренбургская, Курганская и Тюменская) к 2020 г. достигла уровня в 1,2–1,4 тыс. гнездящихся пар (таблица). Это составляло пятую часть мировой популяции вида, которая оценивалась в 5,7–6,7 тыс. пар [6].

Число гнездящихся пар кудрявого пеликана на водоёмах Оренбургской, Челябинской, Курганской и Тюменской областей в 2017–2022 гг.
[The number of breeding pairs of the Dalmatian pelican in the reservoirs of the Orenburg, Chelyabinsk, Kurgan and Tyumen regions in 2017–2022]

Водоём, координаты [Waterbody, coordinates]	2017	2018	2019	2020	2021	2022	Источники [References]
Жетыколь [Zhetykol] N51°03', E60°54'	–	–	100	–	0	0	[10], А.С. Назин, личн. сообщ. [A.S. Nazin, pers. message]
Донгузлы [Donguzly] N55°02', E61°50'	–	132	–	–	–	50	[8], наши данные [our data]
Мамынкуль [Mamynkul] N55°47', E61°55'	0	7	0	0	0	0	[8], наши данные [our data]
Салтосарайское [Saltosarayskoye] N55°53', E64°59'	–	–	20–30	0	0	–	[7]
Таволжаное [Tavolzhanoie] N55°42', E63°21'	0	0	0	40–50	0	0	[7], наши данные [our data]
Корабельное [Korabelnoye] N55°43', E63°34'	–	–	–	20–25	–	30	[7], наши данные [our data]
Маньясс [Manyass] N55°33', E66°04'	250– 260	–	–	–	120	60	[7, 9], наши данные [our data]
Чёрное [Chornoye] N55°48', E67°22'	170	–	–	–	20–50	–	[7, 9]
Большое Белое [Bolshoe Beloe] N55°46', E67°53'	7	50–60	50–60	–	200	15	[9], С.П. Курышкин, Р.А. Пермяков, личн. сообщ. [S.P. Kuryshkin, R.A. Permyakov, pers. messages]
Тундрово [Tundrovo] N55°39', E68°48'	430	–	–	–	–	400	[9], Е.В. Прокопьев, личн. сообщ. [E.V. Prokopyev, pers. message]

Благополучию вида в этом регионе способствовало перераспределение птиц из южных частей гнездового ареала в северные из-за усыхания водоёмов на фоне глобального потепления климата. При этом чувствительность к фактору беспокойства вынуждала птиц селиться в труднодоступных местах либо на особо охраняемых природных территориях. Из 7 известных в регионе многолетних гнездовых пеликанов 5 расположены на территории заказников. Попытки птиц расселиться в новые места в большинстве случаев заканчивались неудачей (длились не более 1–2 сезонов), что только закрепляло чрезвычайно локальное («точечное») размещение колоний на сравнительно небольшом числе водоёмов [9]. Эта особенность делает кудрявого пеликана крайне уязвимым видом.

Массовая гибель птиц в 2021 г. В апреле 2021 г. мы обнаружили, что крупнейшая в Курганской области колония пеликанов в Варгашином заказнике сократилась более чем вдвое – до 120 пар. По-видимому, многие птицы не вернулись после зимовки. К 23 апреля пеликаны уже подновили свои старые гнёзда, отложили яйца и приступили к насиживанию, хотя озеро ещё наполовину оставалось подо льдом. Больных и погибших птиц не видели. Когда в следующий раз 6 июня мы посетили это гнездовье, оказалось, что к этому времени погибли десятки взрослых птиц, в том числе многие из тех, которые в апреле насиживали кладки. Повсюду в колонии возле гнёзд на сплавинах и островках были видны полуистлевшие трупы пеликанов. Лежавшие в воде уже почти истлели, оставались лишь кости и перья. Всего насчитывалось не менее 35 мёртвых взрослых пеликанов и 50 опустевших гнёзд. Судя по состоянию тел, массовая гибель птиц произошла, по-видимому, вскоре после их прилёта с мест зимовки. Быстрому разложению останков способствовала аномально жаркая для этого времени года погода с дневными температурами выше +30°C, которая держалась почти всю вторую половину мая. Численность колонии 6 июня составляла 64 пары, в большинстве гнёзд находились птенцы 10–15-дневного возраста, лишь несколько периферийных гнёзд содержали ещё яйца. При последующих посещениях этой колонии 14 и 23 июня в ней по-прежнему насчитывалось 64 жилых гнёзд, все – с птенцами. Число мёртвых пеликанов не прибавлялось. Таким образом, все взрослые особи, которые не погибли в мае, выжили.

На обширном труднодоступном оз. Чёрное, находящемся на стыке Курганской и Тюменской областей, 12–13 июня наблюдали с квадрокоптера ту же картину: пустые гнёзда и трупы взрослых пеликанов среди тростника. В двух поселениях в курганской части акватории озера мы обнаружили лишь 7 жилых гнёзд (с птенцами), тогда как в предыдущие годы их здесь насчитывалось порядка 60 [9]. Весь водоём в силу его огромных размеров обследовать не удалось, однако можем с определённой долей уверенности утверждать, что на нём сохранилось в лучшем случае 20–50 гнездящихся пар. При этом пеликаны погибали не только возле своих гнёзд, но и в других местах. Так, их трупы находили на соседнем оз. Куртан, где они не гнездятся, но куда регулярно прилетают на кормёжку.

В Белоозёрском заказнике первых 20 мёртвых птиц обнаружили в 20-х числах июня, к началу июля их число возросло до 78 и в дальнейшем уже не менялось [3]. Факты гибели пеликанов зарегистрированы также на оз. Тундрово в Окунёвском заказнике [4]. Кроме того, очаг птичьего гриппа зафиксирован среди домашних птиц в д. Жиряково у оз. Чёрное в Армизонском районе [11], произведены их изъятие и утилизация. На всех этих водоёмах на три недели был введён карантин из-за птичьего гриппа: с 28 июня – в районе оз. Большое Белое, с 5 июля – в районе оз. Чёрное и с 8 июля – в районе оз. Тундрово. С оз. Большое Белое 5 трупов были отправлены в лабораторно-диагностический центр Россельхознадзора (г. Владимир). Перед этим непосредственно на берегу озера они были вскрыты. По словам главного государственного ветеринарного инспектора Армизонского района А.А. Баланчика, осуществлявшего вскрытие, все погибшие особи оказались крайне истощены, у них был полностью поражён желудочно-кишечный тракт от пищевода до клоаки, сильно повреждена (практически разрушена) печень, при этом поражения дыхательной системы не отмечено. ПЦР-тест показал наличие у всех исследованных особей вируса птичьего гриппа типа А подтипа H5 (протокол испытаний № 932-РЛ1-1 от 29.06.2021, копия имеется у автора). Однако не установлено, был ли это высокопатогенный вирус (HPAI) или низкопатогенный (LPAI). Не была проведена также химическая экспертиза трупов на предмет пищевого отравления.

Погибшие особи других видов водоплавающих, обитающих совместно с пеликанами, ни на одном из обследованных водоёмов не обнаружены, хотя с квадрокоптера они были бы хорошо видны. Не зафиксировано также ни одного случая гибели птенцов пеликанов.

Состояние вида в 2022 г. На следующий год после массовой гибели пеликанов состояние их колоний оказалось следующим. В Варгашинском заказнике выявлено 5 гнездовых поселений, расположенных на двух плёсах в центральной и северной частях оз. Маньясс. Суммарная численность здесь составила 60 пар, 2 июня в гнёздах находились как яйца, так и 5–10-дневные птенцы. Таким образом, после июня 2021 г. размер колонии практически не изменился, однако в сравнении с 2017 г. она сократилась более чем в 4 раза.

Колония на оз. Корабельное 3 июня 2022 г. насчитывала около 30 гнездящихся пар. Это даже немного больше, чем наблюдалось здесь двумя годами ранее. Возможно, массовой гибели пеликанов в 2021 г. в ней не произошло. Но при этом опустела колония на близко расположенном (в 10 км) оз. Таволжаное, где в 2020 г. гнездились около 40–50 пар, и, таким образом, общая численность птиц на этих двух озёрах сократилась более чем вдвое. Поселения пеликанов на данных водоёмах функционально можно считать единым целым, поскольку между ними, безусловно, существовал свободный обмен особями. Более вероятно, что гибель птиц имела место в обоих поселениях, и оставшиеся в живых переместились туда, где они обитали более долгое время.

В Донгузловском заказнике около 50 жилых гнёзд сохранились в центральной части болота Донгузлы, из восточной же его части, где в 2016–2018 гг. располагалось наиболее крупное поселение [8, 12], они исчезли. В этой колонии 3–4 июня 2022 г. мы насчитали 6 групп гнёзд в радиусе 200 м (расстояние между самыми дальними составило 480 м), в самой крупной группе (23 гнезда) почти в каждом гнезде находились яйца, в остальных – 10–15-дневные птенцы. Таким образом, после 2018 г. численность колонии сократилась более чем на 60%. На сегодняшний день это единственное известное гнездовье кудрявых пеликанов на территории Челябинской области. На болоте Мамынкуль после 2018 г. они не гнездились. Резкое падение численности пеликанов в Донгузловском заказнике говорит в пользу того, что в 2021 г. здесь также имела место их массовая гибель, однако необходимо отметить, что год спустя мы в этом поселении не увидели ни одного скелета пеликанов, тогда как в Варгашином заказнике скелеты сохранились.

В Светлинском заказнике, по данным А.С. Назина (личн. сообщ.), пеликаны перестали гнездиться по причине сильной засухи: к 2021 г. высохли все естественные водоёмы, в том числе оз. Жетыколь, где располагалась их колония.

В Белоозёрском заказнике, по сообщению начальника отдела охраны и мониторинга Р.А. Пермякова, в 2022 г. обитали около 50 особей, из них 15 пар гнездились. При осмотре колонии 28 июня в 5 гнёздах обнаружены большие птенцы, в остальных 10 гнёздах – ещё голые.

В Окунёвском заказнике, со слов начальника Бердюжского районного отдела охраны окружающей среды Е.В. Прокопьева, продолжают гнездиться сотни пар пеликанов. Точное их число не известно, но заметного снижения обилия в 2021 г. не отмечено. Ориентировочная численность – 400 пар.

Таким образом, общая численность вида на Урале и Зауралье в 2021 г. сократилась более чем вдвое и составляет сейчас не более 600 гнездящихся пар (см. таблицу). При этом сохранилась крупнейшая в регионе колония в Окунёвском заказнике, которую, по предварительным данным, случившееся бедствие практически не затронуло и в которой по-прежнему размножаются порядка 400 пар пеликанов. Однако требуется более детальный учёт их числа в этом гнездовье.

Обсуждение результатов

Сильный рост численности кудрявого пеликана, наблюдавшийся в последние десятилетия в ряде частей ареала, в том числе в Западной Сибири [9], безусловно, повысил уязвимость этих птиц к различным эпизоотиям, учитывая, что они круглый год живут плотными стаями. Поэтому случившаяся в 2021 г. массовая гибель пеликанов от птичьего гриппа, на первый взгляд, выглядит вполне ожидаемой. Тем не менее данный диагноз вызывает определённые сомнения.

Первое, что обращает на себя внимание, это отсутствие погибших птиц других видов, обитающих совместно с пеликанами (бакланы, чайки, утки, лебеди, кулики, поганки и др.), хотя эпизоотия птичьего гриппа обычно вызывает смерть сразу нескольких видов. Например, в июне 2009 г. вспышка вируса H5N1 на оз. Убсу-Нур на границе России и Монголии привела к гибели чомг *Podiceps cristatus*, малых поганок *Tachybaptus ruficollis*, озёрных чаек *Larus ridibundus*, колпиц *Platalea leucorodia* [13]. А в июне 2016 г. здесь же, помимо чомг и озёрных чаек, обнаружены мёртвые серые цапли *Ardea cinerea*, речные крачки *Sterna hirundo* и большие бакланы *Phalacrocorax carbo*, от которых выделено в общей сложности 11 вирусов гриппа подтипа H5N8 [14]. Одна из крупнейших вспышек вируса гриппа в мае–июне 2005 г. погубила около 6,2 тыс. особей 8 видов диких птиц на оз. Цинхай на западе Китая [15]. Первыми тогда пострадали горные гуси *Anser indicus*, на долю которых пришлось более половины погибших особей, за ними примерно через 10 дней последовали буроголовые чайки *Larus brunnicephalus* и черноголовые хохотуны *Larus ichthyaetus*, а ещё через 10 дней – огари *Tadorna ferruginea* и большие бакланы. Это указывает на постепенное внедрение вируса в различные виды птиц, обитающих на озере.

Второе. Гибель птиц в нескольких разобщённых на десятки и сотни километров колониях заставляет думать, что их инфицирование произошло в местах зимовки. При этом птицы гибли не сразу после заражения, а в течение длительного времени (как минимум с мая до июля), хотя стайный образ жизни пеликанов должен был способствовать быстрому распространению инфекции. Более того, заражение вирусом не помешало им вернуться с мест зимовки в районы размножения, построить гнёзда, отложить яйца и приступить к насиживанию.

Известно, что разные штаммы вирусов гриппа птиц по степени их вирулентности по отношению к домашним птицам (главным образом, курам) условно разделяются на низкопатогенные (LPAI) и высокопатогенные (HPAI) [16–18]. Естественным резервуаром вирусов гриппа считаются дикие водоплавающие птицы, в организме которых часто обнаруживаются низкопатогенные штаммы, но они не причиняют птицам видимого вреда и могут сохраняться у них длительное время [19–21]. Из этого следует, что обнаруженный у пеликанов вирус птичьего гриппа мог быть низкопатогенным, и само по себе наличие вируса в организме птиц ещё не означает, что именно он стал причиной смерти. У разбившихся о провода ЛЭП в 2021 г. пеликанов в Дагестане тоже был обнаружен вирус гриппа [22, 23].

Схожего мнения придерживается директор национального парка «Припышминские боры» С.П. Курышкин, который считает, что «вирус птичьего гриппа всегда присутствует в организме птиц, но проявляется лишь при снижении иммунитета. Именно такая ситуация произошла весной 2021 г.: птицы прилетели с мест зимовок с ослабленным иммунитетом и ещё дополнительно подорвали его, когда стали подбирать оставшуюся после зимних заморозов разлагающуюся мёртвую рыбу, что вызвало у них проблемы с пищеварением» [5]. Действительно, отсутствие признаков пневмонии

и разрушенная печень у погибших пеликанов в Белоозёрском заказнике свидетельствуют скорее в пользу того, что они погибли не от вируса, а от отравления. Но нужно заметить, что зимние заморы рыбы в неглубоких лесостепных озёрах – явление обычное, и пеликаны (как и другие рыбоядные птицы) весной всегда охотно употребляют в пищу такую мёртвую рыбу без какого-либо вреда для себя. Летом в колониях возле гнёзд также можно видеть запасы рыбы, которая в жаркие дни быстро портится, но это не мешает птицам кормить ею своих птенцов.

Легче было бы предположить, что пеликаны отравились рыбой, погибшей в результате так называемого «химического замора». Водоёмы юга Западной Сибири последние полвека широко используются для выращивания ценных видов рыб, и перед выпуском молоди работники рыбхозов нередко очищают озёра от аборигенной («сорной») ихтиофауны. Внесение в озеро высокотоксичных для рыб химических препаратов-ихтиоцидов позволяет в короткий срок полностью уничтожить малоценную ихтиофауну. Какие препараты сейчас используются для этого, с учётом того, что последние годы появляются всё новые и новые, а государственный контроль в этой области оставляет желать лучшего, неизвестно. Применяемые ихтиоциды должны быть безвредны для теплокровных животных (включая человека и птиц), иметь короткий период детоксикации, однако степень безвредности препаратов неизбежно связана с их эффективностью и стоимостью, поэтому «безвредность» всегда относительна. Да, можно допустить, что массовая гибель пеликанов произошла в результате отравления какими-то ихтиоцидами через съеденную ими рыбу, но доказать это можно только в ходе химического анализа трупов, чего сделано не было. Кроме того, эта версия заслуживала бы внимания, если бы гибель птиц произошла на каком-то одном или нескольких конкретных водоёмах (но не по всему региону от Челябинской области до Тюменской) и лишь в течение первых недель после освобождения водоёмов ото льда (но не с мая по июль).

Ещё одна возможная причина отравления – «гаффская болезнь». Она может возникнуть при поедании рыбы, которая, в свою очередь, заразилась от сине-зелёных водорослей в период «цветения» водоёмов [24]. И случаи, когда вероятной причиной массовой гибели кудрявых пеликанов признавались цианотоксины, известны [25]. Но в рассматриваемом регионе водоёмы начинают «цвести» обычно во второй половине июня (позже, чем началась гибель пеликанов) и «цветут» ежегодно, тогда как массовая гибель пеликанов отмечается впервые.

Возвращаясь к версии об эпизоотии птичьего гриппа, следует подчеркнуть, что её, исходя из вышеизложенного, мог вызвать только высокопатогенный штамм. Но в таком случае опять возникает несколько вопросов:

1. Каким путём происходит заражение диких птиц высокопатогенными вирусами, если известно, что в их организме обычно присутствуют лишь низкопатогенные.

2. Как заражённые высокопатогенным вирусом птицы смогли преодолеть расстояние в тысячи километров от мест зимовок до мест размноже-

ния, если известно, что развитие такой инфекции протекает стремительно и заканчивается смертью в течение считанных дней.

3. Почему погибли особи только одного вида и только взрослые.

4. Почему у погибших птиц развился некроз печени, но отсутствовали признаки пневмонии.

Эти вопросы остаются пока без ответа, хотя имеются некоторые предположения. Так, по поводу первого высказывались мнения, что низкопатогенный вирус становится высокопатогенным для домашних птиц, попав в их организм от диких птиц [26, 27], и затем может вторично заразить диких птиц, не теряя своей возросшей вирулентности, что и приводит к массовой гибели последних [28–31]. К настоящему времени накоплено множество фактов массовой гибели диких птиц от высокопатогенных штаммов вируса, и все эти факты учёные пытаются объяснить заражением диких птиц от домашних. Каждый новый такой штамм, вызвав массовую гибель птиц, обычно исчезает вместе с ними. Хотя, с другой стороны, такие штаммы имеют различную вирулентность по отношению к разным видам-хозяевам, из которых наименее восприимчивы к ним были и остаются дикие утки [32, 33], что оставляет возможность сохранения таких штаммов в природе. Но как бы то ни было утки вряд ли могли разнести вирус по разным колониям пеликанов в силу их большой удалённости одна от другой. Это могли сделать только сами пеликаны.

На второй вопрос могут ответить данные, согласно которым инфицированные дикие птицы с симптомами гриппа не способны распространять вирус по установленным путям миграции на большие расстояния [34], но могут переносить его на короткие расстояния, как, по-видимому, произошло в Европе в начале 2006 г. [35]. Мы в отдельных колониях не находили мёртвых пеликанов, хотя число гнездящихся птиц в них резко упало. Это говорит о том, что многие особи погибали ещё на зимовках или путях пролёта, вероятно, передавая инфекцию друг другу по эстафете. Так, в Варгашинский заказник весной 2021 г. вернулась лишь половина особей от их ожидаемого количества (а из числа вернувшихся ещё половина погибла вскоре после прилёта). Колония в Донгузловском заказнике сократилась почти втрое, но в ней в 2022 г. мы не обнаружили ни одного скелета пеликанов, хотя если бы годом раньше здесь остались мёртвые птицы, их скелеты бы сохранились (как это наблюдалось в Варгашинском заказнике). Причём просматривается даже некоторая закономерность: если в западной части рассматриваемого региона значительная часть особей не вернулась после зимовки (очевидно, погибнув вне мест размножения), то в восточной части птицы умирали уже преимущественно в местах размножения, а наиболее удалённая к востоку колония в Окунёвском заказнике вообще практически не пострадала. Возможно, это как-то связано с ходом весенней миграции или другими любопытными деталями популяционной экологии вида (такими, как перемещение особей между далеко расположенными поселениями), о которых пока мало что известно. И всё же версия передачи птицами инфекции «по эстафете» не объясняет, почему, например, в Варгашинском заказнике гибель птиц произошла дружно в мае, но затем

быстро закончилась, затронув только половину особей, а в Белоозёрском заказнике погибли лишь 20% особей и только в июне – начале июля.

Насчёт третьего вопроса имеются свидетельства, что вирус птичьего гриппа может быть видоспецифичен и не причинять вреда соседствующим видам птиц. Например, 758 розовых пеликанов *Pelecanus onocrotalus* погибли в январе 2021 г. из-за птичьего гриппа в Сенегале, но при этом случаев смерти других пернатых не отмечено [36]. И такие случаи не единичны. Вирус H5N1 эволюционировал во множество штаммов, некоторые из них патогенны для какого-то одного вида птиц, другие – для нескольких видов [21, 37]. Вместе с тем как раз в отношении наблюдавшейся в 2021 г. ситуации на Урале и в Западной Сибири у нас есть основания полагать, что вместе с кудрявыми пеликанами пострадали ещё как минимум и тесно соседствующие с ними большие бакланы. Хотя мы ни в одной колонии не зарегистрировали ни одного мёртвого баклана, тем не менее было заметно, что численность этого вида снизилась так же резко, как и численность пеликанов.

Наконец, можно предположить, что гибель птиц произошла от низкопатогенного штамма – в результате ослабления их иммунитета, спровоцированного, к примеру, аномально сильной жарой, установившейся в рассматриваемом регионе с середины мая 2021 г. Такое мнение высказал начальник Управления ветеринарии Тюменской области В.Н. Шульц [38]. Эта версия могла бы объяснить отсутствие погибших птенцов, а также факт поражения пищеварительной системы у мёртвых взрослых особей при отсутствии поражения их дыхательной системы, поскольку низкопатогенные штаммы размножаются главным образом в кишечном тракте [39]. Это было бы ответом на четвёртый вопрос. Однако эта версия представляется маловероятной в силу того, что пеликаны – это теплолюбивые птицы и к летнему зною привычны. Кроме того, до настоящего времени нет ни одного документированного факта гибели диких птиц от низкопатогенного штамма вируса гриппа.

В заключение отметим, что ранее на Урале и в Зауралье подобных эпизоотий ни у кудрявых пеликанов, ни у других гнездящихся рядом с ними птиц водно-болотного комплекса мы не наблюдали. Значительный падеж диких водоплавающих в этом регионе зафиксирован лишь в 2005 г., когда с июля по ноябрь мощная волна вируса H5N1 распространилась из Новосибирской области по всему югу Западной Сибири. Массовая гибель кудрявых пеликанов в европейской части России отмечена лишь однажды – весной 2015 г. [40, 41], и её причиной тогда также стала эпизоотия птичьего гриппа. С территории азиатской части России сообщений о гибели пеликанов за прошлые годы, включая 2005 и 2015 гг., не поступало. Мониторинг гнездовой на этой территории в силу их малодоступности орнитологи проводят не ежегодно. Но, учитывая вал сообщений в средствах массовой информации о большом количестве этих птиц, умерших летом 2021 г., можно полагать, что такие случаи, если бы они имели место в прошлом, не остались бы без внимания. Это позволяет говорить о том, что столь мас-

штабная гибель кудрявых пеликанов на Урале и в Западной Сибири в результате эпизоотии произошла впервые.

В 2022 г. случаев гибели кудрявых пеликанов на территории рассматриваемого региона не отмечено. Но эти случаи продолжились в европейских странах. В марте вспышка высокопатогенного штамма вируса H5N1 убила свыше 1,4 тыс. особей в крупнейшей в мире колонии в национальном парке Преспа в Греции и ещё 450 – в соседних колониях [42]; из других птиц пострадали лишь несколько видов и все в очень небольшом количестве. Это подтверждает, что кудрявые пеликаны могут быть весьма уязвимы к данному вирусу. С учётом наших данных можно ожидать примерно двукратного сокращения за 2021–2022 гг. численности мировой популяции кудрявого пеликана, что существенно повышает угрозу его исчезновения.

Заключение

В 2021 г. произошла первая за более чем полувековую историю наблюдений массовая гибель кудрявых пеликанов на Урале и в Западной Сибири. В результате численность вида на этой обширной территории, где обитала пятая часть мировой популяции, сократилась минимум вдвое. Описанная в работе ситуация и недавние сообщения из Греции характеризуют данный вид как чрезвычайно уязвимый. Для его сохранения важно понимать истинные причины, обуславливающие резкие колебания численности, и прилагать усилия для предотвращения их негативных последствий. Вместе с тем причина гибели пеликанов от вируса птичьего гриппа представляется неоднозначной. Мы рассмотрели разные варианты развития катастрофы, ни один из них на сегодняшний день не выглядит достаточно убедительным. Вирусы гриппа очень разнообразны и способны к быстрым генетическим изменениям. Они продолжают эволюционировать, изменяя свои свойства, расширяя диапазон хозяев из числа диких видов птиц и повышая устойчивость к окружающей среде. Растёт и внимание учёных всего мира к изучению природы этих вирусов. Можно ожидать, что остающиеся сомнения в причинах случившегося бедствия будут вскоре развеяны. Безусловно, следует прилагать больше усилий для спасения таких глобально редких видов, как кудрявый пеликан. Ветеринарные службы свою первоочередную задачу видят в защите людей от опасных инфекций, переносимых дикими видами животных, в то время как этим видам, многие из которых сами нуждаются в защите, уделяется гораздо меньше внимания. Надзор за болезнями диких животных по своей сути вообще является сложной задачей. Не исключено, что резкому сокращению численности кудрявого пеликана в 2021 г. способствовало сочетание разных факторов. Исходя из этого, необходимы более тщательные лабораторные исследования для полного выяснения причин массовой гибели особей редких видов в каждом подобном случае.

Список источников

1. Четыре десятка краснокнижных пеликанов найдены мёртвыми в Дагестане // Био-разнообразие. 2021. 18 марта. URL: https://ecologyofrussia.ru/ptitsy-pelikany-dagestan-gibel/?utm_source=yxnews&utm_medium=desktop/ (дата обращения: 30.08.2022).
2. Русанов Г.М., Стрелков В.А. Мониторинг птичьего населения в дельте Волги в 2021 году, пеликаны и птичий грипп // Русский орнитологический журнал. 2022. Т. 31, № 2161. С. 713–731.
3. Число погибших от птичьего гриппа кудрявых пеликанов в тюменском заказнике приблизилось к 80 // Интерфакс-Урал. 2021. 6 июля. URL: <https://www.interfax-russia.ru/ural/news/chislo-pogibshih-ot-ptichego-grippa-kudryavyh-pelikanov-v-tyumenskom-zakaznike-priblizilos-k-80/> (дата обращения: 20.12.2021).
4. Более двух десятков мёртвых кудрявых пеликанов обнаружено на тюменском озере, где введен карантин из-за гриппа птиц // Интерфакс-Урал. 2021. 12 июля. URL: <https://www.interfax-russia.ru/index.php/ural/news/bolee-dvuh-desyatkov-mertvyh-kudryavyh-pelikanov-obnaruzheno-na-tyumenskom-ozere-gde-vveden-karantin-iz-za-grippa-ptic/> (дата обращения: 12.08.2022).
5. Эксперт: погибшие в Тюменской области пеликаны прилетели в регион со слабым иммунитетом // ТАСС. 2021. 27 ноября. URL: https://tass.ru/obschestvo/13043083?utm_source=yxnews&utm_medium=desktop&utm_referrer=https%3A%2F%2Fyandex.ru%2Fnews%2Fsearch%3Ftext%3D/ (дата обращения: 20.12.2021).
6. BirdLife International. *Pelecanus crispus* (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species. 2018. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/22697599/122838534/> (дата обращения: 31.08.2022).
7. Тарасов В.В., Поляков В.Е. Из наблюдений за редкими птицами в Курганской области // Фауна Урала и Сибири. 2022. № 1. С. 81–94. doi: 10.56268/24110051_2022_1_81
8. Тарасов В.В., Рябцев А.В. Распространение и численность кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) в Челябинской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 46. С. 135–147. doi: 10.17223/19988591/46/7
9. Тарасов В.В., Рябцев А.В. Экспоненциальный рост численности кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus*) в Курганской и Тюменской областях // Зоологический журнал. 2018. Т. 97, вып. 9. С. 1143–1148. doi: 10.1134/S004451341809012X
10. Назин А.С. К авифауне Шалкаро-Жетыкольского оозёрного района // Фауна Урала и Сибири. 2019. № 1. С. 142–144. doi: 10.24411/2411-0051-2019-10113
11. В закрытом на карантин тюменском селе конфискуют домашних птиц, чтобы сжечь // NEFT. 2021. 9 июля. URL: https://neft.media/tyumenskaya-oblast/news/v-zakrytom-na-karantin-tyumenskom-sele-konfiskuyut-domashnih-ptic-htoby-szhech?utm_source=yxnews&utm_medium=desktop/ (дата обращения: 20.12.2021).
12. Попов Е.А., Рассомахина М.Е. Встречи редких птиц в Челябинской области в 2016 году // Фауна Урала и Сибири. 2016. № 2. С. 167–173.
13. Sharshov K., Silko N., Sousloparov I., Zaykovskaya A., Shestopalov A., Drozdov I. Avian Influenza (H5N1) Outbreak among Wild Birds, Russia, 2009 // Emerging Infectious Diseases. 2010. № 16 (2). PP. 349–351. doi: 10.3201/eid1602.090974
14. Lee D.H., Sharshov K., Swayne D.E., Kurskaya O., Sobolev I., Kabilov M., Alekseev A., Irza V., Shestopalov A. Novel reassortant clade 2.3.4.4 avian influenza A (H5N8) virus in wild aquatic birds, Russia, 2016 // Emerging Infectious Diseases. 2017. № 23. PP. 359–360. doi: 10.3201/eid2302.161252
15. Chen H., Li Y., Li Z., Shi J., Shinya K., Deng G., Qi Q., Tian G., Fan S., Zhao H., Sun Y., Kawaoka Y. Properties and dissemination of H5N1 viruses isolated during and influenza outbreak in migratory waterfowl in western China // Journal of Virology. 2006. № 80. PP. 5976–5983. doi: 10.1128/JVI.00110-06
16. Экви Б.П., Рогожина Н.И. Высокопатогенный грипп птиц // Российский ветеринарный журнал. Сельскохозяйственные животные. 2006. № 1. С. 34–37.

17. Olsen B., Munster V.J., Wallensten A., Waldenstrom J., Osterhaus A.D., Fouchier R.A. Global patterns of influenza A virus in wild birds // *Science*. 2006. № 312. PP. 384–388. doi: 10.1126/science.1122438
18. Neumann G., Chen H., Gao G.F., Shu Y., Kawaoka Y. H5N1 influenza viruses: outbreaks and biological properties // *Cell Research*. 2010. № 20. PP. 51–61. doi: 10.1038/cr.2009.124
19. Webster R.G., Bean W.J., Gorman O.T., Chambers T.M., Kawaoka Y. Evolution and ecology of influenza A viruses // *Microbiological Reviews*. 1992. № 56. PP. 152–179. doi: 10.1128/mr.56.1.152-179.1992
20. Breed A.C., Harris K., Hesterberg U., Gould G., Lont B.Z., Brown I.H., Cook A.J. Surveillance for avian influenza in wild birds in the European Union in 2007 // *Avian Diseases*. 2007. № 54. PP. 399–404. doi: 10.1637/8950-053109-Reg.1
21. Lycett S.J., Duchatel F., Digard P.P. A brief history of bird flu // *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*. 2019. № 374. PP. 20180257. doi: 10.1098/rstb.2018.0257
22. Массовая гибель краснокнижных пеликанов в Дагестане произошла из-за их столкновения с ЛЭП // ТАСС. 2021. 19 марта. URL: [https://tass.ru/obschestvo/10950479/](https://tass.ru/obschestvo/10950479) (дата обращения: 12.08.2022).
23. Названа причина массовой гибели редких пеликанов в Дагестане // *Экология России*. 2021. 8 апреля. URL: <https://ecologyofrussia.ru/ptichiy-gripp-pelikany-dagestan/> (дата обращения: 12.08.2022).
24. Справочник по болезням рыб / ред. В.С. Осетров. М. : Колос, 1978. 351 с.
25. Papadimitriou T., Katsiapi M., Vlachopoulos K., Christopoulos A., Laspidou C., Moustaka-Gouni M., Kormas K. Cyanotoxins as the "common suspects" for the Dalmatian pelican (*Pelecanus crispus*) deaths in a Mediterranean reconstructed reservoir // *Environmental Pollution*. 2018. № 234. PP. 779–787. doi: 10.1016/j.envpol.2017.12.022
26. Swayne D.E., Slemons R.D. Using mean infectious dose of high- and low-pathogenicity avian influenza viruses originating from wild duck and poultry as one measure of infectivity and adaptation to poultry // *Avian Diseases*. 2008. № 52. PP. 455–460. doi: 10.1637/8229-012508-Reg.1
27. Lebarbenchon C., Feare C.J., Renaud F., Thomas F., Gauthier-Clerc M. Persistence of highly pathogenic avian influenza viruses in natural ecosystems // *Emerging Infectious Diseases*. 2010. № 16. PP. 1057–1062. doi: 10.3201/eid1607.090389
28. Chen H., Smith G.J., Zhang S.Y., Qin K., Wang J., Li K.S., Webster R.G., Peiris J.S., Guan Y. Avian flu: H5N1 virus outbreak in migratory waterfowl // *Nature*. 2005. № 436. PP. 191–192. doi: 10.1038/nature03974
29. Chen H., Smith G.J., Li K.S., Wang J., Fan X.H., Rayner J.M., Vijaykrishna D., Zhang J.X., Zhang L.J., Guo C.T., Cheung C.L., Xu K.M., Duan L., Huang K., Qin K., Leung Y.H., Wu W.L., Lu H.R., Chen Y., Xia N.S., Naipospos T.S., Yuen K.Y., Has-san S.S., Bahri S., Nguyen T.D., Webster R.G., Peiris J.S., Guan Y. Establishment of multiple sublineages of H5N1 influenza virus in Asia: implications for pandemic control // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2006. № 103. PP. 2845–2850. doi: 10.1073/pnas.0511120103
30. Liu J., Xiao H., Lei F., Zhu Q., Qin K., Zhang X.W., Zhang X.L., Zhao D., Wang G., Feng Y., Ma J., Liu W., Wang J., Gao G.F. Highly pathogenic H5N1 influenza virus infection in migratory birds // *Science*. 2005. № 309. PP. 1206. doi: 10.1126/science.1115273
31. Duan L., Campitelli L., Fan X.H., Leung Y.H., Vijaykrishna D., Zhang J.X., Donatelli I., Delogu M., Li K.S., Foni E., Chiapponi C., Wu W.L., Kai H., Webster R.G., Shortridge K.F., Peiris J.S., Gavin M., Smith J.D., Chen H., Guan Y. Characterization of low-pathogenic H5 subtype influenza viruses from Eurasia: implications for the origin of highly pathogenic H5N1 viruses // *Journal of Virology*. 2007. № 81 (14). PP. 7529–7539. doi: 10.1128/JVI.00327-07

32. Hulse-Post D.J., Sturm-Ramirez K.M., Humberd J., Seiler P., Govorkova E.A., Krauss S., Scholtissek C., Puthavathana P., Buranathai C., Nguyen T.D., Long H.T., Naipospos T.S., Chen H., Ellis T.M., Guan Y., Peiris J.S., Webster R.G. Role of domestic ducks in the propagation and biological evolution of highly pathogenic H5N1 influenza viruses in Asia // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2005. № 102. PP. 10682–10687. doi: 10.1073/pnas.0504662102
33. Kim J.K., Negovetich N.J., Forrest H.L., Webster R.G. Ducks: the "Trojan horses" of H5N1 influenza // *Influenza and Other Respiratory Viruses*. 2009. № 3. PP. 121–128. doi: 10.1111/j.1750-2659.2009.00084.x
34. Feare C.J. The role of wild birds in the spread of HPAI H5N1 // *Avian Diseases*. 2007. № 51. PP. 440–447. doi: 10.1637/7575-040106R1.1
35. Weber T.P., Stilianakis N.I. Ecological immunology of avian influenza (H5N1) in migratory birds // *Emerging Infectious Diseases*. 2007. № 13 (8). PP. 1139–1143. doi: 10.3201/eid1308.070319
36. Массовый падеж розовых пеликанов из-за гриппа птиц зафиксирован в Сенегале // *Ветеринария и жизнь*. 2022. 16 февр. URL: <https://vetandlife.ru/sobytiya/massovyy-padezh-rozovyh-pelikanov-iz-za-grippa-ptic-zafiksirovan-v-senegale/> (дата обращения: 16.08.2022).
37. Kou Z., Lei F.M., Yu J., Fan Z.J., Yin Z.H., Jia C.X., Xiong K.J., Sun Y.H., Zhang X.W., Wu X.M., Gao X.B., Li T.X. New genotype of avian influenza H5N1 viruses isolated from tree sparrows in China // *Journal of Virology*. 2005. № 79. PP. 15460–15466. doi: 10.1128/JVI.79.24.15460-15466.2005
38. Озвучена причина гибели кудрявых пеликанов в тюменском заказнике // *Экология России*. 2021. 29 июня. URL: <https://ecologyofrussia.ru/pelikany-tyumenskaya-oblast-pogibli-prichina/> (дата обращения: 16.08.2022).
39. Sonnberg S., Webby R.J., Webster R.G. Natural history of highly pathogenic avian influenza H5N1 // *Virus research*. 2013. № 178. PP. 63–77. doi: 10.1016/j.virusres.2013.05.009
40. Лохман Ю.В., Гожко А.А., Лохман М.Ю. Массовая гибель кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* в Краснодарском крае // *Русский орнитологический журнал*. 2015. № 1219. С. 4270–4273.
41. Русанов Г.М., Щеголев И.В. Эпидемия птичьего гриппа у кудрявых пеликанов в дельтах Дуная, Волги и Кизлярском заливе Северного Каспия весной 2015 г. // *Астраханский вестник экологического образования*. 2018. № 3 (45). С. 168–174.
42. Recent mass mortality of Dalmatian Pelican in Greece raises alarm over diseases as threats to birds in the EAAF. 2022. 11 anp. // *East Asian – Australasian Flyway Partnership*. URL: https://www.eaaflyway.net/dalmatian_pelican_hpai_2022/ (дата обращения: 19.08.2022).

References

1. Four dozen Red Data Book pelicans found dead in Dagestan. *Biodiversity* [Electronic resource]. 2021. March 18. URL: https://ecologyofrussia.ru/ptitsy-pelikany-dagestan-gibel/?utm_source=yxnews&utm_medium=desktop/ (accessed: 30.08.2022).
2. Rusanov GM, Strelkov VA. Monitoring of the avian population in the Volga Delta in 2021, pelicans and avian influenza. *Russian Ornithological Journal*. 2022;31(2161):713–731. [In Russian]
3. The number of Dalmatian pelican deaths from bird flu in the Tyumen wildlife sanctuary has approached 80. *Interfax-Ural* [Electronic resource]. 2021. July 6. URL: <https://www.interfax-russia.ru/ural/news/chislo-pogibshih-ot-ptichego-grippa-kudryavyh-pelikanov-v-tyumenskom-zakaznike-priblizilos-k-80/> (accessed: 20.12.2021).
4. More than two dozen dead Dalmatian pelicans were found on a Tyumen lake, where quarantine was imposed due to bird flu. *Interfax-Ural* [Electronic resource]. 2021. July 12. URL: <https://www.interfax-russia.ru/index.php/ural/news/bolee-dvuh-desyatkov->

- mertvyh-kudryavyh-pelikanov-obnaruzhenno-na-tyumenskom-ozere-gde-vveden-karantin-iz-za-grippa-ptic/ (accessed: 12.08.2022).
5. Expert: pelicans that died in the Tyumen region had flown to the region with weak immunity. *TASS* [Electronic resource]. 2021. November 27. URL: https://tass.ru/obschestvo/13043083?utm_source=yxnews&utm_medium=desktop&utm_referrer=https%3A%2F%2Fyandex.ru%2Fnews%2Fsearch%3Ftext%3D/ (accessed: 20.12.2021).
6. BirdLife International. *Pelecanus crispus* (amended version of 2017 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species* [Electronic resource]. 2018. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/22697599/122838534/> (accessed: 31.08.2022).
7. Tarasov VV, Polyakov VE. Some observations of rare birds in the Kurgan region. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2022;1:81-94. [In Russian, English summary]. doi: 10.56268/24110051_2022_1_81
8. Tarasov VV, Ryabitsev AV. Distribution and number of Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) in Chelyabinsk Region. *Bulletin of Tomsk State University. Biology = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:135-147. [In Russian, English summary]. doi: 10.17223/19988591/46/7
9. Tarasov VV, Ryabitsev AV. An Exponential Increase in the Abundance of the Dalmatian Pelican (*Pelecanus crispus*) in the Kurgan and Tyumen Regions. *Biology Bulletin*. 2019;46(8): 886–891. doi: 10.1134/S1062359019080156
10. Nazin AS. Towards the avifauna of the Shalkar-Zhetykol lake district. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2019;1:142-144. [In Russian, English summary]. doi: 10.24411/2411-0051-2019-10113
11. In a quarantined Tyumen village, poultry is confiscated to be burned. *NEFT* [Electronic resource]. 2021. July 9. URL: https://neft.media/tyumenskaya-oblast/news/v-zakrytom-na-karantin-tyumenskom-sele-konfiskuyut-domashnih-ptic-chtoby-szhech?utm_source=yxnews&utm_medium=desktop/ (accessed: 20.12.2021).
12. Popov EA, Rassomakhina ME. Records of rare birds in Chelyabinsk region in 2016. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2016;2:167-173. [In Russian, English summary]
13. Sharshov K, Silko N, Sousloparov I, Zaykovskaya A, Shestopalov A, Drozdov I. Avian Influenza (H5N1) Outbreak among Wild Birds, Russia, 2009. *Emerging Infectious Diseases*. 2010;16(2):349-351. doi: 10.3201/eid1602.090974
14. Lee DH, Sharshov K, Swayne DE, Kurskaya O, Sobolev I, Kabilov M, Alekseev A, Irza V, Shestopalov A. Novel reassortant clade 2.3.4.4 avian influenza A (H5N8) virus in wild aquatic birds, Russia, 2016. *Emerging Infectious Diseases*. 2017;23:359-360. doi: 10.3201/eid2302.161252
15. Chen H, Li Y, Li Z, Shi J, Shinya K, Deng G, Qi Q, Tian G, Fan S, Zhao H, Sun Y, Kawaoka Y. Properties and dissemination of H5N1 viruses isolated during and influenza outbreak in migratory waterfowl in western China. *Journal of Virology*. 2006;80:5976-5983. doi: 10.1128/JVI.00110-06
16. Equi BP, Rogozhina NI. Highly pathogenic avian influenza. *Russian Veterinary Journal. Farm animals*. 2006;1:34-37. [In Russian]
17. Olsen B, Munster VJ, Wallensten A, Waldenstrom J, Osterhaus AD, Fouchier RA. Global patterns of influenza A virus in wild birds. *Science*. 2006;312:384-388. doi: 10.1126/science.1122438
18. Neumann G, Chen H, Gao GF, Shu Y, Kawaoka Y. H5N1 influenza viruses: outbreaks and biological properties. *Cell Research*. 2010;20:51-61. doi: 10.1038/cr.2009.124
19. Webster RG, Bean WJ, Gorman OT, Chambers TM, Kawaoka Y. Evolution and ecology of influenza A viruses. *Microbiological Reviews*. 1992;56:152-179. doi: 10.1128/mr.56.1.152-179.1992
20. Breed AC, Harris K, Hesterberg U, Gould G, Londt BZ, Brown IH, Cook AJ. Surveillance for avian influenza in wild birds in the European Union in 2007. *Avian Diseases*. 2007;54:399-404. doi: 10.1637/8950-053109-Reg.1

21. Lycett SJ, Duchatel F, Digard PP. A brief history of bird flu. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*. 2019;374:20180257. doi: 10.1098/rstb.2018.0257
22. The mass death of Red Data Book pelicans in Dagestan was explained by a collision with a power line. *TASS* [Electronic resource]. 2021. March 19. URL: <https://tass.ru/obschestvo/10950479/> (accessed: 12.08.2022).
23. The reason for the mass death of rare pelicans in Dagestan is named. *Ecology of Russia* [Electronic resource]. 2021. April 8. URL: <https://ecologyofrussia.ru/ptichiy-gripp-pelikany-dagestan/> (accessed: 12.08.2022).
24. Osetrov VS (ed.). 1978. Handbook of fish diseases. M.: Kolos. 351 p. [In Russian]
25. Papadimitriou T, Katsiapi M, Vlachopoulos K, Christopoulos A, Laspidou C, Moustaka-Gouni M, Kormas K. Cyanotoxins as the "common suspects" for the Dalmatian pelican (*Pelecanus crispus*) deaths in a Mediterranean reconstructed reservoir. *Environmental Pollution*. 2018;234:779–787. doi: 10.1016/j.envpol.2017.12.022
26. Swayne DE, Slemons RD. Using mean infectious dose of high- and low-pathogenicity avian influenza viruses originating from wild duck and poultry as one measure of infectivity and adaptation to poultry. *Avian Diseases*. 2008;52:455-460. doi: 10.1637/8229-012508-Reg.1
27. Lebarbenchon C, Feare CJ, Renaud F, Thomas F, Gauthier-Clerc M. Persistence of highly pathogenic avian influenza viruses in natural ecosystems. *Emerging Infectious Diseases*. 2010;16:1057-1062. doi: 10.3201/eid1607.090389
28. Chen H, Smith GJ, Zhang SY, Qin K, Wang J, Li KS, Webster RG, Peiris JS, Guan Y. Avian flu: H5N1 virus outbreak in migratory waterfowl. *Nature*. 2005;436:191-192. doi: 10.1038/nature03974
29. Chen H, Smith GJ, Li KS, Wang J, Fan XH, Rayner JM, Vijaykrishna D, Zhang JX, Zhang LJ, Guo CT, Cheung CL, Xu KM, Duan L, Huang K, Qin K, Leung YH, Wu WL, Lu HR, Chen Y, Xia NS, Naipospos TS, Yuen KY, Hassan SS, Bahri S, Nguyen TD, Webster RG, Peiris JS, Guan Y. Establishment of multiple sublineages of H5N1 influenza virus in Asia: implications for pandemic control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2006;103:2845-2850. doi: 10.1073/pnas.0511120103
30. Liu J, Xiao H, Lei F, Zhu Q, Qin K, Zhang XW, Zhang XL, Zhao D, Wang G, Feng Y, Ma J, Liu W, Wang J, Gao GF Highly pathogenic H5N1 influenza virus infection in migratory birds. *Science*. 2005;309:1206. doi: 10.1126/science.1115273
31. Duan L, Campitelli L, Fan XH, Leung YH, Vijaykrishna D, Zhang JX, Donatelli I, Delogu M, Li KS, Foni E, Chiapponi C, Wu WL, Kai H, Webster RG, Shortridge KF, Peiris JS, Gavin M, Smith JD, Chen H, Guan Y. Characterization of low-pathogenic H5 subtype influenza viruses from Eurasia: implications for the origin of highly pathogenic H5N1 viruses. *Journal of Virology*. 2007;81(14):7529-7539. doi: 10.1128/JVI.00327-07
32. Hulse-Post DJ, Sturm-Ramirez KM, Humberd J, Seiler P, Govorkova EA, Krauss S, Scholtissek C, Puthavathana P, Buranathai C, Nguyen TD, Long HT, Naipospos TS, Chen H, Ellis TM, Guan Y, Peiris JS, Webster RG. Role of domestic ducks in the propagation and biological evolution of highly pathogenic H5N1 influenza viruses in Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2005;102:10682-10687. doi: 10.1073/pnas.0504662102
33. Kim JK, Negovetich NJ, Forrest HL, Webster RG. Ducks: the "Trojan horses" of H5N1 influenza. *Influenza and Other Respiratory Viruses*. 2009;3:121-128. doi: 10.1111/j.1750-2659.2009.00084.x
34. Feare CJ. The role of wild birds in the spread of HPAI H5N1. *Avian Diseases*. 2007;51:440-447. doi: 10.1637/7575-040106R1.1
35. Weber TP, Stilianakis NI. Ecological immunology of avian influenza (H5N1) in migratory birds. *Emerging Infectious Diseases*. 2007;13(8):1139-1143. doi: 10.3201/eid1308.070319
36. The mass death of great white pelicans due to avian influenza was recorded in Senegal. *Veterinary Medicine and Life* [Electronic resource]. 2022. February 16. URL:

- <https://vetandlife.ru/sobytiya/massovyj-padezh-rozovyh-pelikanov-iz-za-grippa-ptic-zafiksirovan-v-senegale/> (accessed: 16.08.2022).
37. Kou Z, Lei FM, Yu J, Fan ZJ, Yin ZH, Jia CX, Xiong KJ, Sun YH, Zhang XW, Wu XM, Gao XB, Li TX. New genotype of avian influenza H5N1 viruses isolated from tree sparrows in China. *Journal of Virology*. 2005;79:15460-15466. doi: 10.1128/JVI.79.24.15460-15466.2005
 38. The cause of the death of Dalmatian pelicans in the Tyumen wildlife sanctuary has been announced. *Ecology of Russia* [Electronic resource]. 2021. June 29. URL: <https://ecologyofrussia.ru/pelikany-tyumenskaya-oblast-pogibli-prichina/> (accessed: 16.08.2022).
 39. Sonnberg S, Webby RJ, Webster RG. Natural history of highly pathogenic avian influenza H5N1. *Virus research*. 2013;178:63-77. doi: 10.1016/j.virusres.2013.05.009
 40. Lokhman YV, Gozhko AA, Lokhman MY. Mass death of the Dalmatian pelican *Pelecanus crispus* in the Krasnodar region. *Russian Ornithological Journal*. 2015;24(1219):4270-4273. [In Russian]
 41. Rusanov GM, Shchegolev IV. The epidemic of avian influenza in Dalmatian pelicans in the Danube Delta, Volga and Kizlyar Bay of the Northern Caspian in the spring of 2015. *Astrakhan Bulletin of Ecological Education*. 2018;3(45):168-174. [In Russian]
 42. Recent mass mortality of Dalmatian Pelican in Greece raises alarm over diseases as threats to birds in the EAAF. *East Asian – Australasian Flyway Partnership* [Electronic resource]. 2022. April 11. URL: https://www.eaaflyway.net/dalmatian_pelican_hpai_2022/ (accessed: 19.08.2022).

Информация об авторе:

Тарасов Владимир Васильевич – доцент, канд. биол. наук, с.н.с., лаборатория экологии птиц и наземных беспозвоночных, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8576-3167>

E-mail: grouse@bk.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Vladimir V. Tarasov, Associate Professor, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Ecology of Birds and Terrestrial Invertebrates, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg, Russian Federation).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8576-3167>

E-mail: grouse@bk.ru

The Author declares no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 16.09.2022;
одобрена после рецензирования 11.10.2022; принята к публикации 29.12.2022.

*The article was submitted 16.09.2022;
approved after reviewing 11.10.2022; accepted for publication 29.12.2022.*