

ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2024

№ 65

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 9–12 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, Пущино, 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)
Кулижский 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)
Рудина Т.В. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия)
E-mail: 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); **Минсеева 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); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зинченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Крюков В.Ю.** (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия); **Кузнецов В.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лодыгин Е.Д.** (Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Коми научный центр УрО РАН, Сыктывкар, Россия); **Лупашич 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); **Оленников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердисс А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Сokolova Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики СО РАН, Новосибирск, Россия); **Торчик В.И.** (Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

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

Подписано в печать 27.03.2024 г. Формат 70×108¹/₁₆. Усл. печ. л. 14,6. Тираж 50 экз. Заказ № 5841. Цена свободная. Дата выхода в свет 09.04.2024 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: 9-12 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/>; biojournaltsu@gmail.com; biotsu@mail.ru

Editor-in-Chief - Danil S Vorobiev, Tomsk State University (Tomsk, Russia),

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

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 NRMС, Tomsk, Russia

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

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

Ivanov Yu V - 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

Raudina TV - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia, 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); **Torchyk UI**, Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk, Republic of Belarus); **Sharakhov IV**, Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER: TSU Press (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation). Editor VG Lihacheva; Translator/Editor VV Vozdvizhenskij; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 27.03.2024. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 14.6. Circulation is 50 copies. Orders No 5841. Open price. Date of publication 09.04.2024.

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

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Енчилик П.Р., Клинк Г.В., Пеунова А.А., Прилипова Е.С., Сергеева Е.А., Соболев Н.С., Семенков И.Н. Вариабельность кислотности, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в двух альфегумусовых почвах национального парка «Смоленское Поозерье»	6
--	---

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Нечаева Ю.И., Алеев В.С., Шестакова Е.А., Пьянкова А.А., Плотникова Е.Г. Таксономическое и функциональное разнообразие бактерий, выделенных из техногенного щелочного водоёма	27
---	----

БОТАНИКА

Годин В.Н., Ботов Г.К. Структура популяций и семенная продуктивность гетеростильного вида <i>Pulmonaria obscura</i> (Boraginaceae)	52
Киселева И.В., Перепелкина П.А., Бурдуковский М.Л. Естественное восстановление растительного и почвенного покрова на отвалах Павловского месторождения в Приморском крае	71

ЗООЛОГИЯ

Лобырев Ф.С. Плотность и биомасса арктических гольцов <i>Salvelinus alpinus</i> (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из двух олиготрофных озер на участках, различных по кормности	92
Бастрикова А.Е., Гашков С.И., Москвитина Н.С. Песенные репертуары мухоловки-пеструшки <i>Ficedula hypoleuca</i> томской популяции: сравнительный аспект рекламной песни в городской и естественной среде	111

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Бушов Ю.В., Скрыбина А.А. Исследование речевых процессов у монолингвов, билингвов и мультILINGVов	130
--	-----

ЭКОЛОГИЯ

Котовщиков А.В., Бурмистрова О.С., Дьяченко А.В. Динамика стока планктона в Верхней Оби	148
Середкин И.В. Объекты маркировки бурого медведя на Восточном Сахалине	166

TABLE OF CONTENTS

SOIL SCIENCE

Enchilik PR, Klink GV, Peunova AA, Prilipova ES, Sergeeva EA, Sobolev NS, Semenov IN. Variability of acidity, electrical conductivity and redox potential in two Podzols at the Smolenskoye Poozerye national park	6
---	---

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

Nechaeva YI, Aleev VS, Shestakova EA, Pyankova AA, Plotnikova EG. Taxonomic and functional diversity of bacteria isolated from technogenic alkaline reservoir	27
--	----

BOTANY

Godin VN, Botov GK. Population structure and seed set of heterostylous species <i>Pulmonaria obscura</i> (Boraginaceae)	52
Kiseleva IV, Perepelkina PA, Burdukovsky ML. Natural reclamation of the vegetation and soil cover on the dumps of the Pavlovsk coal field of Primorye	71

ZOOLOGY

Lobyrev FS. Density and biomass of Arctic charr <i>Salvelinus alpinus</i> (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) from the two oligotrophic lakes at biotopes with different trophic levels	92
Bastrikova AE., Gashkov SI., Moskvitina NS. Song repertoires of the Pied Flycatcher <i>Ficedula hypoleuca</i> of the Tomsk population: a comparative aspect of the advertising song in the urban and natural environment	111

HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY

Bushov YV, Skryabina A.A. Studies of speech processes in monolinguals, bilinguals and multilinguals	130
--	-----

ECOLOGY

Kotovshchikov AV, Burmistrova OS, Dyachenko AV. Dynamics of plankton runoff in the Upper Ob	148
Seryodkin IV. Brown bear marking objects on the Eastern Sakhalin	166

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья

УДК 631.41

doi: 10.17223/19988591/65/1

Вариабельность кислотности, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в двух альфегумусовых почвах национального парка «Смоленское Поозерье»

**Полина Романовна Енчилик¹, Галина Викторовна Клиник²,
Алиса Алексеевна Пеунова³, Елена Сергеевна Прилипова⁴,
Елизавета Алексеевна Сергеева⁵, Николай Сергеевич Соболев⁶,
Иван Николаевич Семенков⁷**

*^{1, 3, 4, 5, 6, 7} Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия*

^{1, 7} Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

² Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва, Россия

¹ polimail@inbox.ru

² galkaklink@gmail.com

³ peunovaalisa@yandex.ru

⁴ starchikova.e.s@gmail.com

⁵ lisa.sergeeva2204@mail.ru

⁶ kolyhome2000@yandex.ru

⁷ semenkov@geogr.msu.ru

Аннотация. Вариабельность кислотности, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в почвенных горизонтах отражает результаты процессов, влияющих на качество почв, что необходимо учитывать при планировании и анализе результатов эколого-геохимического мониторинга. На территории национального парка «Смоленское Поозерье» (55°32' с.ш., 31°24' в.д.) исследована вариабельность трех почвенных свойств в каждом генетическом горизонте постагrogenных дерново-подбур (Entic Rustic Podzol) под березово-дубово-еловым лесом и подзола (Katogleyic Albic Carbic Podzol) под сосново-еловым лесом. Дерново-подбур был опробован на 7 глубинах в пятикратной повторности (35 образцов). Подзол опробован с 9 глубин в трехкратной повторности (27 образцов). Все показатели определяли в одной водной суспензии в течение суток после отбора проб в пятикратной повторности в образцах из дерново-подбур (175 измерений) и один раз в подзоле (27 измерений). Вариабельность физико-химических свойств почв в каждой выборке данных оценена с помощью коэффициентов вариации. В дерново-подбуре оценивали три типа вариабельности: Cv1 – изменчивость измерений по пяти повторным промерам одной и той же суспензии, Cv1cp – среднее Cv1 для одного слоя; Cv2 рассчитан по 5 осредненным значениям измерений каждой суспензии по отдельности для каждой из 7 глубин. Внутригоризонтная изменчивость (Cv) для подзола рассчитана по 3 образцам с 9 глубин, а для дерново-подбур – по 5 первым измерениям каждой суспензии с 7 обследованных глубин. Коэффициент вариации всех трех показателей менее 50%. Средняя по всему профилю дерново-подбур вариабельность величины pH и электропроводности водной вытяжки в целом ниже, чем

вариабельность в пределах его горизонтов. Вариабельность электропроводности максимальна среди исследованных показателей, а окислительно-восстановительного потенциала – минимальна. В профиле подзола вариабельность кислотности и окислительно-восстановительного потенциала повышена в протогумусовом горизонте, а электропроводности – в почвообразующих флювиогляциальных песках с неравномерным распространением электролитов, представленных в крайне небольшом количестве. В профиле дерново-подбуря вариабельность кислотности возрастает в средней части профиля, где накапливаются фульваты Fe и Al, электропроводности – слабо меняется по профилю, а окислительно-восстановительного потенциала – зависит от изменчивости условий увлажнения и микробиологической активности и поэтому максимальна в лесной подстилке.

Ключевые слова: неоднородность свойств почв, агрохимические показатели почв, физико-химические свойства почв, альфегумусовые почвы (Podzols), вертикальная дифференциация

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (госзадание № I.4; полевые и химико-аналитические работы) и Российского научного фонда (проект № 21-74-20171; интерпретация результатов).

Благодарности: авторы признательны участникам полевых и химико-аналитических работ – И.Е. Тамаровскому, А.А. Дьяконову, Д.С. Жогову, В.Э. Карпачеву, Д.А. Касимовой, Г.И. Колосу, Д.В. Котову, А.И. Куликовой, А.Д. Наумову, М.С. Осиповой, А.А. Пискуновой, Д.А. Тереховой, П.Д. Чеченкову. При подборе объектов исследования использованы материалы, предоставленные Центром коллективного пользования «Геопортал» (МГУ имени М.В. Ломоносова).

Для цитирования: Енчилик П.Р., Клинк Г.В., Пеунова А.А., Прилипова Е.С., Сергеева Е.А., Соболев Н.С., Семенов И.Н. Вариабельность кислотности, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в двух альфегумусовых почвах национального парка «Смоленское Поозерье» // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 6–26. doi: 10.17223/19988591/65/1

Original article

doi: 10.17223/19988591/65/1

Variability of acidity, electrical conductivity and redox potential in two Podzols at the Smolenskoye Poozerye national park

Polina R. Enchilik¹, Galina V. Klink², Alisa A. Peunova³, Elena S. Prilipova⁴, Elizaveta A. Sergeeva⁵, Nikolay S. Sobolev⁶, Ivan N. Semenov⁷

^{1, 3, 4, 5, 6, 7} Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

^{1, 7} Center for Problems of Ecology and Productivity of Forests, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

² Institute for Information Transmission Problems named after A.A. Kharkevich RAS, Moscow, Russian Federation

¹ polimail@inbox.ru

² galkaklink@gmail.com

³ peunovaalisa@yandex.ru

⁴ starchikova.e.s@gmail.com

⁵ lisa.sergeeva2204@mail.ru

⁶ kolyhome2000@yandex.ru

⁷ semenov@geogr.msu.ru

Summary. Variability of acidity, electrical conductivity, and redox potential depends on processes affecting the soil quality. The study of these properties is important in planning and analyzing the results of ecological and geochemical monitoring. The purpose of the work is to assess the intrahorizontal variability of acidity, electrical conductivity and redox potential within different depths of automorphic sandy soils of the Smolenskoye Poozerye National Park.

Variability of pH values, electrical conductivity of water extract, and redox potential were studied in each horizon of the postagrogenic Entic Rustic Podzol under a birch-oak-spruce forest and the Katogleyic Albic Carbic Podzol under pine-spruce forest located at the Smolenskoye Poozerye National Park (55°32' N, 31°24' E). Entic Rustic Podzol was sampled at seven depths in five repetitions. Samples were taken from the Katogleyic Albic Carbic Podzol from nine depths in triplicate. The pH values, electrical conductivity, and redox potential of the samples from Entic Rustic Podzol were measured five times in aqueous suspension within one day after sampling and once in Katogleyic Albic Carbic Podzol. The variability of the physicochemical properties of soils in each data set was estimated using the three groups of coefficients of variation. In the Entic Rustic Podzol, Cv1 was a measurement variability calculated for five repeated measurements of the same suspension, Cv1av was averaged Cv1; Cv2 was calculated for averaged values of five samples which suspension was measured five times. Cv for Katogleyic Albic Carbic Podzol was calculated from three samples from nine depths and for Entic Rustic Podzol from the first measurement of five in each of five suspensions from seven depths.

Variability of properties of all studied soils was at a low level: $Cv < 50\%$. In comparing with the coefficients of variation calculated for pH and electrical conductivity in different soil horizons, the averaged coefficients of variation of the same properties, which were calculated for the whole data set characterizing Entic Rustic Podzol variability, were generally lower. The variability of the electrical conductivity was the highest among all the parameters studied, and the variability of the redox potential was the lowest. In the Katogleyic Albic Carbic Podzol, acidity variability increased in the Bs horizon. The variability of the redox potential was increased in the uppermost part of the humus horizon. The variability of electrical conductivity was maximum in the middle part of the profile and it was present in an extremely small amount in lacustrine sands with an uneven distribution of electrolytes. In the Entic Rustic Podzol, the variability of acidity increased in the middle part of the profile due to accumulation of Fe and Al fulvates. The variability of electrical conductivity varied slightly along the Entic Rustic Podzol profile. The variability of the redox potential was maximum in the forest litter, since the values of this parameter depend on the variability of moisture and microbiological activity.

The article contains 3 Figures, 3 Tables, 48 References

Keywords: heterogeneity of soil properties, soil fertility, ecological indicators, soil physicochemical properties, Spodosols, vertical differentiation

Funding: This work was supported by MSU (grant №I.4: field and laboratory work) and RSF (grant № 21-74-20171: data processing).

For citation: Enchilik PR, Klink GV, Peunova AA, Prilipova ES, Sergeeva EA, Sobolev NS, Semenov IN. Variability of acidity, electrical conductivity and redox potential in two Podzols at the Smolenskoye Poozerye national park. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:6-26. doi: 10.17223/19988591/65/1

Введение

Кислотность, электропроводность и окислительно-восстановительный потенциал почвы являются важными показателями, отражающими функционирование почвы. Их вариабельность – результат разномасштабных процессов, которые могут свидетельствовать об улучшении или ухудшении качества почв [1, 2]. Так, кислотность (рН) влияет на растворимость и биодоступность многих веществ [3]. Электропроводность водной вытяжки (ЕС) связана с емкостью катионного обмена, засолением, концентрацией питательных веществ [4]. Окислительно-восстановительный потенциал (ОВП) меняется при ограничении доступа кислорода, разложении органических веществ, нитрификации, денитрификации, выбросах парниковых газов [5]. Кроме того, растения изменяют ОВП и рН почвы, особенно в ризосфере [6]. Все эти три легко определяемых показателя позволяют получить экспресс-оценку состояния почвы, поэтому, наряду со сложнее получаемым содержанием гранулометрических фракций, их часто используют для характеристики условий миграции. Однако до сих пор очень мало информации об уровнях вариабельности величины рН, электропроводности и окислительного потенциала в альфегумусовых почвах. В отношении другого легко определяемого почвенного показателя – цветовой характеристики по шкале Манселла – вариабельность значения оценена совсем недавно на примере разнообразных почв национального парка «Смоленское Поозерье» [7].

Оценка вариабельности почвенных свойств востребована при планировании и анализе результатов эколого-геохимического мониторинга [8–10], а также при характеристике степени загрязнения по небольшому числу проб. Ранее изучена вариабельность физических (плотности, влажности, водопроницаемости) и химических (величины рН, валового состава, содержания обменных катионов) свойств в разных генетических горизонтах дерново-подзолистых почв [11, 12]. Для почв легкого гранулометрического состава подобные исследования редки.

Одним из основных факторов пространственного варьирования физико-химических свойств почв является неоднородность растительности [13]. Неравномерное распределение опада, травяного покрова, атмосферных осадков с растворенными в них минеральными веществами, отличия в световом режиме, почвенной фауне по мере удаления от ствола дерева определяют пространственную вариабельность свойств верхних горизонтов почв [14]. Так, миграция, разложение и синтез веществ, жизнедеятельность биоты, катионный обмен и выщелачивание оснований определяют в почвенном растворе содержание, состав и соотношение оснований, органических кислот и их солей, определяющих величину рН [13]. Связь показателя рН с пространственным распределением гумуса изучена в подзолах [15] и дерново-подзолистых почвах [16]. В агропочвах вариабельность агрономических показателей изучена достаточно подробно. Однако природным почвам и почвам на поздних этапах лесовосстановления посвящены единичные исследования [17], особенно в генетических горизонтах почв [18]. Оценка вариабельности показателей на разных глубинах в пределах одного генетического горизонта

ранее не проводилась. Кроме того, методы оценки вариабельности почвенных свойств до сих пор дискуссионны [19].

Цель работы – оценка внутригоризонтной вариабельности кислотности, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в пределах разных глубин автоморфных песчаных почв национального парка «Смоленское Поозерье».

Район, объекты, материалы и методы исследования

Территория национального парка «Смоленское Поозерье» расположена между Валдайской и Смоленско-Московской возвышенностями, в 70 км севернее г. Смоленска (Россия) и 100 км восточнее г. Витебска (Беларусь), в области умеренно континентального климата в переходной полосе подтаежных широколиственно-хвойных и хвойных лесов [20]. Сложные сочетания разнообразных по гранулометрическому составу ледниковых отложений (валунных суглинков, супесей, флювиогляциальных песков, озерно-ледниковых отложений) обуславливают высокую пестроту почвенного и растительного покрова [20, 21]. Национальный парк «Смоленское Поозерье» находится в провинции среднерусских южнотаежных дерново-мелко- и неглубокоподзолистых почв [22].

Для оценки вертикального изменения уровня вариабельности свойств исследованы дерново-подбур постагrogenный реградированный супесчаный (Entic Rustic Podzol) на покровных супесях, подстилаемых озерными песками с набором горизонтов O – We – AYpa – BF – C под сосново-еловым рябиново-лещиновым кисличным лесом, и подзол иллювиально-гумусово-железистый глееватый песчаный (Katogleyic Albic Carbic Podzol) на глееватых флювиогляциальных песках с набором горизонтов O – E(hi) – BHF – BFG – Cg под дубово-березово-еловым черничным лесом (рис. 1, табл. 1), характерным для поздних стадий естественного лесовосстановления на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий [23, 24]. Почвы названы в соответствии с Классификацией и диагностикой почв России [25] и Мировой реферативной базой почвенных ресурсов [26].

Таблица 1 [Table 1]

Морфологическое описание изученных почв [Morphological characteristics of soils studied]

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	Описание горизонта [Morphological characteristics of the horizon]
(1) Дерново-подбур иллювиально-железистый оподзоленный постагrogenный реградированный супесчаный на песках [Entic Rustic Podzol (Arenic)]		
OL [Oi]	Поверхность [Surface]	На поверхности свежий хвойный (70%) и лиственный опад (30%) [Fresh coniferous (70%) and deciduous remnants (30%) is on the soil surface]

Гори- зонт [Hori- zon]	Глубина, см [Depth, cm]	Описание горизонта [Morphological characteristics of the horizon]
OF [Oe]	0–2(3)	Слабо фрагментированная фракция опада: 60% хвойного и 40% листовного [Weakly fragmented litter: 60 and 40% of coniferous and deciduous remnants, respectively]
We [Oa]	2(3)–5(7)	Неоднородный, седовато-темно-серый с буроватым оттенком (7,5 YR 3/2) с белесыми пятнами, свежий, непрочно-комковатый, пылеватая супесь, рассыпчатый, обильные включения корней (20–30%) диаметром < 5 мм, отмытые зерна первичных минералов (ОЗПМ, 30%) переход ясный по цвету и сложению, граница слабоволнистая [7.5 YR 3/2, crumby, sandy loam, abundant (20-30%) roots with a diameter < 5 mm, uncoated primary minerals (30%), wavy, gradual distinctness]
AYpa [Ap]	5(7)–10(19)	Серовато-палевый (7,5 YR 4/3-4), однородный, свежий, неясно-комковато-ореховатый, уплотненный, супесь, мелкая дресва диаметром до 2 мм, уголь, мелкие и крупные корни диаметром < 7 мм, отмытые зерна (15%), переход очень резкий по цвету, граница слабоволнистая [7.5 YR 4/3-4, subangular blocky-crumby, sandy loam, very few roots with a diameter < 7 mm, uncoated primary minerals (15%), wavy, vey abrupt distinctness]
BF [Bs]	10(19)–25(32)	Охристо-палевый (7,5 YR 4/6), неоднородный с темно-серыми гумусовыми пятнами, свежий, уплотненный (рыхлее вышележащего), непрочно-ореховато-комковатый, тонко-зернистый песок, 5% корней до 22 см диаметром < 3 мм, переход постепенный по цвету [7.5 YR 4/6, subangular blocky, crumby, sandy, few (5%) roots up to 22 cm with a diameter < 3 mm, smooth, diffuse distinctness]
Cff [Cs]	> 25(32) [> 25(32)]	Палевый (10 YR 5/6) с темно-бурыми псевдофибрами, уплотненный (плотнее вышележащего), непрочно-комковато-ореховатый, песок [10 YR 5/6, subangular blocky, crumby, sandy]
(2) Подзол иллювиально-гумусово-железистый глубинно глееватый песчаный на глееватых песках [Katogleyic Albic Carbic Podzol (Arenic)]		
OL [Oi]	Поверх- ность [Surface]	Опад листьев дуба, хвоя, шишки, ветки. 40% хвои, 50% листьев, 10% веток и шишек [Oak leaf, pine needles, cones, branches. 40% needles, 50% leaves, 10% branches and cones]
OF [Oe]	0–2	Преобладают хвоя (70%), листья (30%), единичные шишки [Needles (70%), leaves (30%), single cones]
OH [Oa]	2–6(10)	Серый (7,5 YR 4/3) с большим количеством (30%) ОЗПМ. Обильные (30%) корни диаметром < 1 см. Переход к ниже-лежащему горизонту постепенный через маломощный фрагментарный горизонт Ehi [7.5 YR 4/3, crumby, abundant (20-30%) roots with a diameter < 1 cm, uncoated primary minerals (30%), smooth boundary, smooth, diffuse distinctness]

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	Описание горизонта [Morphological characteristics of the horizon]
E(hi) [E]	6(10)–17(32), 30-39 пятно слева [Spot in the left]	Однородный пепельно-серый (7,5 YR 5-6/3) с темно-бурыми пятнами по ходам корней, свежий, бесструктурный с элементами неясно-глыбистой структуры, тонкозернистый песок, уплотнённый, единичные (до 5%) корни диаметром до 5 мм, мицелий, единичные угли и дресва, переход ясный по цвету, граница кармановидная [7.5 YR 5-6/3, Single-grain structure, very few roots, subangular blocky, sandy, irregular shape, clear distinctness]
BHF [Bs]	17(32)–35(38)	Буровато-кофейный (2,5 YR 2,5/3). Свежий (близок к влажному), уплотнённый (плотнее вышележащего), непрочнo глыбисто-комковатый, тонкозернистый песок, единичные тонкие корни (2%) диаметром до 5 мм, ОЗПМ (по массе до 10%). На глубинах от 17(25)–37(42) см (максимальная мощность 20 см) в левой части передней части разреза присутствует почвенно-ветровальный комплекс (смесь горизонтов BF, BHF, E). Переход ясный по окраске, граница слабоволнистая [2.5 YR 2,5/3, subangular blocky, sandy, very few (2%) roots with a diameter of up to 0,5 cm, grains of primary minerals (10%), wavy boundary, clear distinctness]
BFg [Brs]	35(38) в правой части 48(42) в левой части до 72(78) [35(38) on the right side 48(42) on the left side to 72(78)]	На буровато-охристом фоне (7,5 YR 5/6) палево-охристые пятна. Влажный, уплотнённый (рыхлее вышележащего), непрочнo ореховато-глыбистый, супесчаный, частые Mn конкреции, натечное гумусовое пятно высотой 2 см и длиной 14 см, переход ясный по окраске, граница волнистая [7.5 YR 5/6, subangular blocky, sandy loam, common Mn nodules, humus spot (2 cm high, 14 cm long), broken boundary, clear distinctness]
Cg [Cr]	>72(78) [> 72(78)]	На сизовато-палевом фоне (7,5 YR 5/6) палево-охристые пятна, влажный (близок к сырому), тонко-среднезернистый песок, бесструктурный, уплотнённый (плотнее вышележащего), Mn примазки (реже, чем в вышележащем) [7.5 YR 5/6, massive, sandy, few Mn nodules]

Образцы массой 100–150 г естественной влажности отобраны в июле 2021 г. с фиксированных глубин каждого генетического горизонта почв. Пробы отбирали из передней и обеих боковых стенок разреза, т.е. фактически по трем сторонам прямоугольника общей протяженностью около 3,5 м, чтобы каждая проба характеризовала максимально возможный в данном разрезе объем почвенной толщи и была получена из нескольких морфонов строго в пределах одного слоя опробуемого интервала глубин. Дерново-подбур опробован на 7 глубинах в пятикратной повторности – суммарно 35 проб. Из подзола отобраны пробы с 9 глубин в тройной повторности – суммарно 27 проб.

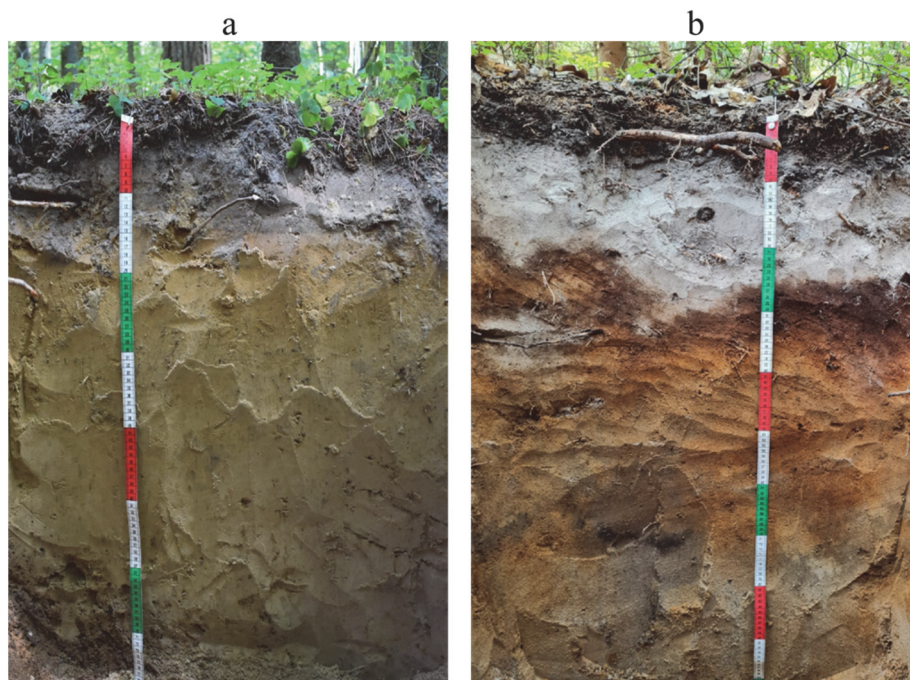


Рис. 1. Фотографии изученных почв: *a* – дерново-подбур, *b* – подзол
[Fig. 1. Photos of the studied soils: (a) Entic Rustic Podzol, (b) Katogleyic Albic Carbic Podzol]

Аналитические исследования. В водной суспензии определяли величину pH (соотношение почва: раствор (1 : 2,5) [27, 28] на pH-метре Эксперт pH, EC (1 : 5) [27, 29] и ОВП (1 : 2,5) [30] – на EC/TDS-метре COM80 в течение одного дня после пробоотбора в дерново-подбуре в пятикратной повторности и в подзоле – в однократной (суммарно 202 определения каждого из трех показателей).

Обработка данных. Обработка материалов и расчёт описательной статистики произведены в программах MS Excel 2013 и Statistica 8. Вариабельность физико-химических свойств почв в каждой выборке (рис. 2) оценена с помощью коэффициентов вариации (C_v , %).

C_{v1} – вариабельность измерений, «measurement variability» [31] рассчитана только для дерново-подбура по пяти повторным измерениям одной и той же суспензии. C_{v1cp} – это среднее C_{v1} . C_{v2} рассчитан по 5 осредненным значениям измерений каждой суспензии по отдельности для каждой из 7 глубин. C_v получен в подбуре по первым измерениям показателя в суспензии 5 образцов с каждой из 7 опробованных глубин и в подзоле по 3 пробам с 9 глубин. Проверка нормальности распределения pH, EC и ОВП в почвах выполнена с помощью теста Шапиро–Уилка (p_{w-s}) в программе Statistica.

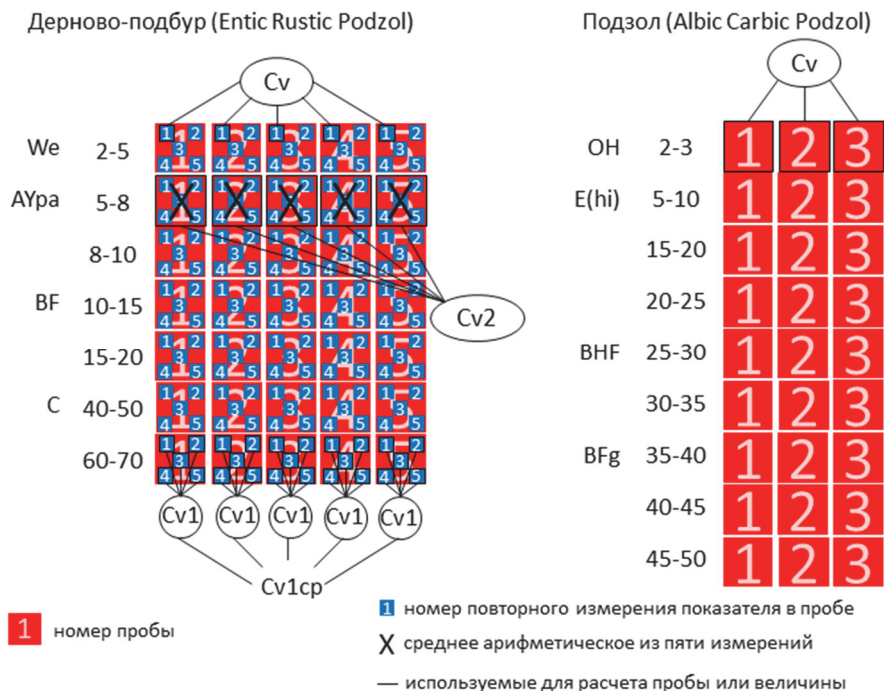


Рис. 2. Выборки данных для расчета вариальности
[Fig. 2. Data subsamples for calculation of variability]

Результаты

Вариальность химических свойств дерново-подбур.

Кислотность. В профиле дерново-подбур pH имеет логнормальное распределение ($p_{w-s} = 0,01$). Реакция среды минимальна (3,7–3,8; табл. 2, рис. 3) в средней части почвы (на глубине 8–15 см), достигая в горизонтах АУ и С значения 4,8. В дерново-подбуре Cv1 значений pH максимальна в горизонте We (4–21%; табл. 3) и минимальна (1–3%) в средней части профиля (на глубине 8–20 см) в горизонте E. Средняя вариальность измерений по всему профилю почвы составляет 3,6%. Вариальность неоднородности (см. табл. 3) по средним значениям измерений (Cv2) кислотности составляет от 1,3% в верхней части горизонта BF до 2,9% в горизонте реградации We. Средняя Cv2 для всего профиля ниже, чем Cv1, и составляет 2%. Значение Cv максимально (14%) в горизонте We и минимально (1,5%) в средней части профиля (8–15 см).

Электропроводность. В дерново-подбуре EC имеет логнормальное распределение ($p_{w-s} = 0,02$), максимальна в верхней части профиля и снижается с глубиной, что отражает активное образование гумусовых кислот в горизонте реградации We. Cv1 EC минимальна в горизонте We и возрастает в породе с 10 до 40%. Cv2 EC находится в диапазоне от 20% в горизонте We до 9–42% в породе (см. табл. 3). Средние значения Cv1 и Cv2 EC по всему

профилю сопоставимы: 20 и 23% соответственно (см. табл. 3). С_в минимальна на глубине 5–8 см и максимальна в иллювиальном горизонте и в породе. В среднем по профилю С_в ЕС обладает максимальными значениями (29%) относительно двух других рассмотренных показателей.

Таблица 2 [Table 2]

Медианные значения (М) и вариабельность (С_в, %) величины рН, ЕС и ОВП в горизонтах альфегумусовых почв, изученных в нацпарке «Смоленское Поозерье»

[Median (M) and variability (C_v, %) of pH, electrical conductivity and redox potential in horizons of Podzols studied in the Smolenskoe Poozerie national park]

Горизонт [Horizons]	Глубина, см [Depth, cm]	n	pH		EC, мкСм/см [Conductivity μS/cm]		ОВП, мВ [Redox potential, mV]	
			M	Cv	M	Cv	M	Cv
Дерново-подбур иллювиально-железистый оподзоленный постаграгенный реградированный супесчаный на песках [Entic Rustic Podzol]								
We [Oa]	2–5	5	4,6	13,6	29	19	481	1,8
АУра [Ap]	5–8	5	4,0	2,1	13	13	489	0,9
	8–10	5	3,7	1,5	15	32	490	0,6
BF [Bs]	10–15	5	3,8	1,5	13	39	498	0,7
	15–20	5	4,0	3,2	8	31	480	1,5
C [C]	40–50	5	4,6	1,8	2	20	475	0,2
	60–70	5	4,8	3,1	3	43	473	1,8
Весь профиль [Whole soil]		35	4,0	3,8	13	28	481	1,1
Подзол иллювиально-гумусово-железистый глубинно-глееватый песчаный на глееватых песках [Katogleyic Albic Carbic Podzol]								
OH [Oa]	2–5	3	3,8	1,5	63	22	424	2,7
E(hi) [E]	5–10	3	4,0	0	65	14	434	1,6
	15–20	3	3,8	2,6	117	25	439	1,3
	20–25	3	3,7	1,5	101	26	471	1,3
BHF [Bs]	25–30	3	3,7	2,7	80	15	476	1,4
	30–35	3	3,7	3,2	110	21	476	1,1
BFg [Brs]	35–40	3	4,0	1,4	86	18	444	0,9
	40–45	3	4,2	1,4	101	29	432	1,3
	45–50	3	4,6	1,3	67	8	418	0,5
Весь профиль [Whole soil]		27	3,8	1,7	86	20	439	1,3

Окислительно-восстановительный потенциал. В дерново-подбуре ОВП характеризуется нормальным распределением ($p_{w-s} = 0,42$). В верхней части горизонта BF на глубине 10–15 см ОВП достигает максимальных значений и снижается в нижней части почвы, что отражает хорошие условия аэрации верхней части профиля и относительно слабые – нижней. Вариабельность значений ОВП минимальна среди обследованных показателей: C_{v1cp}, C_{v2} и C_v < 2%. C_{v1} минимальна (0,7%) в нижней части старопяхотного горизонта и максимальна в горизонте We (2,6%), а также в породе (2–3,4%). C_{v2} и C_v дифференцированы схожим образом.

Вариабельность свойств подзола.

Кислотность. В подзоле величина рН имеет нормальное распределение ($p_{w-s} = 0,09$). Реакция среды минимальна (3,7) в средней части почвы (на глубинах 20–35 см).

Таблица 3 [Table 3]

**Медианные значения (М) и вариабельность (Cv1, %; n = 5) измерений pH,
ЕС и ОБП в изученном дерново-подбуре**
[Median (M) and measurements variability (Cv1, %; n = 5) of pH, electrical conductivity
and redox potential in Carbic Podzol studied]

Горизонт [Horizons]	Глубина, см [Depth, cm]	N*	pH				EC, мкСм/см Conductivity μS/cm				ОБП, мВ Redox potential, mV			
			M	Cv1	Cv1cp [Cv1av]	Cv2	M	Cv1	Cv1cp [Cv1av]	Cv2	M	Cv1	Cv1cp [Cv1av]	Cv2
AYe [A]	2–5	1	3,7	21,3	10,7	2,9	41	11	11	20	484	2,6	1,6	0,8
		2	3,8	13,7			25	10			490	0,9		
		3	3,8	9,2			33	14			481	1,3		
		4	3,8	4,9			36	10			490	0,9		
		5	3,8	4,4			25	13			486	2,1		
AYpa [Ap]	5–8	1	3,9	3,1	3,5	1,9	18	20	22	17	489	1,5	1,4	1,2
		2	3,7	3,4			24	30			482	2,2		
		3	3,8	4,4			17	25			489	0,9		
		4	3,7	3,6			18	18			492	1,6		
		5	3,7	2,9			22	15			494	0,8		
	8–10	1	3,8	1,9	1,7	2,0	15	25	17	29	492	0,7	1,0	0,7
		2	3,8	1,9			16	16			495	1,1		
		3	3,7	1,9			20	16			499	0,8		
		4	3,6	1,5			29	12			504	1,4		
		5	3,7	1,5			22	14			498	0,8		
BF [Bs]	10–15	1	3,8	3,0	2,1	1,3	20	29	18	23	498	1,6	1,4	1,2
		2	3,8	2,9			25	4			499	1,2		
		3	3,8	1,9			16	15			486	2,2		
		4	3,8	1,4			15	17			498	1,0		
		5	3,7	1,2			19	23			500	0,9		
	15–20	1	4,1	3,7	2,0	2,2	11	34	22	24	474	2,2	1,8	1,2
		2	3,9	2,1			17	20			485	2,5		
		3	4,1	1,1			9	19			489	1,6		
		4	4,0	1,8			13	12			492	1,2		
		5	4,0	1,4			15	24			491	1,7		
C [C]	40–50	1	4,4	4,4	2,5	1,6	3	0	24	9	459	2,6	2,3	0,4
		2	4,5	2,7			3	26			465	2,0		
		3	4,5	2,5			3	34			459	2,4		
		4	4,7	1,2			3	30			462	2,1		
		5	4,6	1,8			3	30			465	2,5		
	60–70	1	4,6	1,9	2,4	1,8	4	34	24	42	455	3,1	2,9	2,1
		2	4,7	2,9			7	12			459	3,1		
		3	4,7	1,9			6	8			450	2,3		
		4	4,8	1,8			5	24			437	2,6		
		5	4,8	3,5			7	40			435	3,4		
Весь профиль [Whole soil]		35	3,8	3,6	2	16	20	23	489	1,8	1,1			

Низкие значения pH свойственны верхней гумусированной части профиля подзолов. Значения водородного показателя возрастают в породе до 4,8. Вариабельность кислотности максимальна в горизонте BHF (3,2%) и

минимальна в BFg (1,3%). Средняя вариабельность по всему профилю подзола ниже, чем дерново-подбура, и составляет 1,7%.

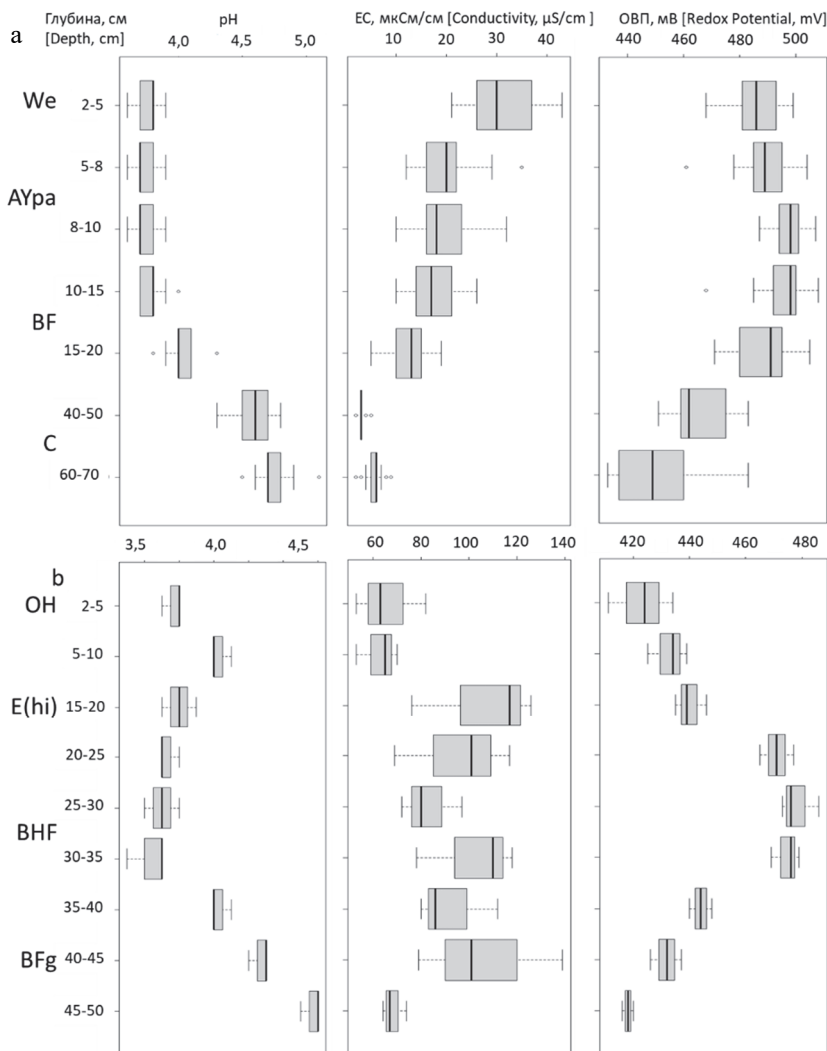


Рис. 3. Вертикальная дифференциация дерново-подбура (а) и подзола (б) по обследованным показателям. Черная линия – медиана, границы серого прямоугольника – первый и третий квартили, усы – 1,5 межквартильного интервала
 [Fig. 3. Vertical differentiation of Entic Rustic Podzol (a) and Katogleyic Albic Carbic Podzol (b) according to the examined parameters: black line – median, borders of the gray rectangle – the first and third quartiles, whiskers – 1.5 interquartile range]

Электропроводность. В подзоле ЕС характеризуется логнормальным распределением ($p_{w-s} = 0,007$) и более высокими значениями ЕС, чем в дерново-подбуре, достигающими максимальных значений в нижней части горизонта E(hi) и BHF, что, вероятно, обусловлено накоплением там органо-минеральных соединений. Вариабельность ЕС в подзоле колеблется от 8%

на глубине 45–50 см до 26–29% в горизонте Е при среднем значении $C_v = 20\%$, которое ниже, чем в дерново-подбуре.

Окислительно-восстановительный потенциал. В подзоле ОВП характеризуется логнормальным распределением ($p_{w-s} = 0,034$). Обе обследованные почвы схожим образом дифференцированы по ОВП: максимум в средней части профиля и пониженные значения в оглеенной почвообразующей породе. Вариабельность ОВП снижается от 2,7% в гумифицированной лесной подстилке до 0,5% в нижней части горизонта Bfg. Средняя вариабельность ОВП в подзоле схожа с C_v в дерново-подбуре и составляет 1,3%.

Обсуждение

Коэффициент вариации величины рН в исследованных почвах составляет всего 1–3% за исключением горизонта We дерново-подбура, где он повышен до 13%, поскольку протогумусовый горизонт реградации наиболее неоднороден, так как формируется под хвойным лесом с густым травянистым покровом, контрастно отличающимся по содержанию зольных элементов и активной миграцией фульвокислот, определяющих водородный показатель в верхней части почв [15, 16]. Снижение вариабельности рН в нижней части профиля исследованного подзола соответствует результатам, полученным для альфегумусовых почв заповедника «Кивач» в Карелии [18]. В средней части подзола вариабельность возрастает до 3,2% в нижней части горизонта BHF. Там увеличивается неоднородность из-за накопления электролитов – фульватов Fe и Al [32, 33]. Увеличение с глубиной в подзоле вариабельности величины рН согласуется с данными других авторов [34]. Пониженную вариабельность водородного показателя в горизонте Е подзолов отмечали в подзолистых почвах левобережья реки Конды в центральной части Западной Сибири [35]. Отсутствие выраженного снижения вариабельности значений показателя с глубиной отмечали в почвах тайги [13, 36]. Низкая вариабельность величины рН на уровне 5–9% отмечена в грубогумусовых и иллювиальных горизонтах текстурно-дифференцированных почв Центрально-Лесного заповедника (Тверская область) [19] и в пахотном горизонте агро-дерново-подзолистых почв базы «Чашниково» (Московская область), где у величины рН $C_v = 4–11\%$ на участке 200×200 м [37, 38], а также в других работах [39–41]. Повышенная вариабельность рН в горизонте We согласуется с данными [42, 43], где анализируется восстановление свойств почв после прекращения распашки. Вероятно, это связано с неоднородностью горизонта из-за высокого разнообразия растительности, определяющего контрастный состав формирующегося опада. Значимое влияние состава и возраста древостоя на величину рН песчаных почв подробно описано для подзолов Кольского полуострова [44].

В верхнем (0–10 см) слое дерново-подбура высокую вариабельность (12–15%) величины рН отмечали и в Приморском районе Архангельской области [45]. В этом же исследовании показано сходство внутрипрофильной дифференциации кислотности между подзолистыми почвами и дерново-подбурами оподзоленными.

В почвообразующей породе подбуря низкие (близкие к нижнему пределу чувствительности метода) значения ЕС обуславливают повышенные значения $C_v = 43\%$, что объясняется неравномерным распространением электролитов, представленных в крайне небольшом количестве. В подзолах C_v ЕС максимальна в нижней части профиля (на глубине 40–45 см в горизонте Bfg) и также обусловлена высокой неоднородностью его материала по содержанию электролитов за счет поступления веществ по преимущественным каналам фильтрации. Кроме того, повышенную вариабельность значений ЕС могут определять неоднородность увлажнённости, минерального состава и содержания органического вещества [46, 47], которые во многом зависят не только от характера растительности и степени антропогенной нагрузки, но и от неоднородности почвообразующих пород [2].

Максимальная C_v значений ОВП в горизонтах We и C может быть связана с неоднородностью поступления кислорода в поверхностный горизонт в условиях обилия корней и в почвообразующую породу за счет ограниченных его перемещения. В подзоле максимальные C_v значений ОВП в гумифицированной подстилке (2–7%) могут быть обусловлены тем, что доступная для микроорганизмов часть органического вещества несет основной запас электронов в почвах [48]. Это подтверждает зависимость ОВП от изменчивости увлажненности и микробиологической активности [49].

Заключение

В дерново-подбуре неоднородность горизонта реградации We приводит к повышенной вариабельности в его пределах кислотности и ОВП. Вариабельность ЕС максимальна в почвообразующей породе в условиях минимального содержания электролитов.

В подзоле вариабельность кислотности возрастает в средней части профиля, где увеличивается неоднородность за счёт локального накопления электролитов – фульватов Fe и Al; ЕС слабо меняется с минимальными значениями в почвообразующей породе, а ОВП максимальна в гумифицированной подстилке.

В горизонтах изученных альфегумусовых почв национального парка «Смоленское Поозерье» вариабельность увеличивается от окислительно-восстановительного потенциала к pH и электропроводности. Средняя по всему профилю дерново-подбуря вариабельность измерений pH и электропроводности в целом ниже, чем внутригоризонтная вариабельность. Для всех трех показателей в генетических горизонтах исследованных почв вариабельность находится на низком уровне – 0,2–50%.

Список источников

1. Husson O., Audebert A., Benada J., Soglonou B., Tano F., Dieng I., Bousset L. et al. Leaf EH and pH: A novel indicator of plant stress. Spatial, Temporal and Genotypic Variability in Rice (*Oryza sativa* L.) // *Agronomy*. 2018. № 8 (10). P. 209. doi: 10.3390/agronomy8100209

2. Tano B.F., Brou C.Y., Dossou-Yovo E.R., Saito K., Futakuchi K., Wopereis M.C.S., Husson O. Spatial and temporal variability of soil redox potential, pH and electrical conductivity across a toposequence in the savanna of west Africa // *Agronomy*. 2020. № 10 (11). doi: 10.3390/agronomy10111787
3. Pigozzo A.T.J., Lenzi E., de Luca J., Scapim C.A., da Costa A.C.S. Transition metal rates in latosol twice treated with sewage sludge // *Braz. Arch. Biol. Technol.* 2006. № 49. PP. 515–526.
4. Szafranek-Nakonieczna A., Stepniewska Z. The influence of the aeration status (ODR, Eh) of peat soils on their ability to produce methane // *Wetl. Ecol. Manag.* 2015. № 23. PP. 665–676.
5. Дымов А.А. Сукцессии почв в бореальных лесах Республики Коми. М. : ГЕОС, 2020. 318 с. doi: 10.34756/GEOS.2020.10.37828
6. Husson O. Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil/plant/microorganism systems: A transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy // *Plant and Soil*. 2013. № 362 (3). PP. 389–417. doi: 10.1007/s11104-012-1429-7
7. Klink G.V., Prilipova E.A., Sobolev N.S., Semenov I.N. Perceptual variance of natural soil aggregates with the munsell soil colour charts by unexperienced observers: case study for diverse soils // *Geoderma*. 2023. Vol. 438. PP. 116645. doi: 10.1016/j.geoderma.2023.116645
8. Авдеева Т.Н., Фрид А.С. Неоднородность плодородия почвенного покрова и ее учет при проведении полевых опытов // *Современные проблемы почвоведения. Научные труды почвенного института им. В.В. Докучаева*. М., 2000. С. 337–346.
9. Козлова А.А. Сезонные изменения некоторых свойств почв Южного Предбайкалья, развитых в условиях реликтового микрорельефа // *Вестник КрасГАУ*. 2009. № 11 (38). С. 30–34.
10. Fraterrigo J.M., Rusak J.A. Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes // *Ecol. Lett.* 2008. № 11. PP. 756–770.
11. Самсонова В.П. Пространственная изменчивость почвенных свойств: на примере дерново-подзолистых почв. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. 156 с.
12. Самсонова В.П., Мешалкина Ю.Л. Оценка роли рельефа в пространственной изменчивости агрохимически важных почвенных свойств для интенсивно обрабатываемого сельскохозяйственного угодья // *Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение*. 2014. № 3. С. 36–44.
13. Соколова Т.А., Дронова Т.Я., Артюхов Д.Б., Коробова Н.Л. Пространственное и временное варьирование величин pH в подзолистых почвах Центрально-Лесного биосферного заповедника // *Почвоведение*. 1997. № 11. С. 1339–1348.
14. Холопова Л.Б. Динамика свойств почв в лесах Подмосковья. М. : Наука, 1982. 120 с.
15. Борисичев О.А., Неведров Н.П., Протасова М.В. Особенности пространственного распределения гумуса и его качественные характеристики в подзолах песчаных илювиально-железистых урочища Горелый лес // *Здоровые почвы – гарант устойчивого развития*. 2018. С. 111–114.
16. Клебанович Н.В., Киндеев А.Л., Сазонов А.А., Червань А.Н., Домась А.С., Ересько М.А., Ефимова И.А., Пространственная неоднородность почвенного покрова и агрохимических показателей почв Солигорского района // *Земля Беларуси*. 2019. № 1. С. 39–48.
17. Шапорина Н.А., Чичулин А.В., Чумбаев А.С. Пространственная вариабельность водно-физических свойств темно-серой лесной почвы в условиях Предсалаирья // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 2018. № 10. С. 144–149.
18. Бахмет О.Н., Медведева М.В., Мошкина Е.В., Ткаченко Ю.Н., Мамай А.В., Новикова С.Г., Мошникова С.А., Тимофеева В.В., Карпечко А.Ю. Пространственная вариабельность свойств подзолов в зависимости от растительных микрогруппировок в сосняке брусничном // *Лесоведение*. 2022. № 1. С. 47–60. doi: 10.31857/S002411482105003X

19. Енчилик П.Р., Семенов И.Н. Пространственная изменчивость элементного состава почв в катене Центрально-Лесного заповедника // Лесоведение. 2022. № 4. С. 411–418. doi: 10.31857/S0024114822030068
20. Кошчик Г.Н., Березина Н.А. Растительность и почвы национального парка «Смоленское Поозерье». М. : НИА-Природа, 2003. 316 с.
21. Шопина О.В., Герасимова М.И., Бавшин И.М., Хохряков В.Р., Семенов И.Н. Инвентаризация и картографирование почв национального парка «Смоленское Поозерье» // Лесоведение. 2022. № 5. С. 478–493. doi: 10.31857/S0024114822040088
22. Урусевская И.С., Алябина И.О., Винокова В.П., Востокова Л.Б., Дорофеева Е.И., Шоба С.А., Щипихина Л.С. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1 : 2 500 000. М. : Талка+, 2013. 16 с.
23. Терехова Д.А., Смирнова М.А., Гераскина А.П., Шопина О.В., Кузнецова А.И., Бавшин И.М., Клинк Г.В., Енчилик П.Р., Хохряков В.Р., Герасимова М.И., Семенов И.Н. Макрофауна и органическое вещество в постагрогенных песчаных и супесчаных почвах северо-запада Смоленской области (Россия) // Почвоведение. 2023. № 8. С. 981–996. doi: 10.31857/S0032180X23600105
24. Шопина О.В., Гераскина А.П., Кузнецова А.И., Тихонова Е.В., Титовец А.И., Бавшин И.М., Хохряков В.Р., Семенов И.Н. Стадии постагрогенного восстановления компонентов экосистем сосновых лесов национального парка «Смоленское Поозерье» // Почвоведение. 2023. №1. С. 16–28. doi: 10.31857/S0032180X22600706
25. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Универсум. 2004. 341 с.
26. IUSS Working Group WRB, 2022. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Vienna : International Union of Soil Sciences (IUSS), 2022. 234 p.
27. Кречетов П.П., Дианова Т.М. Химия почв. Аналитические методы исследования. М. : Географический факультет МГУ, 2009. 148 с.
28. FAO. Standard operating procedure for soil pH determination. Rome : Global Soil Partnership, 2021.
29. Wilcox J.C. Determination of electrical conductivity of soil solution // Soil Science. 1947. Vol. 63. PP. 107–117.
30. Semenov I.N., Klink G. V., Lebedeva M.P., Krupskaya V.V., Chernov M.S., Dorzhieva O.V., Kazinskiy M.T. et al. The variability of soils and vegetation of hydrothermal fields in the Valley of Geysers at Kamchatka Peninsula // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. Article number 11077. doi: 10.1038/s41598-021-90712-7
31. Westfall J.A., Henning J.G., Edgar C.B. Urban tree measurement variability and the contribution to uncertainty in estimates of ecosystem services // Urban Forestry & Urban Greening. 2021. № 64. Article number 127302. doi: 10.1016/j.ufug.2021.127302
32. Kabata-Pendias A., Szeke B. Trace Elements in Abiotic and Biotic Environments. 1st Edition. Boca Raton : CRC Press, 2015. 468 p. doi: 10.1201/b18198
33. Водяницкий Ю.Н. Гидроксиды железа в почвах (обзор литературы) // Почвоведение. 2010. № 11. С. 1341–1352.
34. 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) // Tomsk State University Journal of Biology. 2020. №49. PP. 6–24. doi: 10.17223/19988591/49/1
35. Хлуденцов Ж.Г. Особенности изменчивости свойств подзолистых почв средней тайги // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2008. № 10. С. 42–46.
36. Коробова Н.Л. Характеристика кислотно-основного состояния подзолистых почв Центрального лесного государственного биосферного заповедника : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996. 24 с.
37. Соколова Т.А., Дронова Т.Я., Артюхов Д.Б., Коробова Н.Л. Пространственное и временное варьирование величин pH в подзолистых почвах Центрально-Лесного биосферного заповедника // Почвоведение. 1997. № 11. С. 1339–1348.

38. Самсонова В.П., Мешалкина Ю.Л., Дмитриев Е.А. Структуры пространственной вариабельности агрохимических свойств пахотной дерново-подзолистой почвы // Почвоведение. 1999. № 11. С. 1359–1366.
39. Bogunovic I., Mesic M., Zgorelec Z., Aurisic J., Bilandzija D. Spatial variation of soil nutrients on sandy-loam soil // Soil Till. Res. 2014. № 144. PP. 174–183.
40. Fu W., Zhao K., Jiang P., Ye Z., Tunney H., Zhang C. Fieldscale variability of soil test phosphorus and other nutrients in grasslands under long-term agricultural managements // Soil Res. 2013. № 51. PP. 503–512.
41. Reza S.K., Nayak D.C., Mukhopadhyay S., Chattopadhyay T., Singh S.K. Characterizing spatial variability of soil properties in alluvial soils of India using geostatistics and geographical information system // Arch Agron Soil Sci. 2017. № 63 (11). С. 1489–1498.
42. Телеснина В.М., Ваганов И.Е., Карлсен А.А., Иванова А.Е., Жуков М.А., Лебедев С.М. Особенности морфологии и химических свойств постагрогенных почв южной тайги на легких отложениях (Костромская область) // Почвоведение. 2016. № 1. С. 115–129. doi: 10.7868/S0032180X16010111
43. Енчилик П.Р., Клинка Г.В., Пеунова А.А., Прилипова Е.С., Сергеева Е.А., Соболев Н.С., Семенов И.Н. Постагрогенная динамика pH, электропроводности и окислительно-восстановительного потенциала в почвах различного гранулометрического состава национального парка «Смоленское Поозерье» (Россия) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 6–29.
44. Лукина Н.В., Орлова М.А., Бахмет О.Н., Тихонова Е.В., Тебенькова Д.Н., Казакова А.И., Крышень А.М., Горнов А.В., Смирнов В.Э., Шашков М.П., Ершов В.В., Князева С.В. Влияние растительности на характеристики лесных почв Республики Карелия // Почвоведение. 2019. № 7. С. 827–842.
45. Besson A., Cousin I., Bourennane H., Nicollaud C., Pasquier C., Richard G. The spatial and temporal organization of soil water at the field scale as described by electrical resistivity measurements // Eur. J. Soil Sci. 2010. № 61. PP. 120–132. doi: 10.1111/j.1365-2389.2009.01211.x
46. Sudduth K.A., Drummond S.T., Kitchen N.R. Accuracy issues in electromagnetic induction sensing of soil electrical conductivity for precision agriculture // Computers and Electronics in Agriculture. 2001. № 31. PP. 239–264. doi: 10.1016/S0168-1699(00)00185-X
47. Chadwick O.A., Chorover J. The chemistry of pedogenic thresholds // Geoderma. 2001. V. 100. PP. 321–353.
48. Yang J., Hu Y., Bu R. Microscale spatial variability of redox potential in surface soil // Soil Sci. 2006. № 171 (10). PP. 747–753. doi: 10.1097/01.ss.0000230127.86394.45

References

1. Husson O., Audebert A., Benada J., Soglonou B., Tano F., Dieng I., Bousset L., Sarthou J-P, Joseph S., Menozzi P., Boulakia S., Futakuchi K. Leaf Eh and pH: A novel indicator of plant stress. Spatial, Temporal and Genotypic Variability in Rice (*Oryza sativa* L.). *Agronomy*. 2018;8:209. doi: 10.3390/agronomy8100209
2. Tano BF, Brou CY, Dossou-Yovo ER, Saito K, Futakuchi K, Wopereis MCS, Husson O. Spatial and temporal variability of soil redox potential, pH and electrical conductivity across a toposequence in the savanna of west Africa. *Agronomy*. 2020;10(11). doi: 10.3390/agronomy10111787
3. Pigozzo ATJ, Lenzi E, de Luca J, Scapim CA, da Costa ACS. Transition metal rates in latosol twice treated with sewage sludge. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 2006;49:515-526.
4. Szafranek-Nakonieczna A, Stepniewska Z. The influence of the aeration status (ODR, Eh) of peat soils on their ability to produce methane. *Wetl. Ecol. Manag.* 2015;23:665-676.
5. Dymov A.A. Sukcessii pochv v boreal'nyh lesah Respubliki Komi. [Soil successions in the boreal forests of the Komi Republic]. Moscow: GEOS; 2020. 318 p. In Russian doi: 10.34756/GEOS.2020.10.37828

6. Klink GV, Prilipova EA, Sobolev NS, Semenov IN. Perceptual variance of natural soil aggregates with the munsell soil colour charts by unexperienced observers: case study for diverse soils. *Geoderma*. 2023;438:116645. doi: 10.1016/j.geoderma.2023.116645
7. Husson O. Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil/plant/microorganism systems: A transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy. *Plant and Soil*. 2013;362:389-417. doi: 10.1007/s11104-012-1429-7
8. Avdeeva TN, Frid AS. Neodnorodnost' plodorodija pochvennogo pokrova i ee uchety pri provedenii polevykh opytov [Heterogeneity of soil fertility and its consideration during field experiments]. *Modern Problems of Soil Science*. Moscow: Scientific papers of the V.V. Dokuchaev Soil Institute; 2000;337-346. In Russian
9. Kozlova AA. Sezonnye izmeneniya nekotorykh svoystv pochvy Juzhnogo Predbaikal'ja, razvitykh v usloviyah reliktovoogo mikrorel'efa [Seasonal changes in some properties of soils of the Southern Cis-Baikal region, developed under the conditions of a relict microrelief]. *Vestnik KrasGAU*. 2009.;11(38):30-34. In Russian
10. Fraterrigo JM, Rusak JA. Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecology Letters*. 2008;11:756-770.
11. Samsonova VP. Prostranstvennaya izmenchivost' pochvennykh svoystv: na primere dernovo-podzolistykh pochv [Spatial variability of soil properties: on the example of Retisols]. Moscow: LKI; 2008. 156 p. In Russian
12. Samsonova VP, Meshalkina JL. Assessing the role of the relief in the spatial variability of agriculturally important soil properties for intensively cultivated agricultural land. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2014;69(3):124-132. doi: 10.3103/S0147687414030065
13. Sokolova TA, Dronova TYa, Artyukhov DB, Korobova NL. Spatial and temporal variation of pH values in podzolic soils of the Central Forest Biosphere Reserve. *Eurasian Soil Science*. 1997; 11:1339-1348.
14. Kholopova LB. Dinamika svoystv pochv v lesah Podmoskov'ya [Dynamics of soil properties in the forests of the Moscow region]. Moscow: Nauka; 1982. 120 p. In Russian
15. Borisichev OA, Nevedrov NP, Protasova MV. Osobennosti prostranstvennogo raspredeleniya gumusa i ego kachestvennye harakteristiki v podzolah peschanykh illjuvial'no-zhelezistykh urochishha Gorelyj les [Features of the spatial distribution of humus and its qualitative characteristics in sandy illuvial-ferruginous podzols of the Gorely Les tract]. *Zdorovye pochvy – garant ustojchivogo razvitiya*. 2018;111-114. In Russian
16. Klebanovich NV, Kindeev AL, Sazonov AA, Chervan' AN, Domas' AS, Eres'ko MA, Efimova IA. Prostranstvennaya neodnorodnost' pochvennogo pokrova i agrohimicheskikh pokazatelej pochv Soligorskogo rajona [Spatial heterogeneity of soil cover and agrochemical indicators of soils in the Soligorsk region]. *Zemlja Belarusi*. 2019;1:39-48. In Russian
17. Shaporina NA, Chichulin AV, Chumbaev AS. Spatial variability of water-physical properties of dark-gray forest soil under the conditions of Cis-Salair. *International Journal of Applied and Fundamental Research*. 2018;10:144-149.
18. Bahmet ON, Medvedeva, MV, Moshkina EV, Tkachenko JuN, Mamaj AV, Novikova SG, Moshnikova SA, Timofeeva VV, Karpechko AJu. Prostranstvennaya variabel'nost' svoystv podzolov v zavisimosti ot rastitel'nykh mikrogruppировок v sosnjake brusnichnom [Spatial variability of podzols properties depending on plant microgroups in lingonberry pine forest]. *Lesovedenie*. 2022;1:47-60. In Russian doi: 10.31857/S002411482105003X
19. Enchilik PR., Semenov IN. Prostranstvennaya izmenchivost' elementnogo sostava pochv v katene Central'no-Lesnogo zapovednika [Spatial variability of the soils' elemental composition in the Central Forest natural reserve catena]. *Lesovedenie*. 2022;4: 411-418. In Russian doi: 10.31857/S0024114822030068
20. Koptsik GN., Berezina NA. Rastitel'nost' i pochvy Nacional'nogo parka "Smolenskoe Poozer'e" [Vegetation and soils of the National Park "Smolensk Poozerye"]. Moscow: NIA-Priroda; 2003. 316 p. In Russian
21. Shopina OV, Gerasimova MI, Bavshin IM, Khokhryakov VR, Semenov IN. Inventarizacija i kartografirovanie pochv nacional'nogo parka "Smolenskoe Poozer'e"

- [Inventory and mapping of soils of the national park "Smolenskoye Poozerye"]. *Lesovedenie*. 2022;5:478-493. In Russian doi: 10.31857/S0024114822040088
22. Urusevskaya IS, Alyabina IO, Vinyukova VP, Vostokova LB, Dorofeeva EI, Shoba SA, Shchipikhina LS. Karta pochvenno-jekologicheskogo rajonirovaniya Rossijskoj Federacii. Masshtab 1:2500000. [Map of soil-ecological zoning of the Russian Federation. Scale 1:2500000.] Moscow: Talka+; 2013. 16 p. In Russian
 23. Terekhova DA, Smirnova MA, Geraskina AP, Shopina OV, Kuznetsova AI, Bavshin IM, Klink GV, Enchilik PR, Khokhryakov VR, Gerasimova MI, Semenov IN. Macrofauna and organic matter in postagrogenic sandy soils at the NW Smolensk region (Russia). *Eurasian Soil Science*. 2023;8:981-996. doi: 10.31857/S0032180X23600105
 24. Shopina OV, Geraskina AP, Kuznetsova AI, Tikhonova EV, Titovets AV, Bavshin IM, Khokhryakov VR, Semenov IN. Stages of restoration of components of post-agrogenic pine forest ecosystems at the National Park "Smolensk Lakeland". *Eurasian Soil Science*. 2023;56(1).
 25. Classification and diagnostics of Russian soils. Smolensk: Universum; 2004. 341 p.
 26. IUSS Working Group WRB, 2022. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Vienna: International Union of Soil Sciences (IUSS), 2022. 234 p
 27. Krechetov PP, Dianova TM. *Khimiya pochv. Analiticheskie metody issledovaniya* [Soil Chemistry. Analytical methods for soil research] M.: Faculty of geography. 2009. 148 p. In Russian
 28. FAO. Standard operating procedure for soil pH determination. Global Soil Partnership, Rome; 2021
 29. Wilcox JC. Determination of electrical conductivity of soil solution. *Soil Science*. 1947;63:107-117
 30. The variability of soils and vegetation of hydrothermal fields in the Valley of Geysers at Kamchatka Peninsula. *Scientific Reports*. 2021;11:1107. doi: 10.1038/s41598-021-90712-7
 31. Westfall JA, Henning JG, Edgar CB. Urban tree measurement variability and the contribution to uncertainty in estimates of ecosystem services. *Urban Forestry & Urban Greening*. 2021;64:127302. doi: 10.1016/j.ufug.2021.127302
 32. Kabata-Pendias A, Szeke B. Trace Elements in Abiotic and Biotic Environments. 1st Edition. Boca Raton: CRC Press; 2015. 468 p. doi: 10.1201/b18198
 33. Vodyanitsky YuN. Iron Hydroxides in Soils: A Review of Publications). *Eurasian Soil Science*. 2010;43:1244-1254. doi: 10.1134/S1064229310110074
 34. 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). *Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:6-24. doi: 10.17223/19988591/49/1
 35. Hludencov ZhG. Osobennosti izmenchivosti svojstv podzolistyh pochv srednej tajgi [Peculiarities of variability in the properties of podzolic soils in the middle taiga]. *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2008;(10);42-46
 36. Korobova NL. Harakteristika kislotno-osnovnogo sostojaniya podzolistyh pochv Central'nogo lesnogo gosudarstvenno biosfernogo zapovednika [Characteristics of the acid-base state of podzolic soils of the Central Forest State Biosphere Reserve]. [CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Moscow. 1996. 24 p. In Russian
 37. Sokolova TA, Dronova TYa, Artyukhov DB, Korobova NL. Spatial and temporal variation of pH values in podzolic soils of the Central Forest Biosphere Reserve. *Eurasian Soil Sci*. 1997;11:1339-1348.
 38. Samsonova VP, Meshalkina YuL, Dmitriev EA. Spatial variability patterns of the main agrochemical properties of plowed soddy-podzolic soils. *Eurasian Soil Science*. 1999;32(11):1214-1220.
 39. Bogunovic I, Mesic M, Zgorelec Z, Aurisic J, Bilandzija D. Spatial variation of soil nutrients on sandy-loam soil. *Soil Till. Res*. 2014;144:174-183.

40. Fu W, Zhao K, Jiang P, Ye Z, Tunney H, Zhang C. Fieldscale variability of soil test phosphorus and other nutrients in grasslands under long-term agricultural managements. *Soil Research*. 2013;51:503-512.
41. Reza SK, Nayak DC., Mukhopadhyay S., Chattopadhyay T., Singh S.K. Characterizing spatial variability of soil properties in alluvial soils of India using geostatistics and geographical information system. *Archives of Agronomy and Soil Science*. 2017;63(11):1489-1498.
42. Telesnina VM, Vaganov IE, Karlsen AA, Ivanova AE, Zhukov MA, Lebedev SM. Specific features of the morphology and chemical properties of coarse-textured postagrogenic soils of the southern taiga, Kostroma oblast. *Eurasian Soil Science*. 2016;49(1):102-115. doi: 10.7868/S0032180X16010111
43. Enchilik PR, Klink GV, Peunova AA, Prilipova ES, Sergeeva EA, Sobolev NS, Semenov IN. Postagrogenic Dynamics of pH, Electrical Conductivity and Redox Potential in Soils of Diverse Texture at the Smolensk Poozerie National Park (Russia). *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:6-29.
44. Lukina NV, Orlova MA, Tikhonova EV, Tebenkova DN, Kasakova AI, Gornov AV, Smirnov VE, Knyazeva SV, Bakhmet ON, Kryshen AM, Shashkov MP, Ershov VV. The influence of vegetation on the forest soil properties in the republic of Karelia. *Eurasian Soil Science*. 2019;52(7):793-807.
45. Besson A, Cousin I, Bourennane H, Nicollaud C, Pasquier C, Richard G. The spatial and temporal organization of soil water at the field scale as described by electrical resistivity measurements. *European Journal of Soil Science*. 2010;61:120-132. doi: 10.1111/j.1365-2389.2009.01211.x
46. Sudduth KA, Drummond ST, Kitchen NR. Accuracy issues in electromagnetic induction sensing of soil electrical conductivity for precision agriculture. *Computers and Electronics in Agriculture*. 2001;31:239-264. doi: 10.1016/S0168-1699(00)00185-X
47. Chadwick OA, Chorover J. The chemistry of pedogenic thresholds. *Geoderma*. 2001;100:321-353.
48. Yang J, Hu Y, Bu R. Microscale spatial variability of redox potential in surface soil. *Soil Science*. 2006;171(10):747-753. doi: 10.1097/01.ss.0000230127.86394.45

Информация об авторах:

Енцилик Полина Романовна – канд. геогр. наук, м.н.с. кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия), н.с. Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (Москва, Россия). E-mail: polimail@inbox.ru

Клинк Галина Викторовна – канд. биол. наук, зав. лабораторией Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН (Москва, Россия). E-mail: galkaklink@gmail.com

Пеунова Алиса Алексеевна – студентка кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия). E-mail: peunovaalisa@yandex.ru

Прилипова Елена Сергеевна – магистрант кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия). E-mail: starchikova.e.s@gmail.com

Сергеева Елизавета Алексеевна – магистрант кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия). E-mail: lisa.sergeeva2204@mail.ru

Соболев Николай Сергеевич – студент кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия). E-mail: kolyhome2000@yandex.ru

Семенов Иван Николаевич – канд. геогр. наук, с.н.с. кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия), с.н.с. Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (Москва, Россия).

E-mail: semenkov@geogr.msu.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Polina R. Enchilik, Cand. Sci. (Geogr.), junior researcher, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia), researcher, center for problems of ecology and productivity of forests, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russian Federation).

E-mail: polimail@inbox.ru

Galina V. Klink – Cand. Sci. (Biol.), laboratory chief, Institute for Information Transmission Problems named after A.A. Kharkevich RAS (Moscow, Russian Federation).

E-mail: galkaklink@gmail.com

Alisa A. Peunova – student, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: peunovaalisa@yandex.ru

Elena S. Prilipova – student, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: starchikova.e.s@gmail.com

Elizaveta A. Sergeeva – student, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: lisa.sergeeva2204@mail.ru

Nikolay S. Sobolev – student, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation).

E-mail: kolyhome2000@yandex.ru

Ivan N. Semenov – Cand. Sci. (Geogr.), senior researcher, Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia), senior researcher, Center for problems of ecology and productivity of forests, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russian Federation).

E-mail: semenkov@geogr.msu.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.08.2023;
одобрена после рецензирования 03.10.2023; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 25.08.2023;
approved after reviewing 03.10.2023; accepted for publication 18.03.2024.*

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.26

doi: 10.17223/19988591/65/2

Таксономическое и функциональное разнообразие бактерий, выделенных из техногенного щелочного водоёма

Юлия Игоревна Нечаева¹, Владислав Сергеевич Алеев²,
Елена Анатольевна Шестакова³, Анна Александровна Пьянкова⁴,
Елена Генриховна Плотникова⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Институт экологии и генетики микроорганизмов Уральского отделения
Российской академии наук – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

^{1, 5} Пермский государственный национальный исследовательский университет,
Пермь, Россия

¹ ulia-2012@mail.ru

² vl.vvv132@yandex.ru

³ shestakova.e@ieg.ru

⁴ annpjankva@mail.ru

⁵ peg_el@mail.ru

Аннотация. Из щелочного техногенного водоёма, расположенного на территории Верхнекамского месторождения калийно-магнєвєвых солей (Пермский край, г. Березники), выделено 33 штамма алкалотолерантных и галотолерантных бактерий. На основании результатов анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК установлено, что выделенные штаммы относятся к классам *Bacilli* (семейство *Bacillaceae*), *Gammaproteobacteria* (семейство *Halomonadaceae*), *Alphaproteobacteria* (семейство *Paracoccaceae*) и *Actinomycetes* (семейства *Micrococcaceae*, *Microbacteriaceae*, *Brevibacteriaceae*, *Dietziaceae*, *Ornithinimicrobiaceae*, *Dermabacteraceae*). Большинство исследованных штаммов являются экстремофильными микроорганизмами, способными расти при рН до 11 ед. и высоких концентрациях NaCl (до 250 г/л). Установлено, что некоторые штаммы обладают способностью к биодеградации в отношении различных ароматических соединений (нафталин, бифенил, орто-фталевая и бензойная кислоты) и компонентов дизельного топлива, в связи с этим в перспективе могут быть использованы в биотехнологических мероприятиях, которые направлены на восстановление загрязнённых территорий, характеризующихся высокой солёностью и щёлочностью среды.

Результаты идентификации выделенных бактериальных штаммов и их эколого-физиологические свойства описаны в прил. 1 и 2, размещенных на сайте журнала по адресу: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383

Ключевые слова: Верхнекамское месторождение солей, галотолерантные бактерии, алкалофильные бактерии, щелочной техногенный водоём

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, номер государственной регистрации темы: 124020500028-4.

Для цитирования: Нечаева Ю.И., Алеев В.С., Шестакова Е.А., Пьянкова А.А., Плотникова Е.Г. Таксономическое и функциональное разнообразие бактерий, выделенных из техногенного щелочного водоёма // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 27–51. doi: 10.17223/19988591/65/2

Taxonomic and functional diversity of bacteria isolated from technogenic alkaline reservoir

Yulia I. Nechaeva¹, Vladislav S. Aleev², Elena A. Shestakova³,
Anna A. Pyankova⁴, Elena G. Plotnikova⁵

^{1, 2, 3, 4, 5} Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, UB RAS,
Perm, Russian Federation

^{1, 5} Perm State University, Perm, Russian Federation

¹ ulia-2012@mail.ru

² v1.vvv132@yandex.ru

³ shestakova.e@ieg.m.ru

⁴ annpjankva@mail.ru

⁵ peg_el@mail.ru

Summary. Currently, more and more attention is paid to the study of microorganisms living in various extreme environments and those characterized by high salinity and alkalinity, in particular. The microbial communities of natural halo-alkaline ecosystems have been studied well. However, there is insufficient knowledge about the microorganisms of artificial ecosystems formed under the influence of technogenic factors. This work was aimed to study the diversity of cultivated bacteria in the microbial community of the bottom sediments of an alkaline technogenic reservoir located on the territory of the Verkhnekamsk potassium-magnesium salt deposit (Perm Krai, Russia). The studied reservoir is an extreme ecosystem characterized by a high content of water-soluble salts, heavy metals, and alkalinity of the environment. Various organic pollutants, namely, aromatic and aliphatic compounds can be found there as well. In this regard, the study was aimed to search for haloalkaliphilic destructor bacteria that are promising for bioremediation of saline/alkaline media (soils, water bodies) contaminated with toxic organic compounds.

Thirty-three strains of alkalitolerant and halophilic/halotolerant bacteria were isolated from the bottom sediments of the alkaline technogenic reservoir. Based on the analysis of the nucleotide sequences of the 16S rRNA gene, the isolated strains belonged to the classes *Bacilli*, *Gammaproteobacteria*, *Alphaproteobacteria*, and *Actinomycetes*. The dominant group among the identified cultivated microorganisms were bacteria of the *Bacillaceae* family (13 strains), represented by the genera *Evansella*, *Oceanobacillus*, *Bacillus*, *Alkalihalobacillus*, *Paralkalibacillus*, *Salipaludibacillus*, *Cytobacillus* and *Exiguobacterium*.

Most of the isolates were extremophiles capable of growing at high concentrations of NaCl (up to 250 g/l) and pH 7-11. Strains *Microbacterium* sp. CXP-56, *Brachybacterium* sp. CXP-58, *Salipaludibacillus* sp. CX3-6 and *Alkalihalobacillus* sp. CX2-3.1 were obligate alkalophiles which grow in the pH range of 9.5-10.5. *Alkalihalobacillus* spp. CX2-3 and CX2-3.1, *Salipaludibacillus* sp. CX3-6 may be described as new taxa because these new strains had low percentage of similarity in 16S rRNA genes (97.27; 97.12 and 97.75%) with closely related type strains.

Most of the isolated strains had biodegradable properties and were able to use naphthalene, biphenyl, *ortho*-phthalic, benzoic acids, and diesel fuel as the sole source of carbon and energy. The destructor strains, which carry out effective decomposition of aromatic compounds at high alkalinity and salinity of the environment, presented interest, namely, *Kocuria* sp. CXP-33, *Evansella* sp. CX2-1, *Halomonas* sp. CX2-8, *Micrococcus* sp. CXP-15, *Brevibacterium* spp. CXP-21, CXP-53, and *Brachybacterium* spp. CXP-46, CXP-58.

The results obtained in this study are of fundamental importance and of interest for possible practical application in the restoration of saline/alkaline soils and water bodies contaminated with various organic compounds.

Data on the identification of the bacterial strains and on their ecological and physiological characteristics are available in supplements on the journal's website: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383

The article contains 2 Figures, 2 Supplements, 58 References.

Keywords: Verkhnekamsk salt deposit, halophilic and halotolerant bacteria, alkalophilic bacteria, alkaline waste stabilization ponds

Funding: This work was financially supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under the State Assignment # 124020500028-4.

For citation: Nechaeva YI, Aleev VS, Shestakova EA, Pyankova AA, Plotnikova EG. Taxonomic and functional diversity of bacteria isolated from technogenic alkaline reservoir. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:27-51. doi: 10.17223/19988591/65/2

Введение

В настоящее время все большее внимание уделяется изучению микроорганизмов, обитающих в различных средах с экстремальными значениями факторов среды, в частности, характеризующихся высокой соленостью и щелочностью. Достаточно хорошо изучены микробные сообщества природных галощелочных экосистем, таких как содовые и соленые озера, донные отложения щелочных и засоленных водоемов, солончаковые почвы [1]. Однако знаний о микроорганизмах искусственных экосистем, сформированных под воздействием техногенных факторов, крайне недостаточно.

Щелочной техногенный водоём, расположенный на территории Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей (ВМКМС), представляет собой специфический и экстремальный тип экосистемы. Водоём на протяжении 50 лет использовался в качестве временного резервного накопителя отходов производства Березниковского содового завода, а также являлся резервуаром для сточных вод из отводного канала промышленных стоков предприятий Березниковского промышленного узла. В связи с этим наряду с отходами содового производства в водоём поступали стоки с титано-магниевого комбината, предприятий органического синтеза, производств силиката свинца, металлического натрия, хлорбензола, ртутного каустика, едкого калия и ряда других веществ. В водоёме сформированы осадочные породы (донные отложения), характеризующиеся щёлочностью среды, высоким содержанием водорастворимых солей и тяжёлых металлов, а также наличием органических загрязнителей (в том числе ароматических и алифатических соединений) [2]. Сочетание высокой солёности и щелочности среды, а также наличие различных токсичных органических и неорганических соединений позволяет предположить, что в исследуемом техногенном водоёме сформированы уникальные микробные сообщества, в составе которых присутствуют бактерии, обладающие высоким биотехнологическим потенциалом. Ранее из района промышленных разработок ВМКМС (солеотвалов, соляных шахт, засоленных почв и грунтов, шламо-

хранилищ) были выделены галофильные и галотолерантные бактерии-деструкторы моно(поли)циклических ароматических углеводов, фталатов, нефтяных углеводов и дизельного топлива классов *Gamma*proteobacteria, *Actinomycetes*, *Bacilli*, *Alphaproteobacteria* [3–8].

Известно, что многие ароматические и алифатические соединения являются широко распространенными загрязнителями наземных и водных экосистем, оказывают негативное хроническое воздействие на здоровье человека [9]. Накопление таких органических загрязнителей в почвах, воде, донных отложениях представляет угрозу для нормального функционирования экосистем, поскольку удаление многих органических соединений достаточно трудоемко в связи с их низкой растворимостью, повышенной стабильностью и гидрофобной природой [10]. К неблагоприятным факторам, затрудняющим процессы микробной деструкции органических загрязнителей, относятся также засоленность и щелочность объектов рекультивации (почв, водных экосистем), что вызывает необходимость поиска галоалкалофильных / толерантных бактерий-деструкторов, способных к эффективному разложению таких соединений.

Целью работы является исследование разнообразия культивируемых бактерий микробного сообщества донных отложений щелочного техногенного водоема, расположенного на территории Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей, и поиск галоалкалофильных бактерий-деструкторов, перспективных для биоремедиации засоленных/щелочных сред (почв, водоемов), загрязнённых ароматическими и алифатическими соединениями.

Материалы и методики исследования

Образцы донных отложений отбирали из техногенного водоёма, расположенного на территории Верхнекамского месторождения солей (г. Березники, Пермский край, Россия). Площадь водоёма составляет 17 га, диаметр около 500 м. Около 50 лет в водоем поступали отходы содового производства, которые характеризовались сильнощелочным pH (10–12), высокими концентрациями хлорид-ионов, ионов кальция, натрия, калия, а также наличием примесей (тяжёлые металлы и мышьяк). За время существования водоёма в нем накопился мощный слой (до 4,5 м) донного осадка.

Образцы донных осадков отбирали в сентябре 2021 г. с использованием метода проходки колонок (скважин) и отбора непрерывного керна. Исследованы осадки с двух участков, обозначенных № 2 [59°25'15.22"N, 56°43'59.63"E] и № 3 [59°25'20.36"N, 56°44'17.38"E]. Для микробиологических исследований использовали 18 образцов донных отложений, отобранных из внутренней части двух колонок, включающих 9 слоев, отличающихся значениями pH (9,89–11,59), содержанием солей (K^+ 226–29447 мг/кг, Na^+ 5610–39078 мг/кг, Mg^{2+} 1–4510 мг/кг, Ca^{2+} 1960–42137 мг/кг, Cl^- 24475–114600 мг/кг, SO_4^{2-} 991–17020 мг/кг, NO_2^- 0,17–9,1 мг/кг, NO_3^- 3–862 мг/кг), а также содержанием органического вещества (1,72–5,3%).

Для выделения и культивирования микроорганизмов использовали модифицированную минеральную среду Пфеннига (сПф) [11] следующего состава (г/л): NH_4Cl – 0,5; KH_2PO_4 – 0,5; $MgCl_2 \times 6H_2O$ – 0,5; $CaCl_2 \times 2H_2O$ –

0,05; NaCl – 50 или 100. Для поддержания в среде pH 9,5 добавляли бикарбонатно-карбонатный буфер (Na_2CO_3 и NaHCO_3). В качестве источников углерода добавляли пептон – 5,0 г/л, дрожжевой экстракт – 0,5 г/л или органические соединения (1,0 г/л): нафталин, бифенил, бензойную кислоту, *орто*-фталевую кислоту, дизельное топливо.

Для получения накопительных культур (НК) в колбы со 100 мл сПф, содержащей 100 г/л NaCl, добавляли по 1 г образца донных отложений. Культивирование проводили в течение 3 недель на термостатируемом шейкере при 100 об/мин и температуре 28°C, после чего осуществляли высев НК на агаризованную среду сПф (20 г/л агара) с содержанием 50 и 100 г/л NaCl.

Выделение чистых культур бактерий также проводили методом прямого посева на плотную среду с последующим изолированием отдельных колоний. Для этого образцы (1 г) помещали в 10 мл стерильной сПф, содержащей 50 г/л NaCl, и перемешивали на шейкере в течение 1 ч при 100 об/мин. После чего 100 мкл суспензии высевали на агаризованную сПф (50 г/л NaCl) и инкубировали при 28°C до появления колоний. Отдельные колонии, отличающиеся по цвету, размеру и форме, отбирали для дальнейших исследований. Чистые культуры бактерий для долгосрочного хранения замораживали при температуре –80°C в 20% растворе глицерола [12]. Штаммы, выделенные с помощью метода прямого посева, обозначены «СХР», а с использованием накопительного культивирования – «СХ».

Морфофизиологические признаки и численность бактерий изучали по общепринятым методикам [12]. Рост бактерий оценивали при культивировании на агаризованной сПф с добавлением пептона 5,0 г/л, дрожжевого экстракта – 0,5 г/л, а также на богатой среде Раймонда (БСР) [3] в присутствии 50 г/л NaCl. Культивирование осуществляли в термостате при 28°C в течение 7 суток.

Рост бактерий при разных значениях pH определяли при культивировании в жидкой среде Пфеннига (pH 9–11; 50 г/л NaCl) и БСР (pH 7–9; 50 г/л NaCl). Для выявления способности бактерий к росту при разных концентрациях хлорида натрия (до 300 г/л) использовалась среда Пфеннига (pH 9,5). Способность изолятов к деструкции ароматических и алифатических углеводородов оценивали с помощью культивирования в жидкой сПф (pH 9,5; 50 г/л NaCl) с добавлением нафталина, бифенила, бензойной и *орто*-фталевой кислот, дизельного топлива в качестве единственного источника углерода и энергии. Источники углерода добавляли в среду до конечной концентрации 1 г/л. Культивирование бактерий в жидких средах осуществляли на термостатируемом шейкере при скорости вращения 140 об/мин и температуре 28°C в течение 7–14 суток. Оценку роста проводили путем измерения оптической плотности (ОП) культуральной жидкости на спектрофотометре UV-Visible BioSpec-mini («Shimadzu», Япония) при длине волны 600 нм по отношению к абиотическому контролю.

Из чистых культур бактерий выделяли ДНК общепринятым методом – фенол-хлороформной экстракцией [13]. Идентификацию бактерий проводили на основе определения и анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рПНК. Амплификацию гена 16S рПНК осуществляли с использованием универсальных бактериальных праймеров: 27F [5'–AGAGTTTGATC(A/C)TGGCTCAG–3'] и 1492R [5'–ACGG(C/T)TACCTTGT

TACGACTT–3'] [14] на приборе C1000 Touch™ Thermal Cycler («Bio-Rad Laboratories», США). Определение нуклеотидных последовательностей гена 16S рПНК осуществляли с применением набора реактивов Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kit на автоматическом секвенаторе Genetic Analyser 3500XL («Applied Biosystems», США), согласно рекомендациям производителя. Филогенетический анализ полученных нуклеотидных последовательностей гена 16S рПНК проводили с использованием программ Sequence Scanner v. 2.0. и MEGA 11 [15]. Поиск гомологичных последовательностей осуществляли в международных базах данных GenBank [16] и EzBioCloud [17]. Построение филогенетических деревьев проводили с использованием кластерного метода «neighbor-joining», встроенного в программу MEGA 11. Статистическую достоверность ветвления («bootstrap»-анализ) оценивали на основе 1 000 альтернативных деревьев.

Нуклеотидные последовательности генов 16S рПНК исследуемых штаммов депонированы в базу данных GenBank под номерами OQ359534–OQ359564, OQ402688, OP787986.

Результаты исследования и обсуждение

Общая численность бактерий в образцах донных отложений щелочного водоема (ВМКМС, г. Березники) при высеве на агаризованную среду Пфенинга (рН 9,5), содержащую 50 г/л хлорида натрия, не превышала 10^3 клеток/мл. Всего из исследуемых образцов в чистую культуру путем прямого посева и при накопительном культивировании (НК) выделено 85 галофильных/галотолерантных штаммов бактерий, для каждого из которых проведено морфологическое описание и идентификация на основании анализа нуклеотидной последовательности гена 16S рПНК. В соответствии с морфо-физиологическими и генетическими характеристиками данные изоляты разделены на группы. В дальнейшем для работы отобрано по одному репрезентативному представителю из каждой выделенной группы, а именно 33 штамма алкало-толерантных и галофильных / галотолерантных бактерий, которые представлены в прил. 1 (https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

В результате сравнения полученных нуклеотидных последовательностей гена 16S рПНК с последовательностями типовых штаммов из базы данных EzBioCloud [17] 13 штаммов отнесены к семейству *Bacillaceae*, 9 штаммов – к семейству *Micrococcaceae*, по два штамма – к семействам *Dermabacteraceae*, *Halomonadaceae*, *Brevibacteriaceae* и *Microbacteriaceae*, по одному штамму – к семействам *Ornithinimicrobiaceae*, *Dietziaceae*, *Paracoccaceae*. Уровень сходства по гену 16S рПНК изолятов с типовыми штаммами валидных видов находится в пределах от 97,12 до 100% (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Установлено, что большинство изолятов являются гало- и алкалотолерантными микроорганизмами, адаптированными к условиям высокой щелочности (до рН 11,0) и солёности (до 250 г/л NaCl) среды. Кроме того, показано, что некоторые штаммы в таких экстремальных условиях способны

использовать различные ароматические (нафталин, бифенил, орто-фталевая и бензойная кислоты) и алифатические (в составе дизельного топлива) соединения в качестве единственного источника углерода и энергии (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Семейство *Bacillaceae* насчитывает 117 родов [18]. Представители *Bacillaceae* широко распространены в различных средах обитания по всему миру, в том числе в почве, осадочных породах, воздухе, пресноводных и морских экосистемах, в активном иле, а также в организме человека и животных. Кроме того, большое количество родов бактерий, относящихся к семейству *Bacillaceae*, обнаружено в экстремальных местах обитания, таких как горячие источники, соленые и содовые озера, солончаки и засоленные почвы [19]. При исследовании донных отложений техногенного щелочного водоема (г. Березники) установлено, что среди изолятов семейства *Bacillaceae* обнаружены штаммы, близкородственные родам *Evansella*, *Oceanobacillus*, *Bacillus*, *Alkalihalobacillus*, *Paralkalibacillus*, *Salipaludibacillus*, *Cytobacillus* и *Exiguobacterium*. Штаммы родов *Evansella* и *Oceanobacillus* представлены наиболее широко, они выделены из большинства слоев донных отложений (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). На рис. 1 показано положение исследуемых штаммов семейства *Bacillaceae* с близкородственными типовыми штаммами на филогенетическом дереве. Показано, что большинство штаммов семейства являются алкало- и / или галотолерантными микроорганизмами, способными к росту при pH 7,0–11,0 и концентрациях NaCl в среде культивирования в пределах 0–250 г/л (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Представители рода *Evansella*, штаммы CX2-1, CX3-18, CX3-5 выделены из образцов донных отложений, отобранных с глубины 0,16–2,13 м. Установлено, что штаммы близкородственны видам *E. clarkii*, *E. polygoni* и *E. cellulositytica* (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Уровень идентичности по гену 16S рРНК штаммов CX2-1, CX3-18 с типовыми штаммами видов *E. clarkii*, *E. polygoni* составлял 100%. В то же время штамм CX3-5 имел более низкий процент сходства (98,35%) с наиболее близким типовым штаммом вида *E. cellulositytica* и в перспективе может быть описан как новый таксон. Для штаммов CX2-1, CX3-18 отмечена способность к росту при концентрациях NaCl в пределах 0–200 г/л, для штамма CX3-5 – от 0 до 100 г/л NaCl. Диапазон pH для роста штаммов рода *Evansella* составлял от 7,0 до 11,0, при оптимуме pH 7,0. Для типовых штаммов рода *Evansella* способность к росту при pH 7,0 не описана, а оптимальные значения pH в среде культивирования для представителей рода *Evansella* составляют от 8 до 10 [20]. Для штаммов CX2-1 и CX3-18 отмечена способность использовать в качестве единственного источника углерода и энергии нафталин, бифенил и дизельное топливо, а для штамма CX3-5 – орто-фталевую кислоту (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Штамм CX3-2, относящийся к роду *Oceanobacillus*, выделен из 4 слоев донных отложений (глубина 0,12–1,82 м). Представители данного вида обнаружены только в образцах колонки № 3. При анализе нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК выявлено, что штамм CX3-2 имеет

100%-ное сходство с типовым штаммом *O. kimchii* (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

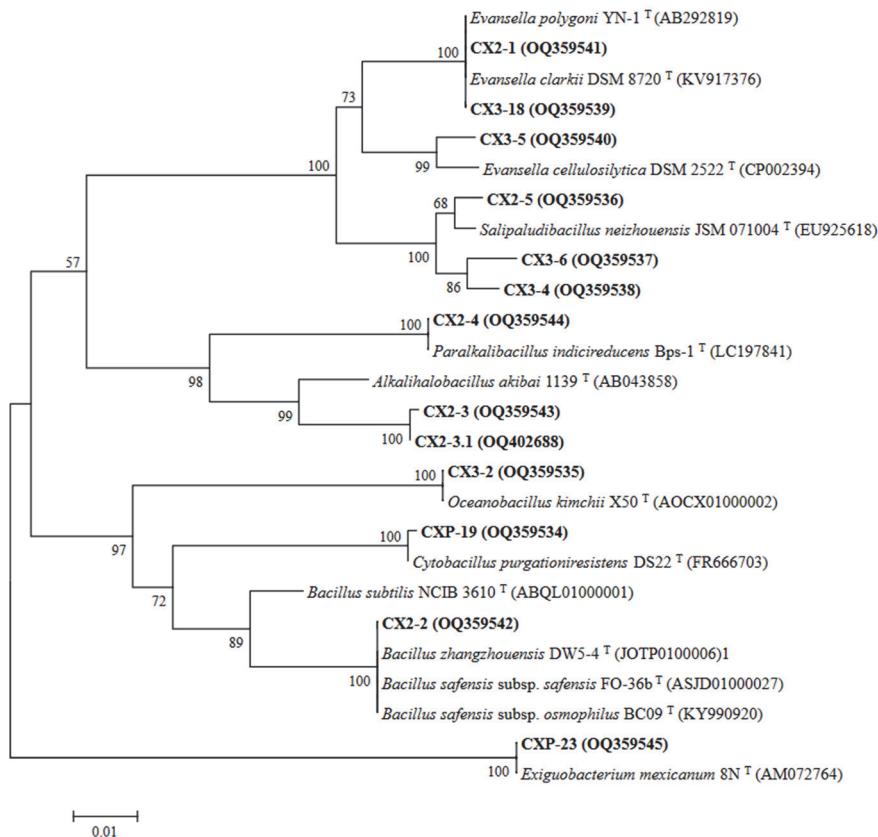


Рис. 1. Положение исследуемых штаммов семейства *Bacillaceae* на филогенетическом дереве, построенном на основании сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей фрагментов генов 16S рРНК изолятов и близкородственных типовых штаммов семейства с использованием метода «neighbor-joining». Эволюционные расстояния рассчитаны с использованием метода «Jukes-Cantor». Цифрами показана статистическая достоверность порядка ветвления, установленная с помощью «bootstrap»-анализа 1 000 альтернативных деревьев (приведены значения выше 50%). Масштаб соответствует 1 нуклеотидной замене на каждые 100 нуклеотидов.

В скобках указаны номера в базе данных GenBank

[Fig. 1. The position of the studied strains of the family *Bacillaceae* on the phylogenetic tree constructed on the basis of a comparative analysis of the nucleotide sequences of 16S rRNA gene fragments of isolates and closely related typical strains of the family using the "neighbor-joining" method, the evolutionary distances were calculated using the "Jukes-Cantor" method. The figures show the statistical reliability of the branching order, established using a "bootstrap" analysis of 1000 alternative trees (values above 50% are given). The scale corresponds to 1 nucleotide substitution for every 100 nucleotides. Numbers in the GenBank database are shown in parentheses]

Изолят CX3-2 является гало- и алкалотолерантным микроорганизмом, способным к росту при pH 9,0 как в отсутствие NaCl, так и в присутствии

хлорида натрия в концентрациях до 250 г/л. Галоалкалофильные представители рода *Oceanobacillus* ранее были выделены из соленых озер [21], морской воды и гиперсоленых отложений [22], а также из солено-щелочных почв [23]. Описана способность штаммов рода *Oceanobacillus* расти в диапазоне pH 7,0–12,0 [24] и концентрациях NaCl в среде культивирования от 0 до 250 г/л. Кроме того, отмечается высокий биотехнологический потенциал различных штаммов рода *Oceanobacillus*, в частности, для представителя рода показана способность к утилизации компонентов нефти в составе бактериального консорциума [25]. В настоящем исследовании выявлена способность штамма CX3-2 к использованию в качестве единственного источника углерода и энергии ароматических соединений, таких как нафталин, бифенил, и дизельное топливо (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Штаммы рода *Bacillus* выделены из образцов донных отложений (колонка № 2), отобранных с глубины 1,04–1,88 м (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Анализ частичной нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК длиной 904 п.н. показал, что штамм *Bacillus* sp. CX2-2 имеет 100%-ное сходство с типовыми штаммами видов *B. zhangzhouensis*, *B. safensis* subsp. *safensis* и *B. safensis* subsp. *osmophilus*. Максимальная соленость среды, при которой осуществляется рост штамма CX2-2, составляет 50 г/л NaCl. Штамм растет как в нейтральной среде, так и в щелочной (до pH 10,5). Штамм способен к росту на бифениле, орто-фталевой и бензойной кислотах (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Изоляты CX2-3 и CX2-3.1, которые отнесены к роду *Alkalihalobacillus*, выделены из донных отложений колонки № 2 с глубины 1,04–1,31 м. В колонке № 3 представителей данного рода не обнаружено. Ранее штаммы рода *Alkalihalobacillus* выделены из различных галощелочных сред, включая почву и отложения содовых и гиперсоленых озер [26]. Анализ нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК у штаммов CX2-3 и CX2-3.1 показал, что уровень сходства с ближайшим типовым штаммом *A. akibai* 1139^T составляет 97,27 и 97,12% соответственно. В связи с низким процентом сходства с близкородственными штаммами в перспективе данные изоляты могут быть описаны как новые виды.

Штаммы *Alkalihalobacillus* sp. CX2-3 и *Alkalihalobacillus* sp. CX2-3.1 являются галотолерантными микроорганизмами, способными к росту при концентрациях NaCl в пределах от 0 до 100 г/л. Штамм CX2-3 проявляет широкие адаптивные свойства в отношении pH среды, в частности, способен к росту при pH в диапазоне от 7,0 до 10,5. Изолят CX2-3.1 в отличие от вышеуказанного штамма является алкалофилом, не способным к росту в нейтральной среде, оптимальные для роста значения pH находятся в узких пределах от 9,5 до 10,5. По литературным данным, большинство представителей рода *Alkalihalobacillus* являются алкалотолерантными (оптимум pH 9,0–10,0) и галотолерантными / галофильными микроорганизмами (NaCl от 0 до 120 г/л). Отмечается, что данные виды способны без последствий адаптироваться к внезапному повышению концентраций NaCl от 0,5 до 12%, при этом резкий сдвиг pH среды с 7,0 до 11,0 оказывает серьезное воздействие на жизнеспособность клеток [27]. Исследуемые штаммы CX2-3.1 и CX2-3

отличаются субстратной специфичностью, а именно штамм CX2-3.1 способен использовать в качестве единственного источника углерода и энергии бифенил, дизельное топливо и нафталин, а *Alkalihalobacillus* sp. CX2-3 – только бифенил (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Ранее для рода *Alkalihalobacillus* описана способность использовать бензоат в качестве единственного источника углерода и энергии [28].

Изолят рода *Paralkalibacillus* (штамм CX2-4) выделен из образца донных отложений колонки № 2, отобранного с глубины 0,51–0,68 м. Анализ нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК показал, что данный изолят имеет 100%-ное сходство с *P. indicireducens* Bps-1^T, который ранее был выделен из раствора индиго, используемого для окрашивания [29]. Вид *P. indicireducens* является единственным в составе рода *Paralkalibacillus*. Исследуемый изолят CX2-4 растет в среде с содержанием хлорида натрия до 100 г/л в диапазоне pH 7,0–11,0, что в целом согласуется с физиологическими характеристиками типового штамма за исключением того, что штамм CX2-4 способен также к росту в нейтральной среде, что не описано для штамма *P. indicireducens* Bps-1^T [29]. Выявлена способность штамма CX2-4 использовать бензойную кислоту в качестве единственного источника углерода и энергии, подобные свойства для представителей рода *Paralkalibacillus* ранее не описаны (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Штаммы CX3-4, CX3-6, CX2-5 рода *Salipaludibacillus* выделены из образцов, отобранных с глубин 0,51–0,68, 0,85–1,02 и 1,52–1,82 м. Представители данного рода широко распространены в средах, характеризующихся высокой соленостью и щелочностью среды, в содовых озерах [30]. Анализ нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК штаммов CX3-4, CX3-6, CX2-5 показал, что уровень сходства с ближайшим типовым штаммом вида *S. neizhouensis* составляет 98,71; 97,75 и 99,18% соответственно (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Для штамма *S. neizhouensis* JSM071004^T характерен рост при концентрациях хлорида натрия в среде до 10% в пределах pH 6,5–10,0 [31]. В отличие от штамма *S. neizhouensis* JSM071004^T изоляты CX2-5 и CX3-4 способны расти в среде культивирования с содержанием NaCl от 0 до 200 г/л при pH 7,0–10,5. Штамм CX3-6 является алкалофильным и галотолерантным организмом, растущим только в щелочных условиях (pH 9,5–10,5) как без хлорида натрия в среде культивирования, так и в его присутствии до 250 г/л (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Стоит отметить, что в отличие от штаммов CX3-6 и CX2-5, изолят CX3-4 может использовать дизельное топливо в качестве единственного источника углерода и энергии (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Ранее у штаммов рода *Salipaludibacillus* способности к разложению алифатических соединений не описано. Штаммы рода *Salipaludibacillus*, выделенные из донных отложений, в перспективе могут быть описаны как новые таксономические единицы в связи с их физиологическими и генетическими отличиями от ближайшего типового штамма *S. neizhouensis* JSM071004^T. Поскольку данные штаммы устойчивы к высоким концентрациям хлорида натрия и щелочности среды, они потенциально могут быть

использованы в различных биотехнологических областях, поэтому изоляты СХЗ-4, СХЗ-6, СХЗ-5 представляют большой интерес для дальнейших исследований.

Изолят рода *Cytobacillus* (штамм СХР-19) выделен методом прямого посева (сПФ, 50 г/л NaCl) из образцов донных отложений, отобранных с глубины 0,51–0,68 м. Анализ нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК показал, что данный штамм имеет наибольший уровень сходства (99,76%) с *C. purgationiresistens* DS22^T. Ранее описаны галофильные штаммы рода *Cytobacillus*, изолированные из морских отложений [32] и гидротермального солёного источника [33]. Штамм *Cytobacillus* sp. СХР-19 является галоалкалотолерантным организмом: способен расти без содержания соли в среде культивирования и в присутствии NaCl до 100 г/л при значениях pH среды от 7,0 до 9,5, что согласуется с данными для типового штамма вида *C. purgationiresistens* [32]. Установлено, что штамм способен использовать в качестве единственного источника углерода и энергии бифенил и орто-фталевую кислоту (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Ранее у штаммов рода *Cytobacillus* описана способность к деградации ди-(2-этилгексил)фталата (ДЕНП) и продуктов его разложения, таких как моно(2-этилгексил)фталат, монобутилфталат, 2-этилгексанол, орто-фталевая и протокатеховая кислоты [34].

Штамм СХР-23, представитель рода *Exiguobacterium*, имеет 100%-ный уровень сходства по гену 16S рРНК с типовым штаммом вида *E. mexicanum* (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Изолят СХР-23 выделен из поверхностного слоя донных отложений колонки № 2. По литературным данным, штаммы рода *Exiguobacterium* выделены из разнообразных местообитаний, в том числе из донных отложений, щелочных сточных вод, ледников, гидротермальных источников и промышленных стоков [35]. Представители рода устойчивы к широкому спектру условий среды, в том числе к перепаду температур (от 12 до 55°C), широкому диапазону pH, ультрафиолетовому излучению, тяжёлым металлам, различному качественному и количественному составу солей в среде [35]. Кроме того, некоторые штаммы рода *Exiguobacterium* способны к деградации полиэтилена низкой плотности [36]. Исследуемый штамм *Exiguobacterium* sp. СХР-23 растет в среде культивирования при pH от 7,0 до 9,5 как в отсутствие NaCl, так и в присутствии соли до 100 г/л в среде культивирования. Показана способность штамма СХР-23 использовать в качестве единственного источника углерода и энергии ряд ароматических и алифатических соединений, таких как нафталин, бифенил, орто-фталевая и бензойная кислоты, а также дизельное топливо (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). В связи с описанными для представителей рода уникальными способностями штамм СХР23 может быть интересен для дальнейшего более глубокого исследования с целью возможности использования в биотехнологических целях, в том числе в биоремедиации.

Семейство *Micrococcaceae* представлено 28 родами [18]. Бактерии семейства изолированы из различных природных сред обитания, в том числе

характеризующихся экстремальными условиями (высокая соленость, щелочность, высокие концентрации тяжелых металлов и других токсичных элементов) [37]. Ранее большой массив штаммов семейства *Micrococcaceae* был выделен из образцов соляной породы (каменная соль, карналлит) Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей, а также из почв, грунтов и донных отложений, загрязненных отходами химических и соледобывающих производств [6].

Из донных отложений техногенного щелочного водоема, расположенного на территории ВМКМС, выделены бактерии семейства *Micrococcaceae*, родов *Micrococcus* и *Kocuria* (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Изоляты демонстрировали эффективный рост при pH от 7,0 до 10,0 и концентрациях соли в среде культивирования в пределах 0–150 г/л (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383), за исключением двух галофильных штаммов (*Micrococcus* sp. CXP-15, *Kocuria* sp. CXP-13), которые не способны к росту в среде без хлорида натрия. На рис. 2 показано положение исследуемых штаммов семейства *Micrococcaceae* с близкородственными типовыми штаммами на филогенетическом дереве.

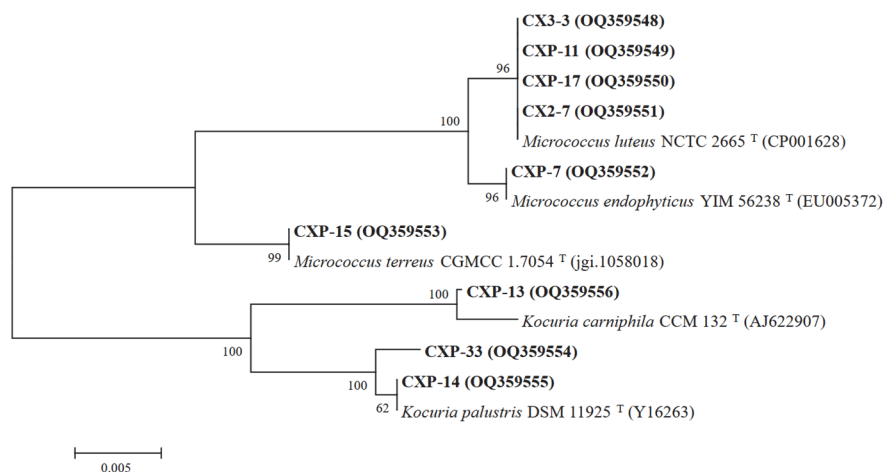


Рис. 2. Положение исследуемых штаммов семейства *Micrococcaceae* на филогенетическом дереве, построенном на основании сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей фрагментов генов 16S рРНК изолятов и близкородственных типовых штаммов семейства с использованием метода «neighbor-joining». Эволюционные расстояния рассчитаны с использованием метода «Jukes-Cantor». Цифрами показана статистическая достоверность порядка ветвления, установленная с помощью «bootstrap»-анализа 1 000 альтернативных деревьев (приведены значения выше 50%). Масштаб соответствует 5 нуклеотидным заменам на каждые 1 000 нуклеотидов. В скобках указаны номера в базе данных GenBank [Fig. 2. The position of the studied strains of the family *Micrococcaceae* on the phylogenetic tree constructed on the basis of a comparative analysis of the nucleotide sequences of 16S rRNA gene fragments of isolates and closely related typical strains of the family using the "neighbor-joining" method. The evolutionary distances are calculated using the "Jukes-Cantor" method. The figures show the statistical reliability of the branching order, established using a "bootstrap" analysis of 1000 alternative trees (values above 50% are given). The scale corresponds to 5 nucleotide substitutions for every 1000 nucleotides. Numbers in the GenBank database are shown in parentheses]

Два штамма рода *Micrococcus* (СХР-17 и СХ2-7) имели 100%-ный уровень сходства по генам 16S рПНК, штаммы СХ3-3 и СХР-11 – около 99,8% сходства с типовым штаммом вида *M. luteus*, а штаммы СХР-7 и СХР-15 близкородственны (сходство 100%) с типовыми штаммами видов *M. endophyticus* и *M. terreus* соответственно (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Все изоляты отличались по ВОХ-профилям (данные не приводятся). Штаммы рода *Micrococcus* способны расти в диапазоне pH от 7,0 до 10,5 как в отсутствие NaCl, так и в присутствии до 150 г/л соли в среде культивирования за исключением изолятов СХ3-3 и СХР-11, для которых предельные концентрации соли в среде составляли 50 и 100 г/л, соответственно. В предыдущих исследованиях показано, что типовые штаммы *M. luteus*, *M. endophyticus*, *M. terreus* растут при pH 5,5–9,0 и содержании в среде культивирования NaCl до 100 г/л [37]. Для некоторых штаммов рода *Micrococcus* ранее описана способность к разложению фенантрена, антрацена, нафталина [38], 2-нитротолуола [39], а также эфиров фталевых кислот [8, 34]. Штаммы из донных отложений техногенного водоема также характеризуются способностью использовать в качестве единственного источника углерода и энергии различные алифатические и ароматические соединения (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Штаммы СХР-33 и СХР-14 рода *Kocuria*, выделенные из исследуемых образцов, согласно анализу нуклеотидных последовательностей гена 16S рПНК являются близкородственными типовому штамму вида *K. palustris* (сходство на уровне 99,47 и 99,65%, соответственно). Штамм СХР-13 имеет наибольшее сходство (99,65%) с типовым штаммом вида *K. carniphila* (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Штамм *K. carniphila* CCM 132^T рос при pH от 5,0 до 10,0 без соли и концентрациях NaCl до 100 г/л [40], а штамм *K. palustris* DSM 11925^T – при pH 5,0–8,0 и содержании NaCl до 70 г/л [41]. Изоляты СХР-33 и СХР-14 способны расти в среде культивирования, содержащей до 150 г/л соли (при pH 7,0–9,5), а штамм СХР-13 является галофилом и не растет в среде без NaCl (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Выделенные штаммы показали способность к эффективному использованию дизельного топлива, бифенила, нафталина, орто-фталевой и бензойной кислот в качестве единственного источника углерода и энергии (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Ранее были выявлены штаммы рода *Kocuria* – деструкторы ароматических (нафталин, фенантрен, хлорфенолы) и алифатических соединений [6, 11].

Семейство *Paracoccaceae* включает 60 родов [18]. Представители семейства *Paracoccaceae* широко распространены в естественной среде, особенно в морских экосистемах, в содовых и соленых озерах [42]. Выделенный из донных отложений штамм СХР-20 имеет 100%-ный уровень сходства по гену 16S рПНК с типовым штаммом вида *P. aerius* [43]. *Paracoccus* sp. СХР-20 способен к росту в отсутствие NaCl и в присутствии до 100 г/л в среде культивирования и при pH 7,0–10,0, что соответствует характеристикам штамма *P. aerius* 011410^T. У штамма обнаружена способность к росту на орто-фталевой и бензойной кислотах. У представителей нескольких видов рода

Paracoccus описана способность к разложению полиароматических соединений [44] и сложных эфиров фталевых кислот [45]. Однако у штаммов вида *P. aerius* способность к деструкции ароматических соединений ранее описана не была.

Семейство *Microbacteriaceae* представлено 60 родами [18]. Бактерии семейства широко распространены в различных наземных и водных экосистемах, присутствуют в ассоциациях с растениями. Галофильные представители рода *Microbacterium* (семейство *Microbacteriaceae*) ранее были изолированы из галофильных растений [46] и засоленных почв [47]. Штаммы СХР-26 и СХР-56, согласно анализу генов 16S рРНК, близкородственны типовым штаммам *Microbacterium paraoxydans* NBRC 103076^T и *Microbacterium algeriense* G1^T, соответственно (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Штаммы являются галоалкалотолерантными организмами: могут расти в среде культивирования без содержания хлорида натрия и в присутствии до 100 г/л (штамм СХР-26) или до 150 г/л (штамм СХР-56), а также при значениях pH среды от 7,0 до 9,5. Также у исследуемых штаммов обнаружена способность к использованию в качестве единственного источника углерода и энергии дизельного топлива и бифенила. Штамм СХР-56 способен к разложению нафталина, орто-фталевой и бензойной кислот (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Семейство *Dermabacteraceae* включает в себя 4 рода [18], в том числе род *Brachybacterium*, представители которого распространены в морских и наземных экосистемах, в ризосфере, тканях растений [48], а также в средах, загрязнённых различными поллютантами [49]. Штамм СХР-58, выделенный из поверхностного слоя донных отложений, имеет 99,87% сходства (по гену 16S рРНК) с типовым штаммом вида *B. paraconglomeratum* (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Штамм СХР-46 выделен из донных отложений с глубины 0,38–0,69 м, согласно анализу нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК, имеет 100%-ное сходство с *Brachybacterium muris* C3H-21^T [50]. Штаммы являются галотолерантными организмами (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383), что по литературным данным соответствует физиологическим характеристикам близкородственных типовых штаммов рода *Brachybacterium* [51]. В ходе исследования показана способность штаммов *Brachybacterium* spp. СХР-58 и СХР-46 к использованию в качестве ростовых субстратов различных моно- и полиароматических соединений, а также дизельного топлива (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383).

Семейство *Brevibacteriaceae* включает в себя 3 рода [18]: *Brevibacterium*, *Sediminivirga*, *Spelaecoccus*. Большинство представителей рода *Brevibacterium* являются галотолерантными микроорганизмами и преимущественно встречаются в средах с повышенными концентрациями соли, таких как морская вода, соленые продукты, засоленные почвы, глубоководные отложения океана, морей и соленых озер [52]. Штаммы рода *Brevibacterium* (СХР-21, СХР-53), выделенные из донных отложений, имеют 99,87–100%-ный уровень сходства по гену 16S рРНК с типовым штаммом вида

B. ptyocampae (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Как и штамм *B. ptyocampae* DSM 21720^T, изоляты СХР-21 и СХР-53 способны расти в щелочных условиях (рН до 10). Штамм СХР-21, как и типовой штамм, рос в среде культивирования как без соли, так и с содержанием NaCl до 100 г/л, а штамм СХР-53 способен к росту при концентрациях соли до 150 г/л. Стоит также отметить способность изолятов СХР-21 и СХР-53 к использованию в качестве единственного источника углерода и энергии дизельного топлива и различных ароматических соединений (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). В целом род *Brevibacterium* представляет большой интерес для исследователей, ранее охарактеризована способность некоторых штаммов к разложению алифатических углеводов [53].

Семейство *Ornithinimicrobiaceae* сформировано в 2018 г. [18] и в него включены 2 рода, в частности *Ornithinimicrobium* и *Serinicoccus*. Ранее представители рода *Ornithinimicrobium* выделены из различных почв, активного ила, водорослей, тканей растений, карстовой пещеры, а также из сред с высокой соленостью [54]. В настоящем исследовании из образца колонки № 3, взятого с глубины 0,38–0,69 м, выделен штамм СХР-45, который отнесён к роду *Ornithinimicrobium*. Анализ нуклеотидной последовательности гена 16S рПНК показал, что данный штамм имеет сходство 98,66% со штаммами *O. algicola* JC311^T и *O. pratense* W204^T (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Штамм СХР-45 растет при рН от 7,0 до 9,5 и содержании хлорида натрия в среде культивирования – до 50 г/л. Физиологические характеристики штамма СХР-45 и типовых штаммов рода *Ornithinimicrobium* отличаются. В частности, для штамма *O. algicola* JC311^T допустимыми значениями рН являются 6–8, а концентрации NaCl в среде – от 10 до 80 г/л. Штамм *O. pratense* W204^T – галотолерантный и алкалотолерантный микроорганизм: растет в широком диапазоне рН от 7 до 11 как в отсутствие хлорида натрия, так и при его концентрациях в среде культивирования до 100 г/л. На основании полученных данных можно сделать заключение, что штамм *Ornithinimicrobium* sp. СХР-45, отличающийся по физиологическим характеристикам и гену 16S рПНК от близкородственных типовых штаммов рода *Ornithinimicrobium*, в перспективе может быть описан как новый таксон.

Семейство *Halomonadaceae* насчитывает 14 родов [18], представители которых широко распространены в различных засоленных экосистемах, таких как соленые озера, морская вода, солончаки, засоленная почва, морепродукты, морские беспозвоночные, сточные воды и гидротермальные источники [55]. Виды рода *Halomonas*, относящиеся к семейству *Halomonadaceae*, широко изучаются как модельные организмы галофильности, а также представляют интерес для применения в биотехнологических целях, таких как производство осмопротекторов, биополимеров, биосурфактантов, а также использования в процессах биоремедиации окружающей среды [55]. Изолированные штаммы СХ2-8 и СХ3-1, согласно анализу генов 16S рПНК, наиболее близки типовым штаммам видов *H. meridiana* и *H. alkalicola*, соответственно

(прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Штаммы являются алкалогалотолерантными микроорганизмами, могут расти в среде без содержания соли и с хлоридом натрия до 250 г/л при pH от 7,0 до 10,5. Получены данные о способности исследуемых штаммов использовать в качестве ростовых субстратов алифатические и ароматические соединения (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Ранее было показано, что представители рода *Halomonas*, выделенные из района солеразработок ВМКМС, способны расти в среде культивирования с содержанием хлорида натрия до 300 г/л, а также использовать бензойную кислоту в качестве единственного источника углерода и энергии [3, 4].

Семейство *Dietziaceae* на настоящий момент включает единственный род *Dietzia* [18], который насчитывает 12 видов. Представители рода *Dietzia* изолированы из почв, соленых местообитаний, пресноводных озер, с поверхности рыб и растений, а также из клинических проб [57]. Бактерии рода *Dietzia* применяются в широком спектре отраслей промышленности, особенно в медицинской, химической и пищевой. Некоторые виды рода *Dietzia* способны к деструкции ароматических и алифатических углеводородов и перспективны для использования в биодеградациии при низких температурах, в условиях высокой солёности и в широком интервале pH [56, 57]. Изолят СХР-24 имеет 100%-ное сходство по гену 16S рРНК с штаммом *Dietzia kunjomensis* subsp. *kunjomensis* DSM 44907^T (прил. 1: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383). Штамм является гало- и алкалотолерантным микроорганизмом, способным к росту при pH 7,0–9,5 как в отсутствие NaCl в среде культивирования, так и при концентрациях до 100 г/л. Показана способность штамма СХР-24 к деструкции бензойной кислоты и дизельного топлива (прил. 2: https://journals.tsu.ru/biology/&journal_page=archive&id=2383), что ранее было описано для других штаммов рода *Dietzia* [57].

Выделенные и охарактеризованные штаммы бактерий, согласно санитарно-эпидемиологическим правилам СП 3.3686-21 «Санитарно-эпидемиологические требования по профилактике инфекционных болезней» [58], не относятся к патогенным для человека микроорганизмам.

Заключение

В результате исследования донных отложений щелочного техногенного водоема, расположенного на территории Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей, выделено 33 штамма алкалотолерантных и галофильных / галотолерантных бактерий, относящихся к семействам *Bacillaceae*, *Micrococcaceae*, *Dermbacteraceae*, *Halomonadaceae*, *Brevibacteriaceae*, *Microbacteriaceae*, *Ornithinimicrobiaceae*, *Dietziaceae* и *Paracoccaceae*. Ряд штаммов (*Alkalihalobacillus* spp. CX2-3 и CX2-3.1, *Salipaludibacillus* sp. CX3-6) имели низкий уровень сходства последовательностей генов 16S рРНК (97,27; 97,12 и 97,75% соответственно) с близкородственными типовыми штаммами и в перспективе могут быть описаны в ка-

честве новых таксонов. Большинство изолятов являются экстремофильными бактериями, способными расти при высоких концентрациях соли (до 250 г/л NaCl) и pH 7–11. Штаммы *Microbacterium* sp. CXP-56, *Brachybacterium* sp. CXP-58, *Salipaludibacillus* sp. CX3-6 и *Alkalihalobacillus* sp. CX2-3.1 являются облигатными алкалофилами (оптимальный рост при pH 9,5–10,5). Исследуемые бактериальные культуры способны использовать различные ароматические (нафталин, бифенил, орто-фталевую и бензойную кислоты) и алифатические (в составе дизельного топлива) соединения в качестве единственного источника углерода и энергии. Особый интерес представляют штаммы *Kocuria* sp. CXP-33, *Evansella* sp. CX2-1, *Halomonas* sp. CX2-8, *Micrococcus* spp. CXP-15, *Brevibacterium* spp. CXP-21, CXP-53, *Brachybacterium* spp. CXP-46, CXP-58, способные к эффективной деградации ароматических углеводородов в условиях повышенной солености и щелочности. Таким образом, выделенные бактерии-деструкторы представляют большой интерес для разработки эффективных биотехнологий, направленных на восстановление загрязненных почв и водоёмов, характеризующихся высоким засолением и щёлочностью.

Список источников

1. Martínez G.M., Pire C., Martínez-Espinosa R.M. Hypersaline environments as natural sources of microbes with potential applications in biotechnology: the case of solar evaporation systems to produce salt in Alicante County (Spain) // Current research in microbial sciences. 2022. Vol. 3. P. 100136. doi: 10.1016/j.crmicr.2022.100136
2. Нечаева Ю.И., Белкин П.А., Плотникова Е.Г. Анализ структуры микробных сообществ донных осадков техногенного водоема (г. Березники, Пермский край) // Симбиоз-Россия 2022 : сборник статей XIII Международной конференции ученых-биологов (г. Пермь, ПГНИУ, 24–25 октября 2022 г.). Пермь, 2023. С. 833–837. doi: 10.17072/simbioz-2022-848-853
3. Корсакова Е.С., Ананьина Л.Н., Назаров А.В., Бачурин Б.А., Плотникова Е.Г. Разнообразие бактерий семейства *Halomonadaceae* района разработок Верхнекамского месторождения солей // Микробиология. 2013. Т. 82, № 2. С. 247–247. doi: 10.7868/S0026365613020079
4. Пьянкова А.А., Плотникова Е.Г. Бактерии-деструкторы бензойной кислоты семейства *Halomonadaceae*, выделенные из района солеразработок: видовое разнообразие и анализ *benA*-генов // Микробиология. 2022. Т. 91, № 1. С. 102–115. doi: 10.31857/S0026365622010104
5. Плотникова Е.Г., Ястребова О.В., Корсакова Е.С., Пьянкова А.А., Ананьина Л.Н. Изучение бактерий-деструкторов моно(поли)ароматических соединений семейства *Micrococcaceae*, перспективных для разработки биотехнологий очистки промышленных территорий Пермского края // Вестник Пермского федерального исследовательского центра. 2022. № 2. С. 47–55. doi: 10.7242/2658-705X/2022.2.5
6. Ястребова О.В., Плотникова Е.Г. Филогенетическое разнообразие бактерий семейства *Micrococcaceae*, выделенных из биотопов с различным антропогенным воздействием // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2020. Т. 4. С. 321–333. doi: 10.17072/1994-9952-2020-4-321-333
7. Yastrebova O.V., Plotnikova E.G., Ananina L.N., Demakov V.A. Aerobic spore-forming bacteria from the region of salt mining // Russian journal of ecology. 2009. Vol. 40. PP. 516–521. doi: 10.1134/S1067413609070108
8. Ястребова О.В., Пьянкова А.А., Плотникова Е.Г. Бактерии-деструкторы фталатов, выделенные из района промышленной добычи и переработки калийно-магниевых

- солей // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55, № 4. С. 378–385. doi: 10.1134/S0555109919040159
9. Thacharodi A., Hassan S., Singh T., Mandal R., Khan H.A., Hussain M.A., Pugazhendhi A. Bioremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons: an updated microbiological review // *Chemosphere*. 2023. Vol. 328. P. 138498. doi: 10.1016/j.chemosphere.2023.138498
10. Chattopadhyay S., Sachan S. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons and the impact of various genes for their enhanced degradation // *Letters in applied microbiology*. 2023. Vol. 76, № 2. P. ovac062. doi: 10.1093/lambio/ovac062
11. Pfennig N., Biebl H. *Desulfuromonas acetoxidans* gen. nov. and sp. nov., a new anaerobic, sulfur-reducing, acetate-oxidizing bacterium // *Archives of Microbiology*. 1976. Vol. 110, № 1. PP. 3–12. doi: 10.1007/BF00416962
12. Нетрусов А.И., Егорова М.А., Захарчук Л.М. Практикум по микробиологии : учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. М. : Академия, 2005. 608 с.
13. Ausubel F.M., Brent R., Kingston R.E., Moore D.D., Seidman J.G., Smith J.A., Struhl K. *Short Protocols in molecular biology*. New York : Wiley, 1995. 900 p. doi: 10.1086/417163
14. Lane D.J. 16S/23S rRNA sequencing // *Nucleic acid techniques in bacterial systematic* / eds by E. Stackebrandt, M. Goodfellow. N.Y. : John Wiley & Sons, 1991. P. 115–175.
15. Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11 // *Molecular biology and evolution*. 2021. Vol. 38, № 7. PP. 3022–3027. doi: 10.1093/molbev/msab120
16. The National Center for Biotechnology Information. URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov> (дата обращения: 14.07.2023).
17. EzBioCloud Database. Available at: <http://www.ezbiocloud.net> (дата обращения: 14.07.2023).
18. List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature. URL: <https://lpsn.dsmz.de> (дата обращения: 14.07.2023).
19. Mandic-Mulec I., Stefanic P., van Elsas J.D. Ecology of *Bacillaceae* // *The bacterial spore: from molecules to systems* / eds by A. Driks, P. Eichenberger. New York : Wiley, 2016. PP. 59–85. doi: 10.1128/9781555819323.ch3
20. Liu G.H., Narsing Rao M.P., Chen Q.Q., Che J.M., Shi H., Liu B., Li W.J. *Evansella halocellulosilytic* a sp. nov., an alkali-halotolerant and cellulose-dissolving bacterium isolated from bauxite residue // *Extremophiles*. 2022. Vol. 26, № 2. P. 19. doi: 10.1007/s00792-022-01267-y
21. Zhu W.Y., Yang L., Shi Y.J., Mu C.G., Wang Y., Kou Y.R., Tang S.K. *Oceanobacillus halotolerans* sp. nov., a bacterium isolated from salt lake in Xinjiang province, north-west China // *Archives of microbiology*. 2020. Vol. 202. PP. 1545–1549. doi: 10.1007/s00203-020-01865-4
22. Yongchang O., Xiang W., Wang G. *Oceanobacillus bengalensis* sp. nov., a bacterium isolated from seawater of the Bay of Bengal // *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2015. Vol. 108. PP. 1189–1196. doi: 10.1007/s10482-015-0573-5
23. OuYang Y., Li M.M., Lv A.P., Jin P.J., Liu L., Liu Z.T., Wang S. *Oceanobacillus saliphilus* sp. nov., isolated from saline-alkali soil in Heilongjiang province, China // *Current microbiology*. 2022. Vol. 79, № 10. P. 301. doi: 10.1007/s00284-022-02997-0
24. Hirota K., Aino K., Nodasaka Y., Yumoto I. *Oceanobacillus indicireducens* sp. nov., a facultative alkaliphile that reduces an indigo dye // *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2013. Vol. 63, № 4. PP. 1437–1442. doi: 10.1099/ij.s.0.034579-0
25. Kumar A.G., Rajan N.N., Kirubakaran R., Dharani G. Biodegradation of crude oil using self-immobilized hydrocarbonoclastic deep sea bacterial consortium // *Marine pollution bulletin*. 2019. Vol. 146. PP. 741–750. doi: 10.1016/j.marpolbul.2019.07.006
26. Joshi A., Thite S., Karodi P., Joseph N., Lodha T. *Alkalihalobacterium elongatum* gen. nov. sp. nov.: an antibiotic-producing bacterium isolated from Lonar Lake and reclassification of the genus *Alkalihalobacillus* into seven novel genera // *Frontiers in microbiology*. 2021. Vol. 12. P. 722369. doi: 10.3389/fmicb.2021.722369

27. Krishna P., Raghunathan S., Prakash J. Comparative genome analysis of *Alkalihalobacillus okhensis* Kh10-101^T reveals insights into adaptive mechanisms for halo-alkali tolerance // 3 Biotech. 2021. Vol. 11. PP. 1–18. doi: 10.1007/s13205-021-02938-x
28. Yumoto I., Yamaga S., Sogabe Y., Nodasaka Y., Matsuyama H., Nakajima K., Suemori A. *Bacillus krulwichiae* sp. nov., a halotolerant obligate alkaliphile that utilizes benzoate and m-hydroxybenzoate // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2003. Vol. 53, № 5. PP. 1531–1536. doi: 10.1099/ijms.0.02596-0
29. Hirota K., Nishita M., Matsuyama H., Yumoto I. *Paralkalibacillus indicireducens* gen. nov., sp. nov., an indigo-reducing obligate alkaliphile isolated from indigo fermentation liquor used for dyeing // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2017. Vol. 67, № 10. PP. 4050–4056. doi: 10.1099/ijsem.0.002248
30. Wang S., Dong L., Zhao B., Zhang X., Xu S., Wu K., Wang H. *Salipaludibacillus keqinensis* sp. nov., a moderately halophilic bacterium isolated from a saline–alkaline lake // Antonie van Leeuwenhoek. 2019. Vol. 112. PP. 897–903. doi: 10.1007/s10482-018-01224-w
31. Chen Y.G., Zhang Y.Q., Wang Y.X., Liu Z.X., Klenk H.P., Xiao H.D., Li W.J. *Bacillus neizhouensis* sp. nov., a halophilic marine bacterium isolated from a sea anemone // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2009. Vol. 59, № 12. PP. 3035–3039. doi: 10.1099/ijms.0.009522-0
32. Patel S., Gupta R.S. A phylogenomic and comparative genomic framework for resolving the polyphyly of the genus *Bacillus*: proposal for six new genera of *Bacillus* species, *Peribacillus* gen. nov., *Cytobacillus* gen. nov., *Mesobacillus* gen. nov., *Neobacillus* gen. nov., *Metabacillus* gen. nov. and *Alkalihalobacillus* gen. nov // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2020. Vol. 70, № 1. PP. 406–438. doi: 10.1099/ijsem.0.003775
33. Tarasov K., Yakhnenko A., Zarubin M., Gangapshv A., Potekhina N.V., Avtukh A.N., Kravchenko E. *Cytobacillus pseudoceanisediminis* sp. nov., a novel facultative methylotrophic bacterium with high heavy metal resistance isolated from the deep underground saline spring // Current microbiology. 2023. Vol. 80, № 1. P. 31. doi: 10.1007/s00284-022-03141-8
34. Ningthoujam R., Satiraphan M., Sompongchaiyakul P., Bureekul S., Luadnakrob P., Pinyakong O. Bacterial community shifts in a di-(2-ethylhexyl) phthalate-degrading enriched consortium and the isolation and characterization of degraders predicted through network analyses // Chemosphere. 2023. Vol. 310. P. 136730. doi: 10.1016/j.chemosphere.2022.136730
35. López M.C., Galán B., Carmona M., Navarro Llorens J.M., Peretó J., Porcar M., García J.L. Xerotolerance: a new property in *Exiguobacterium* genus // Microorganisms. 2021. Vol. 9, № 12. P. 2455. doi: 10.3390/microorganisms9122455
36. Maroof L., Khan I., Hassan H., Azam S., Khan W. Microbial degradation of low density polyethylene by *Exiguobacterium* sp. strain LM-IK2 isolated from plastic dumped soil // World journal of microbiology and biotechnology. 2022. Vol. 38, № 11. P. 197. doi: 10.1007/s11274-022-03389-z
37. Dastager S., Krishnamurthi S., Rameshkumar N., Dharne M. The Family *Micrococcaceae* // *The Prokaryotes* / eds by E. Rosenberg, E.F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, F. Thompson. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. PP. 455–498. doi: 10.1007/978-3-642-30138-4_168
38. Jegan J., Vijayaraghavan K., Senthilkumar R., Velan M. Naphthalene degradation kinetics of *Micrococcus* sp., isolated from activated sludge // CLEAN–Soil, Air, Water. 2010. Vol. 38, № 9. PP. 837–842. doi: 10.1002/clen.200900148
39. Mulla S.I., Talwar M.P., Bagewadi Z.K., Hoskeri R.S., Ninnekar H.Z. Enhanced degradation of 2-nitrotoluene by immobilized cells of *Micrococcus* sp. strain SMN-1 // Chemosphere. 2013. Vol. 90, № 6. PP. 1920–1924. doi: 10.1016/j.chemosphere.2012.10.030
40. Tvřzová L., Schumann P., Sedláček I., Páčová Z., Spröer C., Verbarg S., Kroppenstedt R.M. Reclassification of strain CCM 132, previously classified as *Kocuria*

- varians, as *Kocuria carniphila* sp. nov. // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2005. Vol. 55, № 1. PP. 139–142. doi: 10.1099/ijs.0.63304-0
41. Kovács G., Burghardt J., Pradella S., Schumann P., Stackebrandt E., Máriaiget K. *Kocuria palustris* sp. nov. and *Kocuria rhizophila* sp. nov., isolated from the rhizoplane of the narrow-leaved cattail (*Typha angustifolia*) // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 1999. Vol. 49, № 1. PP. 167–173. doi: 10.1099/00207713-49-1-167
42. Zhang G., Xian W., Yang J., Liu W., Jiang H., Li W. *Paracoccus gahaiensis* sp. nov. isolated from sediment of Gahai Lake, Qinghai-Tibetan Plateau, China // Archives of microbiology. 2016. Vol. 198. PP. 227–232. doi: 10.1007/s00203-015-1184-2
43. Xue H., Piao C.G., Guo M.W., Wang L.F., Li Y. *Paracoccus aerius* sp. nov., isolated from air // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2017. Vol. 67, № 8. PP. 2586–2591. doi: 10.1099/ijsem.0.001976
44. Gan X., Teng Y., Zhao L., Ren W., Chen W., Hao J., Luo Y. Influencing mechanisms of hematite on benzo (a) pyrene degradation by the PAH-degrading bacterium *Paracoccus* sp. strain HPD-2: insight from benzo (a) pyrene bioaccessibility and bacteria activity // Journal of hazardous materials. 2018. Vol. 359. PP. 348–355. doi: 10.1016/j.jhazmat.2018.07.070
45. Xu Y., Minhazul K.A., Wang X., Liu X., Li X., Meng Q., Sun B. Biodegradation of phthalate esters by *Paracoccus kondratievae* BJQ0001 isolated from Jiuqu (Baijiu fermentation starter) and identification of the ester bond hydrolysis enzyme // Environmental pollution. 2020. Vol. 263. P. 114506. doi: 10.1016/j.envpol.2020.114506
46. Zhu Q.H., Yang C.L., Luo X.X., Zhang L.L., Xia Z.F. *Microbacterium karelineae* sp. nov. isolated from a halophyte plant in the Taklamakan desert // International Journal of systematic and evolutionary microbiology. 2021. Vol. 71, № 2. P. 004629. doi: 10.1099/ijsem.0.004629
47. Li W.J., Chen H.H., Kim C.J., Park D.J., Tang S.K., Lee J.C., Jiang C.L. *Microbacterium halotolerans* sp. nov., isolated from a saline soil in the west of China // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2005. Vol. 55, № 1. PP. 67–70. doi: 10.1099/ijs.0.63239-0
48. Tuo L., Yan X.R., Li F.N., Bao Y.X., Shi H.C., Li H.Y., Sun C.H. *Brachybacterium endophyticum* sp. nov., a novel endophytic actinobacterium isolated from bark of *Scutellaria baicalensis* Georgi // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2018. Vol. 68, № 11. PP. 3563–3568. doi: 10.1099/ijsem.0.003032
49. Harboul K., Alouiz I., Hammani K., El-Karkouri A. Isotherm and kinetics modeling of biosorption and bioreduction of the Cr (VI) by *Brachybacterium paraconglomeratum* ER41 // Extremophiles. 2022. Vol. 26, № 3. P. 30. doi: 10.1007/s00792-022-01278-9
50. Buczolits S., Schumann P., Weidler G., Radax C., Busse H.J. *Brachybacterium muris* sp. nov., isolated from the liver of a laboratory mouse strain // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2003. Vol. 53. PP. 1955–1960. doi: 10.1099/ijs.0.02728-0
51. Takeuchi M., Fang C.X., Yokota A. Taxonomic study of the genus *Brachybacterium*: proposal of *Brachybacterium conglomeratum* sp. nov., nom. rev., *Brachybacterium paraconglomeratum* sp. nov., and *Brachybacterium rhamnsum* sp. nov. // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 1995. Vol. 45, № 1. PP. 160–168. doi: 10.1099/00207713-45-1-160
52. Pei S., Xie F., Niu S., Ma L., Zhang R., Zhang G. *Brevibacterium profundum* sp. nov., isolated from deep-sea sediment of the Western Pacific Ocean // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2020. Vol. 70, № 11. PP. 5818–5823. doi: 10.1099/ijsem.0.004483
53. Ali N., Dashti N., Al-Mailem D., Eliyas M., Radwan S. Indigenous soil bacteria with the combined potential for hydrocarbon consumption and heavy metal resistance // Environmental science and pollution research. 2012. Vol. 19. PP. 812–820. doi: 10.1007/s11356-011-0624-z

54. Gao L., Fang B.Z., Liu Y.H., Huang Y., Jiao J.Y., Li L., Li W.J. *Ornithinimicrobium sediminis* sp. nov., a novel actinobacterium isolated from a saline lake sediment // Archives of microbiology. 2022. Vol. 204, № 5. P. 277. doi: 10.1007/s00203-022-02898-7
55. De la Haba R.R., Arahal D.R., Sánchez-Porro C., Ventosa A. The family *Halomonadaceae* // *The Prokaryotes* / eds by E. Rosenberg, E.F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, F. Thompson. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. PP. 325–360. doi: 10.1007/978-3-642-38922-1_235
56. Gharibzadeh S.M.T., Razavi S.H., Mousavi S.M. Characterization of bacteria of the genus *Dietzia*: an updated review // Annals of microbiology. 2014. Vol. 64, № 1. PP. 1–11. doi: 10.1007/s13213-013-0603-3
57. Fathepure B.Z. Recent studies in microbial degradation of petroleum hydrocarbons in hypersaline environments // Frontiers in microbiology. 2014. Vol. 5. P. 173. doi: 10.3389/fmicb.2014.00173
58. СП 3.3686–21 «Санитарно-эпидемиологические требования по профилактике инфекционных болезней» от 28 января 2021 г.

References

1. Martínez GM, Pire C, Martínez-Espinosa RM. Hypersaline environments as natural sources of microbes with potential applications in biotechnology: the case of solar evaporation systems to produce salt in Alicante County (Spain). *Current research in microbial sciences*. 2022;3:100136. doi: 10.1016/j.crmicr.2022.100136
2. Nechaeva YI, Belkin PA, Plotnikova EG. Analysis of the of microbial communities structure in bottom sediments of a technogenic water reservoir (Berezniki, Perm krai). In: *Simbioz-Rossiya 2022 [Elektronnyy resurs]: sbornik statey XIII Mezhdunarodnoy konferentsii uchenykh-biologov (g. Perm', PGNIU, 24–25 oktyabrya 2022 g.)* [Symbiosis-Russia 2022 [Electronic resource]: collection of articles of the XIII International Conference of Biological Scientists (Perm, Perm State University, October 24–25, 2022)]. Perm: Perm State University Publ.; 2023. pp. 833-837. doi:10.17072/simbioz-2022-848-853. In Russian, English summary
3. Korsakova ES, Anan'ina LN, Nazarov AV, Bachurin BA, Plotnikova EG. Diversity of bacteria of the family *Halomonadaceae* at the mining area of the Verkhnekamsk salt deposit. *Microbiology*. 2013;82(2):249-252. doi: 10.1134/S0026261713020070
4. Pyankova AA, Plotnikova EG. Benzoate-degrading bacteria of the family *Halomonadaceae* isolated from a salt mining area: species diversity and analysis of the *benA* genes. *Microbiology*. 2022;91(1):91-103. doi: 10.1134/S0026261722010106
5. Plotnikova EG, Yastrebova OV, Korsakova ES, Pyankova AA, Anan'ina LN. Study of bacteria of the family *Micrococcaceae* degrading mono(poly)aromatic compounds promising for the development of biotechnologies for purification of industrial territories of the Perm region]. *Journal of the Perm Federal Research Centre*. 2022;2:47-55. doi: 10.7242/2658-705X/2022.2.5. In Russian
6. Yastrebova OV, Plotnikova EG. Phylogenetic diversity of bacteria of the family *Micrococcaceae* isolated from biotopes with different anthropogenic impact. *Bulletin of Perm University. Biology*. 2020;4:321-333. doi: 10.17072/1994-9952-2020-4-321-333. In Russian, English summary
7. Yastrebova OV, Plotnikova EG, Ananina LN, Demakov VA. Aerobic spore-forming bacteria from the region of salt mining // *Russian journal of ecology*. 2009;40:516-521. doi: 10.1134/S1067413609070108
8. Yastrebova OV, Pyankova AA, Plotnikova EG. Phthalate-degrading bacteria isolated from an industrial mining area and the processing of potassium and magnesium salts. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2019;55(4):397-404. doi: 10.1134/S000368381904015X
9. Thacharodi A, Hassan S, Singh T, Mandal R, Khan HA, Hussain MA, Pugazhendhi A. Bioremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons: an updated microbiological review. *Chemosphere*. 2023;328:138498. doi: 10.1016/j.chemosphere.2023.138498

10. Chattopadhyay S, Sachan S. Biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons and the impact of various genes for their enhanced degradation. *Letters in applied microbiology*. 2023;76(2):ovac062. doi: 10.1093/lambio/ovac069
11. Pfennig N, Biebl H. *Desulfuromonas acetoxidans* gen. nov. and sp. nov., a new anaerobic, sulfur-reducing, acetate-oxidizing bacterium. *Archives of Microbiology*. 1976;110(1):3-12. doi: 10.1007/BF00416962
12. Netrusov AI, Egorova MA, Zakharchuk LM. Praktikum po mikrobiologii: Ucheb. posobie dlya stud. vyssh. ucheb. zavedeniy [Workshops in microbiology: Practical guide for students]. Moscow: "Akademiya" Publ.; 2005. 608 p. In Russian
13. Ausubel FM, Brent R, Kingston RE, Moore DD, Seidman JG, Smith JA, Struhl K. Short Protocols in molecular biology. New York: Wiley; 1995. 900 p. doi: 10.1086/417163
14. Lane DJ. 16S/23S rRNA sequencing. In: *Nucleic acid techniques in bacterial systematics*. Stackebrandt E, Goodfellow M, editors. New York: John Wiley & Sons; 1991. pp. 115-175.
15. Tamura K, Stecher G, Kumar S. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular biology and evolution*. 2021;38(7):3022-3027. doi: 10.1093/molbev/msab120
16. The National Center for Biotechnology Information [Electronic resource]. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov> (accessed 14.07.2023).
17. EzBioCloud Database. Available at: <http://www.ezbiocloud.net> (accessed 14.07.2023).
18. List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature. Available at: <https://lpsn.dsmz.de> (accessed 14.07.2023).
19. Mandic-Mulec I, Stefanic P, van Elsas JD. Ecology of *Bacillaceae*. In: *The bacterial spore: from molecules to systems*. Driks A, Eichenberger P, editors. New York: Wiley; 2016. pp. 59-85. doi: 10.1128/9781555819323.ch3
20. Liu GH, Rao MPN, Chen QQ, Che JM, Shi H, Liu B, Li WJ. *Evansella halocellulosilytic* a sp. nov., an alkali-halotolerant and cellulose-dissolving bacterium isolated from bauxite residue. *Extremophiles*. 2022;26(2):19. doi: 10.1007/s00792-022-01267-y
21. Zhu WY., Yang L, Shi YJ, Mu CG, Wang Y, Kou YR, Tang SK. *Oceanobacillus halotolerans* sp. nov., a bacterium isolated from salt lake in Xinjiang province, north-west China. *Archives of microbiology*. 2020;202:1545-1549. doi: 10.1007/s00203-020-01865-4
22. Yongchang O, Xiang W, Wang G. *Oceanobacillus bengalensis* sp. nov., a bacterium isolated from seawater of the Bay of Bengal. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2015;108:1189-1196. doi: 10.1007/s10482-015-0573-5
23. OuYang YT, Li MM, Lv AP, Jin PJ, Liu L, Liu ZT, Wang S. *Oceanobacillus saliphilus* sp. nov., isolated from saline-alkali soil in Heilongjiang province, China. *Current microbiology*. 2022;79(10):301. doi: 10.1007/s00284-022-02997-0
24. Hirota K, Aino K, Nodasaka Y, Yumoto I. *Oceanobacillus indicireducens* sp. nov., a facultative alkaliphile that reduces an indigo dye. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2013;63(4):1437-1442. doi: 10.1099/ij.s.0.034579-0
25. Kumar AG, Rajan NN, Kirubakaran R, Dharani G. Biodegradation of crude oil using self-immobilized hydrocarbonoclastic deep sea bacterial consortium. *Marine pollution bulletin*. 2019;146:741-750. doi: 10.1016/j.marpolbul.2019.07.006
26. Joshi A, Thite S, Karodi P, Joseph N, Lodha T. *Alkalihalobacterium elongatum* gen. nov. sp. nov.: an antibiotic-producing bacterium isolated from Lonar Lake and reclassification of the genus *Alkalihalobacillus* into seven novel genera. *Frontiers in microbiology*. 2021;12:722369. doi: 10.3389/fmicb.2021.722369
27. Krishna P, Raghunathan S, Prakash J. Comparative genome analysis of *Alkalihalobacillus okhensis* Kh10-101^T reveals insights into adaptive mechanisms for halo-alkali tolerance. *3 Biotech*. 2021;11:1-18. doi: 10.1007/s13205-021-02999-y
28. Yumoto I, Yamaga S, Sogabe Y, Nodasaka Y, Matsuyama H, Nakajima K, Suemori A. *Bacillus krulwichiae* sp. nov., a halotolerant obligate alkaliphile that utilizes benzoate and m-hydroxybenzoate. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2003;53(5):1531-1536. doi: 10.1099/ij.s.0.02596-0

29. Hirota K, Nishita M, Matsuyama H, Yumoto I. *Paralkalibacillus indicireducens* gen., nov., sp. nov., an indigo-reducing obligate alkaliphile isolated from indigo fermentation liquor used for dyeing. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2017;67(10):4050-4056. doi: 10.1099/ijsem.0.002248
30. Wang S, Dong L, Zhao B, Zhang X, Xu S, Wu K, Wang H. *Salipaludibacillus keqinensis* sp. nov., a moderately halophilic bacterium isolated from a saline-alkaline lake. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2019;112:897-903. doi: 10.1007/s10482-018-01224-w
31. Chen YG, Zhang YQ, Wang YX, Liu ZX, Klenk HP, Xiao HD, Li WJ. *Bacillus neizhouensis* sp. nov., a halophilic marine bacterium isolated from a sea anemone. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2009;59(12):3035-3039. doi: 10.1099/ijse.0.009522-0
32. Patel S, Gupta RS. A phylogenomic and comparative genomic framework for resolving the polyphyly of the genus *Bacillus*: proposal for six new genera of *Bacillus* species, *Peribacillus* gen. nov., *Cytobacillus* gen. nov., *Mesobacillus* gen. nov., *Neobacillus* gen. nov., *Metabacillus* gen. nov. and *Alkalihalobacillus* gen. nov. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2020;70(1):406-438. doi: 10.1099/ijsem.0.003775
33. Tarasov K, Yakhnenko A, Zarubin M, Gangapshev A, Potekhina NV, Avtukh AN, Kravchenko E. *Cytobacillus pseudoceanisediminis* sp. nov., a novel facultative methylotrophic bacterium with high heavy metal resistance isolated from the deep underground saline spring. *Current microbiology*. 2023;80(1):31. doi: 10.1007/s00284-022-03141-8
34. Ningthoujam R, Satiraphan M, Sompongchaiyakul P, Bureekul S, Luadnakrob P, Pinyakong O. Bacterial community shifts in a di-(2-ethylhexyl) phthalate-degrading enriched consortium and the isolation and characterization of degraders predicted through network analyses. *Chemosphere*. 2023;310:136730. doi: 10.1016/j.chemosphere.2022.136730
35. López MC, Galán B, Carmona M, Llorens JMN, Peretó J, Porcar M, García JL. Xerotolerance: a new property in *Exiguobacterium* genus. *Microorganisms*. 2021;9(12):2455. doi: 10.3390/microorganisms9122455
36. Maroof L, Khan I, Hassan H, Azam S, Khan W. Microbial degradation of low density polyethylene by *Exiguobacterium* sp. strain LM-1K2 isolated from plastic dumped soil. *World journal of microbiology and biotechnology*. 2022;38(11):197. doi: 10.1007/s11274-022-03389-z
37. Dastager S, Krishnamurthi S, Rameshkumar N, Dharne M. The Family *Micrococcaceae*. In: *The prokaryotes*. Rosenberg E, DeLong EF, Lory S, Stackebrandt E, Thompson F, editors. Springer, Berlin, Heidelberg; 2014. pp. 455-498. doi: 10.1007/978-3-642-30138-4_168
38. Jegan J, Vijayaraghavan K, Senthilkumar R, Velan M. Naphthalene degradation kinetics of *Micrococcus* sp., isolated from activated sludge. *CLEAN–Soil, Air, Water*. 2010;38(9):837-842. doi: 10.1002/clen.200900148
39. Mulla SI, Talwar MP, Bagewadi ZK, Hoskeri RS, Ninnekar HZ. Enhanced degradation of 2-nitrotoluene by immobilized cells of *Micrococcus* sp. strain SMN-1. *Chemosphere*. 2013;90(6):1920-1924. doi: 10.1016/j.chemosphere.2012.10.030
40. Tvřzová L, Schumann P, Sedláček I, Páčová Z, Spröer C, Verbarg S, Kroppenstedt RM. Reclassification of strain CCM 132, previously classified as *Kocuria varians*, as *Kocuria carniphila* sp. nov. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2005;55(1):139-142. doi: 10.1099/ijse.0.63304-0
41. Kovács G, Burghardt J, Pradella S, Schumann P, Stackebrandt E, Máriaiget K. *Kocuria palustris* sp. nov. and *Kocuria rhizophila* sp. nov., isolated from the rhizoplane of the narrow-leaved cattail (*Typha angustifolia*). *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 1999;49(1):167-173. doi: 10.1099/00207713-49-1-167
42. Zhang G, Xian W, Yang J, Liu W, Jiang H, Li W. *Paracoccus gahaiensis* sp. nov. isolated from sediment of Gahai Lake, Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Archives of microbiology*. 2016;198:227-232. doi: 10.1007/s00203-015-1184-2

43. Xue H, Piao CG, Guo MW, Wang LF, Li Y. *Paracoccus aerius* sp. nov., isolated from air. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2017;67(8):2586-2591. doi: 10.1099/ijsem.0.001756
44. Gan X, Teng Y, Zhao L, Ren W, Chen W, Hao J, Luo Y. Influencing mechanisms of hematite on benzo (a) pyrene degradation by the PAH-degrading bacterium *Paracoccus* sp. strain HPD-2: insight from benzo (a) pyrene bioaccessibility and bacteria activity. *Journal of hazardous materials*. 2018;359:348-355. doi: 10.1016/j.jhazmat.2018.07.070
45. Xu Y, Minhazul KA, Wang X, Liu X, Li X, Meng Q, Sun B. Biodegradation of phthalate esters by *Paracoccus kondratievae* BJQ0001 isolated from Jiuqu (Baijiu fermentation starter) and identification of the ester bond hydrolysis enzyme. *Environmental pollution*. 2020;263:114506. doi: 10.1016/j.envpol.2020.114506
46. Zhu QH, Yang CL, Luo XX, Zhang LL, Xia ZF. *Microbacterium karelineae* sp. nov. isolated from a halophyte plant in the Taklamakan desert. *International Journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2021;71(2):004629. doi: 10.1099/ijsem.0.004629
47. Li WJ, Chen HH, Kim CJ, Park DJ, Tang SK, Lee JC, Jiang CL. *Microbacterium halotolerans* sp. nov., isolated from a saline soil in the west of China. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2005;55(1):67-70. doi: 10.1099/ijse.0.63239-0
48. Tuo L, Yan XR, Li FN, Bao YX, Shi HC, Li HY, Sun CH. *Brachybacterium endophyticum* sp. nov., a novel endophytic actinobacterium isolated from bark of *Scutellaria baicalensis* Georgi. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2018;68(11):3563-3568. doi: 10.1099/ijsem.0.003032
49. Harboul K, Alouiz I, Hammani K, El-Karkouri A. Isotherm and kinetics modeling of biosorption and bioreduction of the Cr(VI) by *Brachybacterium paraconglomeratum* ER41. *Extremophiles*. 2022;26(3):30. doi: 10.1007/s00792-022-01278-9
50. Buczolits S, Schumann P, Weidler G, Radax C, Busse HJ. *Brachybacterium muris* sp. nov., isolated from the liver of a laboratory mouse strain. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2003;53:1955-1960. doi: 10.1099/ijse.0.02728-0
51. Takeuchi M, Fang CX, Yokota A. Taxonomic study of the genus *Brachybacterium*: proposal of *Brachybacterium conglomeratum* sp. nov., nom. rev., *Brachybacterium paraconglomeratum* sp. nov., and *Brachybacterium rhamnosum* sp. nov. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 1995;45(1):160-168. doi: 10.1099/00207713-45-1-116
52. Pei S, Xie F, Niu S, Ma L, Zhang R, Zhang G. *Brevibacterium profundum* sp. nov., isolated from deep-sea sediment of the Western Pacific Ocean. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2020;70(11):5818-5823. doi: 10.1099/ijsem.0.004483
53. Ali N, Dashti N, Al-Mailem D, Eliyas M, Radwan S. Indigenous soil bacteria with the combined potential for hydrocarbon consumption and heavy metal resistance. *Environmental science and pollution research*. 2012;19:812-820. doi: 10.1007/s11356-011-0624-z
54. Gao L, Fang BZ, Liu YH, Huang Y, Jiao JY, Li L, Li WJ. *Ornithinimicrobium sediminis* sp. nov., a novel actinobacterium isolated from a saline lake sediment. *Archives of microbiology*. 2022;204(5):277. doi: 10.1007/s00203-022-02898-7
55. De la Haba RR, Arahal DR, Sánchez-Porro C, Ventosa A. The family *Halomonadaceae*. In: *The Prokaryotes*. Rosenberg E, DeLong EF, Lory S, Stackebrandt E, Thompson F, editors. Springer, Berlin, Heidelberg; 2014. pp. 325-360. doi: 10.1007/978-3-642-38922-1_235
56. Gharibzadeh SMT, Razavi SH, Mousavi SM. Characterization of bacteria of the genus *Dietzia*: an updated review. *Annals of microbiology*. 2014;64(1):1-11. doi: 10.1007/s13213-013-0603-3
57. Fathepure BZ. Recent studies in microbial degradation of petroleum hydrocarbons in hypersaline environments. *Frontiers in microbiology*. 2014;5:173. doi: 10.3389/fmicb.2016.00173
58. Санитарно-эпидемиологічні вимоги до профілактики інфекційних захворювань. Санітарно-епідеміологічні правила. SP 3.3686-21 [Sanitary and epidemiological requirements for the prevention of infectious diseases. Sanitary and epidemiological rules. SP 3.3686-21]. Moscow: Rospotrebnadzor. 2021.

Информация об авторах:

Нечаева Юлия Игоревна – инженер лаборатории микробиологии техногенных экосистем Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиала Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН (Пермь, Россия); аспирант Пермского государственного национального исследовательского университета (Пермь, Россия).

E-mail: ulia-2012@mail.ru

Алеев Владислав Сергеевич – инженер лаборатории микробиологии техногенных экосистем Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиала Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН (Пермь, Россия).

E-mail: v1.vvv132@yandex.ru

Шестакова Елена Анатольевна – ведущий инженер лаборатории микробиологии техногенных экосистем Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиала Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН (Пермь, Россия).

E-mail: shestakova.e@iegm.ru

Пьянкова Анна Александровна – м.н.с. лаборатории молекулярной иммунологии Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиала Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН (Пермь, Россия).

E-mail: annpjankva@mail.ru

Плотникова Елена Генриховна – д-р биол. наук, зав. лабораторией микробиологии техногенных экосистем Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН (Пермь, Россия); профессор кафедры ботаники и генетики растений Пермского государственного национального исследовательского университета (Пермь, Россия).

E-mail: peg_el@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Yulia I. Nechaeva, engineer of laboratory of microbiology of technogenic ecosystems, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS (Perm, Russian Federation); Postgraduate student of Perm State University (Perm, Russian Federation).

E-mail: ulia-2012@mail.ru

Vladislav S. Aleev, engineer of laboratory of microbiology of technogenic ecosystems, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS (Perm, Russian Federation).

E-mail: v1.vvv132@yandex.ru

Elena A. Shestakova, engineer of laboratory of microbiology of technogenic ecosystems, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS (Perm, Russian Federation).

E-mail: shestakova.e@iegm.ru

Anna A. Pyankova, junior researcher of laboratory of molecular immunology, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS (Perm, Russian Federation).

E-mail: annpjankva@mail.ru

Elena G. Plotnikova, doctor of biology, head of laboratory of microbiology of technogenic ecosystems, Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS (Perm, Russian Federation); Professor of the department of botany and plant genetics, Perm State University (Perm, Russian Federation).

E-mail: peg_el@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.08.2023;
одобрена после рецензирования 03.10.2023; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 25.08.2023;
approved after reviewing 03.10.2023; accepted for publication 18.03.2024.*

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.461: 582.948.25: 581.162

doi: 10.17223/19988591/65/3

Структура популяций и семенная продуктивность гетеростильного вида *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae)

Владимир Николаевич Годин¹, Григорий Константинович Ботов²

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия

² Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-2825-0437>, godinv@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7857-4616>, gk_botov@student.mpgu.edu

Аннотация. Изучены соотношение особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в 3 ценопопуляциях и семенная продуктивность гетеростильного многолетнего травянистого поликарпического короткокорневищного растения *Pulmonaria obscura*. Исследования проведены в условиях Московской области с 2020 по 2022 г. по общепринятым методикам. Соотношение особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в 3 ценопопуляциях *P. obscura* статистически значимо не отличается от 1:1. Это соотношение в течение трех лет наблюдений оставалось стабильным без флуктуаций. Число сформированных семян на одной особи варьировало от 29 до 79 и не зависело от типа цветка. При свободном опылении чаще всего в плодах образуются 1 или 2 семени (71,6–87,5% плодов в общей структуре семенной продуктивности). Наиболее успешное завязывание семян и плодов наблюдается при легитимном опылении коротко- и длинностолбчатых цветков. Для *P. obscura* характерна частичная самосовместимость: при иллегитимном опылении и самоопылении наблюдается завязывание немногочисленных плодов и семян. Показатели как потенциальной, так и реальной семенной продуктивности в расчете на цветок и особь у гетеростильного вида *P. obscura* статистически значимо не различаются, что способствует поддержанию равновесного соотношения форм в ценопопуляциях.

Ключевые слова: *Pulmonaria obscura*, Boraginaceae, гетеростилия, самонесовместимость, структура популяций, семенная продуктивность

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

Для цитирования: Годин В.Н., Ботов Г.К. Структура популяций и семенная продуктивность гетеростильного вида *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 52–70. doi: 10.17223/19988591/65/3

Population structure and seed set of heterostylous species *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae)

Vladimir N. Godin¹, Grigorii K. Botov²

¹ Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation

² Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-2825-0437>, godinv@yandex.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7857-4616>, gk_botov@student.mpgu.edu

Summary. Self-incompatibility in plants is the mechanism preventing autogamy and promoting xenogamy. The vast majority of heteromorphic species are heterostylous. Populations of distylous species include two types of plants, S-morph (with “thrum” flowers) and L-morph (with “pin” flowers). Since the first work on this special reproductive feature, many aspects of heterostyly have been studied: its distribution in flowering plants, flower morphology, inheritance patterns, the ratio of S-morphs and L-morphs in populations, seed sets of plants with different types of flowers, etc. Despite the long history of studying heterostyly, many of these features remain unclear or unexplored for many heterostylous species. In the genus *Pulmonaria*, distyly was first described and studied in detail in the species *Pulmonaria officinalis*, while *Pulmonaria obscura* Dumort (Unspotted Lungwort) has thus far not been studied regarding distyly. The latter is a perennial herbaceous polycarpic plant with a short rhizome. Fragmentariness and contradictory data on the ratio of S- and L-morphs in the plant populations led us to identify the structure of *Pulmonaria obscura* populations in Moscow Oblast and compare the seed sets of plants with different floral types.

The ratio of S- vs. L-morphs and the seed set of *P. obscura* were studied in Moscow Oblast from 2020 to 2022. The frequencies of plants with thrum and pin flowers were studied in three populations. In all populations, the number of generative S- and L-morphs was counted on 1-m-wide transects. In each population, the number of studied plants was at least 100. The ratio of S- vs. L-morphs was investigated over three years in all three populations. The study of seed set in *P. obscura* was carried out according to the generally accepted methods. The number of ovules and seeds per flower and plant and the percentage ratio between these indicators were estimated. The number of flowers/fruits in the inflorescence/infructescence, and the number of seeds in the fruit were counted on 60 plants (10 plants with different types of flowers from three populations). The crossing system in *P. obscura* was carried out by hand pollination applying the following kinds: 1) legitimate pollination, 2) illegitimate pollination, 3) autogamy. Ten S- and L-morphs were used in each case when counting seeds. All obtained data were processed by the methods of variation statistics. Analysis of the variability of morphological parameters was performed using descriptive statistics (minimum and maximum of the indicator), and range diagrams (mean value $\pm$ error of the means and standard deviation). A comparison of the obtained values of medians of traits in different populations was carried out using the standard Mann-Whitney U test. The ordination of samples from populations was performed using the method of principal components (PCA).

The ratio of plants with pin and thrum flowers in three populations of *P. obscura* did not deviate significantly from 1:1 and remained stable without noticeable fluctuations during the three years of observations (see Tables 1 and 2). Pin and thrum flowers of *P. obscura* and plants with different types of flowers, do not differ significantly (see Fig. 1). Such features of seed sets persisted during all three years of observations. The number of ovules and seeds per flower and per generative shoot is slightly higher in

thrum flowers, but these differences are not statistically significant. The average number of seeds was 1.6 pcs. in pin flowers and 1.8 pcs. in thrum ones (see Fig. 1). Both types of flowers are characterized by an average value of the seeds/ovules ratio (from 32.7 to 55.4%), which did not depend on the year of observation. The formation of 1 or 2 seeds per fruit is most common in both floral types (see Fig. 1). As a result, such kinds of coenobia account for 71.6-87.5% of fruits. Coenobia without seeds or, on the contrary, with 4 ones are extremely rare. The frequency of fruits from both floral types does not statistically differ if 0, 1, 2 or 4 seeds are set in them. Thrum flowers have more fruits with 3 seeds than pin ones: 21.1 and 5.8%, respectively (see Fig. 1 and Table 3). The arrangement of L- and S-morphs from different populations in the first two principal components (PCA) (see Fig. 2) did not reveal differences between them and between different plants of the three populations. The first principal component (PC1 = 33.2% of variance) is closely related positively to the number of flowers, number of ovules and seeds per plant and negatively to the number of fruits that do not set seeds. The second principal component (PC2 = 27.9% of variance) correlates positively with the seeds/ovules ratio and the number of fruits with 3 seeds, and negatively with the number of fruits with 1 seed. The largest number of seeds and fruits was set in L- and S-morphs as a result of legitimate pollination (see Tables 3 and 4). In this type of pollination, the most common kind is fruits with 4 seeds. As a result of illegitimate pollination and autophily, few seeds are set and a small number of fruits are formed in L- and S-morphs (see Tables 3 and 4). In these kinds of crossings, two types of fruits are formed: some do not contain seeds, and the second sets contain 1 seed. The number of ovules and seeds in pin and thrum flowers of *P. obscura*, and S- and L-morphs, do not differ significantly, which contributes to maintaining an equal ratio of morphs in populations. The number of ovules and seeds per flower and plant in *P. obscura* did not differ statistically, which contributed to maintaining an equilibrium ratio of forms in the studied populations. For this study, *Pulmonaria obscura* appears to be characterized by partial self-compatibility: few fruits and seeds are set in the case of illegitimate pollination and autophily.

The article contains 5 Tables, 44 References.

Keywords: *Pulmonaria obscura*, Boraginaceae, heterostyly, self-incompatibly, population structure, seed set

Funding: The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS № AAAA-A21-121011290026-9

For citation: Godin VN, Botov GK. Population structure and seed set of heterostylous species *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:52-70. doi: 10.17223/19988591/65/3

Введение

Самонесовместимость у растений – один из механизмов, препятствующих автогамии и способствующих ксеногамии. Выделяются две группы самонесовместимых видов: гомоморфные (все цветки самонесовместимой популяции идентичны) и гетероморфные (цветки в самонесовместимой популяции различаются морфологически). Большинство гетероморфных видов характеризуется наличием гетеростилии [1–2]. Популяции гетеростильных растений включают два (дистилия) или три (тристилия) типа особей, образующих цветки, которые различаются длиной тычинок и столбиков и, соот-

ветственно, положением пыльников и рылец [3]. Популяции дистильных видов включают особи с коротко- и длинностолбчатыми цветками. В настоящее время гетеростилия выявлена у 199 родов из 28 семейств цветковых растений [2, 4].

Начиная с первых работ по гетеростилии [5, 6], изучены многие ее особенности: распространение у цветковых растений, морфология цветков, характер наследования, соотношение особей с разными типами цветков в популяциях, их семенная продуктивность и др. [1, 3, 4, 7, 8–10]. Несмотря на длительную историю изучения гетеростилии, многие из этих характеристик остаются неясными или неизученными для большинства гетеростильных видов [11].

Соотношение особей с разными флоральными типами обычно постоянно у гетеростильных видов [6, 7, 12]. У дистильных видов соотношение особей с разными типами цветков часто составляет 1:1. Однако констатированы неоднократные случаи неравного соотношения. По сведениям разных авторов, в популяциях дистильных видов встречаются все три возможных варианта: равное или с преобладанием одной из форм [9, 10, 13–15]. При наличии интенсивного вегетативного размножения в популяциях ди- и тристильных видов часто наблюдается сильное отклонение в соотношении морф от теоретически ожидаемых 1:1 или 1:1:1 [16, 17].

На примере целого ряда видов с разностолбчатостью показано, что существует связь между структурой их популяций и способом поддержания популяций [16–18]. Например, в большинстве изученных популяций *Pulmonaria officinalis* L., у которой преобладает семенное возобновление, доминировали особи с длинностолбчатыми цветками [19–22]. Авторы связывают это с более высокой семенной продуктивностью длинностолбчатых цветков в сравнении с короткостолбчатыми. Особенно сильное влияние различий в семенной продуктивности на соотношение особей с разными флоральными формами проявлялось в небольших по размеру и численности популяциях, в которых намного чаще наблюдалось неравное соотношение особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками.

В сем. Boraginaceae описано 12 родов с дистилией: *Pulmonaria* L., *Lithospermum* L., *Lithodora* Griseb., *Amsinckia* Lehm. и др. [23, 24]. Из представителей рода *Pulmonaria* дистилия впервые была описана и подробно исследована у *P. officinalis* [5, 6]. В настоящее время к этому роду относится 18 видов за исключением одного вида (*Pulmonaria cesatiana* (Fenzl & Friedr.) Selvi, Bigazzi, Hilger & Papini), которые обладают гетеростильными цветками [24]. *Pulmonaria obscura* Dumort. (медуница неясная, или темная) в этом отношении почти не изучена. Это многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение [25]. Ареал вида охватывает почти всю европейскую часть России, Прибалтику, Крым, запад Западной Сибири, Скандинавию, Среднюю и Атлантическую Европу, север Средиземноморья [26]. *P. obscura* обычна в снытевых, осоково-снытевых, осоковых и зеленчуковых дубравах и производных липняках [27]. *P. obscura* относится к вегетативно-малоподвижным видам, и поддержание ее популяций осуществляется преимущественно семенным путем [25].

Предыдущие исследования показали, что благодаря наличию гетеростилии, синхронному суточному ритму цветения коротко- и длинностолбчатых цветков, формированию большого числа пыльцевых зерен в обоих типах цветков и существованию системы самонесовместимости у *P. obscura* преобладает перекрестное опыление между разными флоральными типами [28]. Однако сведения о структуре популяций и семенной продуктивности *P. obscura* крайне немногочисленны. Из литературы следует, что в трех популяциях выявлено равное соотношение особей с разными типами цветков [29, 30], в одной преобладала длинностолбчатая форма [31], в другой – короткостолбчатая [29]. Согласно данным J.M. Olesen [30], в плодах, сформированных из коротко- и длинностолбчатых цветков *P. obscura*, образуется сходное число семян – 2,1 и 2,3 шт. соответственно. Фрагментарность и противоречивые сведения о соотношении гетеростильных особей в популяциях предопределили цель данной работы – выявление структуры ценопопуляций *Pulmonaria obscura* в Московской области и сравнение семенной продуктивности особей с разными флоральными типами.

Материалы и методики исследования

Соотношение особей с разными типами цветков и семенная продуктивность *P. obscura* изучены в естественных условиях Московской области с 2020 по 2022 г. Частоты особей, образующих коротко- и длинностолбчатые цветки, исследованы в трех ценопопуляциях. В каждой ценопопуляции закладывали трансекты шириной 1 м и подсчитывали число генеративных особей, несущих разные флоральные типы. Длина трансекты варьировала от 20 м (ценопопуляции 2 и 3) до 50 м (ценопопуляция 1). В каждой ценопопуляции число проанализированных особей было не менее 100. Во всех ценопопуляциях изучена динамика соотношения особей с разными типами цветков в течение трех лет. Оценка частот половых фенотипов проведена с учетом рекомендаций R.R. Sokal и F.J. Rohlf [34], при этом определяли среднее значение частот особей с разными флоральными типами и его ошибку. Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в ценопопуляциях использован критерий G. Величина G распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы вычисляется по формуле: $df = (k - 1) * (l - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП; l – число фенотипов.

1. Московская область, Истринский р-н, окр. с. Павловская Слобода. 55°47'53,4"N 37°04'55,9"E. Еле-сосняк зеленчуково-волосистоосоковый. Общее проективное покрытие (ОПП) – 70%, проективное покрытие вида (ППВ) – 3%. Доминанты травяного покрова: *Carex pilosa* Scop., *Galeobdolon luteum* Huds., *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L.

2. Московская область, городской округ Мытищи, окр. п. Нагорное. 55°54'19,5"N 37°36'57,0"E. Липо-ельник медуницево-зеленчуковый. ОПП – 95%, ППВ – 20%. Доминанты травяного покрова: *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Ajuga reptans* L., *Aegopodium podagraria*.

3. Московская область, Одинцовский городской округ, окр. г. Одинцово. 55°41'43,6"N 37°15'48,8"E. Дубо-липо-ельник зеленчуково-волосистоосоковый. ОПП – 60%, ППВ – 10%. Доминанты травяного покрова: *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Pulmonaria obscura*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth.

Изученные ценопопуляции различались плотностью особей *P. obscura*: в ценопопуляции 1 данный вид имел минимальную плотность (2,1 особи на 1 м²), в ценопопуляции 2 – максимальную (10,3 шт./м²), в ценопопуляции 3 – промежуточную (5,6 шт./м²).

Изучение семенной продуктивности *P. obscura* проведено по общепринятой методике [32, 33]. Из показателей семенной продуктивности оценивали потенциальную семенную продуктивность (число семязачатков на цветок и особь), реальную семенную продуктивность (число завязавшихся семян на цветок и особь), процентное соотношение между этими показателями – процент завязывания семян (процент плодоцветения). Для этого на 60 модельных особях (по 10 особей с разными типами цветков из трех ценопопуляций) подсчитывали число цветков и плодов в соцветии, число семян в плоде. Учет числа завязавшихся плодов осуществляли в фазу начала их созревания, когда нет потерь от осыпания и хорошо отличаются сформированные семена от недоразвитых. Для представителей сем. Boraginaceae характерны плоды ценобии, состоящие из четырех односемянных мерикарпиев – эремов. Далее по тексту для единообразия использованы термины «семя» и «плод».

Во время цветения *P. obscura* проведены наблюдения над частотой и численностью насекомых-опылителей, посещающих ее цветки. Отмечали число посещений насекомыми этикетированных цветков за период их функционирования (4–5 дней) и их систематическую принадлежность.

Для изучения системы скрещивания у *P. obscura* проводили следующие варианты искусственного опыления. В каждом варианте при подсчете семян использовали по 10 особей, несущих разные типы цветков.

1. Легитимное опыление. Проводили скрещивание кастрированных коротко- и длинностолбчатых цветков пылью особей с противоположным типом цветков. Перед скрещиванием с модельных растений удаляли все цветки, оставляя только бутоны, и помещали растения под пергаментные изоляторы. За день до скрещивания кастрировали цветки. Заблаговременное удаление тычинок из цветков связано с тем, что пыльники начинают растрескиваться, когда цветок находится в стадии рыхлого бутона. Тем самым исключается вероятность попадания собственной пыли на рыльце. Утром следующего дня переносили пыльцу на рыльца из цветков противоположного типа. Цветки до полного созревания семян оставляли под изолятором.

2. Иллегитимное опыление. Скрещивание кастрированных коротко- и длинностолбчатых цветков пылью особей с таким же типом цветков. В этом варианте опыта за день до скрещивания кастрировали цветки. Заблаговременное удаление тычинок из цветков связано с тем, что пыльники начинают растрескиваться, когда цветок находится в стадии рыхлого бутона. Тем самым исключается вероятность попадания собственной пыли

на рыльце. Пыльцу короткостолбчатых цветков одних растений переносили на рыльца кастрированных короткостолбчатых цветков других растений. Аналогичным образом поступали с длинностолбчатыми цветками. Опыленные цветки изолировали до полного созревания семян.

3. Самоопыление. Соцветия с некастрированными коротко- и длинностолбчатыми цветками до их раскрытия опыляли собственной пылью и помещали под пергаментные изоляторы.

Все варианты искусственного опыления проводили в первой половине цветения вида. Поэтому использованы в качестве доноров пыльцы цветки, расположенные в основании соцветия и, соответственно, раскрывающиеся раньше. Смесь пыльцы таких цветков в первый их день цветения хранилась в стеклянной таре при температуре 3–5°C. Фертильность хранящейся пыльцы проверялась в лабораторных условиях при помощи окрашивания ацетокармином. В качестве цветков-реципиентов использованы цветки, формирующиеся преимущественно в средней и верхней частях соцветия.

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики [34]. Предварительный анализ выборок из каждой ценопопуляции при помощи медианных коэффициентов асимметрии и эксцесса показал, что большая часть изученных параметров имела статистически значимое отличие от нормального распределения. Поэтому в дальнейшем анализ данных проводили с помощью таких порядковых статистических показателей, как медиана признака, стандартная ошибка медианы, медианные асимметрия и эксцесс [35]. Например, для таких показателей семенной продуктивности, как число семян на плод, число цветков, семязачатков и плодов на генеративный побег и особь, вычисленные значения медианных асимметрии и эксцесса варьировали от –0,41 до –0,20 и от 0,19 до 0,89 (для нормального распределения оба эти коэффициента равны 0). Сравнение медиан проводили с помощью стандартного критерия t-Стюдента. Сравнение показателей семенной продуктивности в разные годы исследования в каждой ценопопуляции, а также из разных ценопопуляций отдельно для двух типов особей не выявило существенных различий между ними, поэтому выборки были объединены для получения обобщенной характеристики. Например, не выявлена статистическая значимость различий по числу семязачатков ($t = 1,232$, $p = 0,172$) и семян ($t = 1,434$, $p = 0,144$) в расчете на цветок, генеративный побег (по числу семязачатков $t = 0,878$, $p = 0,236$, по числу семян $t = 0,402$, $p = 0,363$) и особь (по числу семязачатков $t = 1,661$, $p = 0,119$, по числу семян $t = 1,280$, $p = 0,164$) из ценопопуляций с разной плотностью *P. obscura*. Сравнение частот плодов с разным числом завязавшихся семян осуществляли с помощью критерия хи-квадрат (χ^2).

Все данные были обработаны в программе Statistica 10.0 (Statsoft Inc., Tulsa, OK, USA) и Microsoft® Excel for Mac (version 16.66.1).

Результаты исследования

Соотношение особей с разными типами цветков в ценопопуляциях.
Соотношение особей с разными типами цветков в трех ценопопуляциях

P. obscura статистически значимо не отличается от 1:1 (табл. 1). Доля особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в одной и той же ценопопуляции не претерпевала заметных изменений в течение трех лет наблюдений: соотношение особей с разными типами цветков оставалось стабильным (табл. 2).

Таблица 1 [Table 1]

Структура изученных ценопопуляций *Pulmonaria obscura* в Московской области в 2020 г.
[Population structure of *Pulmonaria obscura* in the Moscow region in 2020]

Номер ценопопуляции [No population]	Число изученных особей, шт. [No individuals, pcs]	Особь с короткостолбчатыми цветками, % [Individuals with thrum flowers, %]	Особь с длинностолбчатыми цветками, % [Individuals with pin flowers, %]	G	p
1	200	49,0 ± 3,6	51,0 ± 3,6	0,020	0,887
2	165	51,5 ± 3,9	48,5 ± 3,9	0,152	0,697
3	135	51,1 ± 4,3	48,9 ± 4,3	0,067	0,796

Примечание. Участие половых форм представлено в виде $M \pm m$, где M – среднее арифметическое значение признака; m – его ошибка; G – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм.

[Note. M - mean value; m - mean error, G - G test].

Семенная продуктивность особей с разными типами цветков. Статистическая значимость различий по всем изученным показателям семенной продуктивности (табл. 3) коротко- и длинностолбчатых цветков *P. obscura*, а также особей, образующих эти типы цветков, не выявлена. Такие особенности семенной продуктивности сохранялись в течение всех трех лет наблюдений. Так, число сформированных семян на одной особи варьировало от 29 до 79 и не зависело от типа цветка. Потенциальная и реальная семенная продуктивность в расчете как на цветок, так и на генеративный побег и особь немного выше у короткостолбчатых цветков, но эти различия не существенны. При свободном опылении оба типа особей характеризуются средним значением процента плодоцветения (от 32,7 до 55,4%), что не зависело от года наблюдения.

Структура семенной продуктивности. При свободном опылении у обоих флоральных типов наиболее распространенный вариант – образование 1 или 2 семян в плоде (см. табл. 3). В результате такие варианты плодов составляют 71,6–87,5%. Крайне редко встречаются плоды с незавязавшимися семенами или, наоборот, с 4 сформированными семенами. Частоты встречаемости плодов от обоих флоральных типов статистически значимо не различаются, если в них формируется 0 ($\chi^2 = 0,168$, $p = 0,682$), 1 ($\chi^2 = 0,562$, $p = 0,453$), 2 ($\chi^2 = 0,040$, $p = 0,842$) или 4 семени ($\chi^2 = 0,562$, $p = 0,453$). Короткостолбчатые цветки образуют существенно больше плодов, в которых завязалось 3 семени, чем длинностолбчатые цветки: 21,1 и 5,8% соответственно ($\chi^2 = 5,376$, $p = 0,020$) (табл. 4).

Таблица 2 [Table 2]

**Структура изученных ценопопуляций *Pulmonaria obscura*
в разные годы исследования**
[Population structure of *Pulmonaria obscura* in the different years of study]

Год исследования [Year]	Число изученных особей, шт. [No individuals, pcs]	Особи с короткостолбчатыми цветками, % [Individuals with thrum flowers, %]	Особи с длинностолбчатыми цветками, % [Individuals with pin flowers, %]	G	p
П 1 [Population 1]					
2020	200	49,0	51,0	0,008	0,996
2021	179	49,2	50,8		
2022	182	49,5	50,5		
ЦП 2 [Population 2]					
2020	165	51,5	48,5	0,211	0,900
2021	159	50,9	49,1		
2022	167	49,1	50,9		

Примечание. G – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм.
[Note. G - G test].

Таблица 3 [Table 3]

**Показатели семенной продуктивности *Pulmonaria obscura*
при свободном опылении**
[Fruits set in *Pulmonaria obscura* under free pollination]

Показатель [Signs]	Тип цветка [Type of flower]	Min–Max	Me ± m	p
Число семязачатков на цветок, шт. [No ovules per flower, pcs.]	К [thrum]	4	4	–
	Д [pin]	4	4	
Число семян на плод, шт. [No seeds per fruit, pcs.]	К [thrum]	0–4	2,0 ± 0,3	–
	Д [pin]	0–4	2,0 ± 0,3	
Число цветков на генеративном побеге, шт. [No flowers on generative shoot, pcs.]	К [thrum]	13–20	14,0 ± 1,4	0,689
	Д [pin]	9–16	13,0 ± 2,0	
Число семязачатков на генеративном побеге, шт. [No ovules on generative shoot, pcs.]	К [thrum]	48–84	56,0 ± 5,8	0,690
	Д [pin]	32–68	52,0 ± 8,1	
Число плодов на генеративном побеге, шт. [No fruits on generative shoot, pcs.]	К [thrum]	11–20	13,0 ± 1,7	0,705
	Д [pin]	8–17	12,0 ± 2,0	
Число семян на генеративном побеге, шт. [No seeds on generative shoot, pcs.]	К [thrum]	16–39	30,0 ± 4,9	0,103
	Д [pin]	14–28	20,0 ± 3,5	
Число генеративных побегов, шт. [No generative shoots, pcs.]	К [thrum]	1–3	2,0 ± 0,3	–
	Д [pin]	1–3	2,0 ± 0,3	
Число семязачатков на особь, шт. [No ovules per individual, pcs.]	К [thrum]	96–168	112,0 ± 11,6	0,689
	Д [pin]	64–136	104,0 ± 16,2	
Число семян на особь, шт. [No seeds per individual, pcs.]	К [thrum]	33–79	60,0 ± 9,8	0,101
	Д [pin]	29–57	40,0 ± 6,9	
Плодоцветение, % [Fruit set, %]	К [thrum]	32,7–55,4	46,4 ± 5,8	0,384
	Д [pin]	38,5–43,8	41,2 ± 1,2	

Примечание. Участие половых форм представлено в виде Me ± m, где Me – медиана признака; m – ее ошибка.
[Note. Me - median value; m - median error].

Насекомые-опылители. На цветках данного вида отмечены насекомые двух отрядов: чешуекрылые и перепончатокрылые. Состав посетителей цветков *P. obscura* сильно зависел от погодных условий. Чешуекрылые (бабочки) фиксировались на цветках только в теплые дни и посещали обычно не более 1–3 цветков на одном растении. В связи с довольно прохладной погодой (температура в дневные часы на уровне травостоя 12–16°C) лет перепончатокрылых (разные виды шмелей) был непродолжителен (с 12 до 18 ч). Число посещений шмелями одного цветка за период его жизни (4–5 дней) составило в среднем 12. Как правило, шмель, садившийся на растение, посещал все цветки, начиная с только что раскрывшихся и заканчивая самыми старыми. Часто наблюдалось опадение венчика цветка под тяжестью тела шмеля.

Искусственное опыление цветков. Разные варианты искусственного опыления отличаются от свободного опыления как по показателям, так и по структуре семенной продуктивности (табл. 4, 5). Наибольшее число семян и плодов завязывалось у особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в результате легитимного опыления. При этом варианте опыта наблюдалось образование только двух типов плодов: с 3 и 4 семенами, последний из которых преобладал. Кроме того, все искусственно опыленные цветки на особях сформировали плоды (плодоцветение составило 100%). При illegitimном опылении и самоопылении у особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками происходит завязывание немногочисленных семян и образование небольшого числа плодов. В этих вариантах опыта формируются два типа плодов: одни не содержат семян, вторые включают 1 семя. Наблюдаются различия между флоральными типами при illegitimном опылении: у длинностолбчатых цветков число сформированных плодов с 1 семенем статистически значимо выше, чем у короткостолбчатых цветков ($\chi^2 = 12,350$, $p < 0,0004$). Процент плодоцветения при illegitimном опылении короткостолбчатых цветков и самоопылении обоих флоральных типов ниже (5–18%), чем при свободном опылении. Напротив, процент плодоцветения при свободном опылении и при illegitimном опылении длинностолбчатых цветков близок: 40,8 и 37% соответственно. При изоляции как коротко-, так и длинностолбчатых цветков не наблюдалось формирование семян.

Таблица 4 [Table 4]

Структура семенной продуктивности *Pulmonaria obscura* при разных вариантах опыления
[Structure of seed set in *Pulmonaria obscura* under different pollination conditions]

Способ опыления [Mode of pollination]	Плоды, % [Fruits, %]				
	0 семян [0 seeds]	1 семя [1 seed]	2 семени [2 seeds]	3 семени [3 seeds]	4 семени [4 seeds]
Свободное опыление [Free pollination]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	4,9	36,8	34,8	21,1	2,4
Длинностолбчатых цветков [pin]	2,6	45,9	41,6	5,8	4,1
Легитимное опыление [Legitimate pollination]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	0	0	0	3,7	96,3
Длинностолбчатых цветков [pin]	0	0	0	4,1	95,9

Способ опыления [Mode of pollination]	Плоды, % [Fruits, %]				
	0 семян [0 seeds]	1 семя [1 seed]	2 семени [2 seeds]	3 семени [3 seeds]	4 семени [4 seeds]
Иллегитимное опыление [Illegitimate pollination]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	68,1	31,9	0	0	0
Длинностолбчатых цветков [pin]	8,4	91,6	0	0	0
Самоопыление [Self-pollination]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	85,2	14,8	0	0	0
Длинностолбчатых цветков [pin]	66,8	33,2	0	0	0
Изоляция [Isolation]					
Короткостолбчатых цветков [thrum]	100	0	0	0	0
Длинностолбчатых цветков [pin]	100	0	0	0	0

Таблица 5 [Table 5]

**Показатели семенной продуктивности *Pulmonaria obscura*
при разных вариантах опыления**
[Fruits set in *Pulmonaria obscura* under different pollination conditions]

Способ опыления [Mode of pollination]	Число цветков [Number of flowers]	Число семян [Number of seeds]	% плодуще- сти [Fruit set, (%)]
Свободное опыление [Free pollination]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	136	210	34,6
Длинностолбчатых цветков [pin]	141	276	40,8
Легитимное опыление [Legitimate pollination]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	133	479	100
Длинностолбчатых цветков [pin]	139	500	100
Иллегитимное опыление [Illegitimate pollination]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	143	8	18
Длинностолбчатых цветков [pin]	151	31	37
Самоопыление [Self-pollination]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	146	2	5
Длинностолбчатых цветков [pin]	149	5	9
Изоляция [Isolation]			
Короткостолбчатых цветков [thrum]	137	0	0
Длинностолбчатых цветков [pin]	145	0	0

Обсуждение результатов исследования

Виды рода *Pulmonaria* характеризуются наличием гетероморфной самонесовместимости [36]. Как и у большинства других дистильных видов, у близкородственного вида *Pulmonaria officinalis* семена могут образовываться теоретически только в результате опыления между коротко- и длинностолбчатыми цветками [1]. Впервые это было выявлено F. Hildebrand [5]. Однако Ch. Darwin [6] обнаружил, что некоторые растения *P. officinalis* с длинностолбчатыми цветками могли завязывать семена в результате самоопыления. Позднее R. Brys et al. [19, 20] выявили разную степень самосовместимости у *P. officinalis*: особи с длинностолбчатыми цветками характеризуются более высокой самосовместимостью, чем с короткостолбчатыми цветками. Сходные данные были получены и для других видов семейства

Boraginaceae: *Pulmonaria affinis* Jord. [37] и *Anchusa officinalis* L. [38]. У *P. obscura* плоды и семена образуются преимущественно в результате легитимного опыления между разными типами цветков. Тем не менее у *P. obscura* возможно завязывание плодов при опылении пылью цветков такого же типа (иллегитимное опыление или самоопыление). Таким образом, *P. obscura*, как и другие виды этого рода, характеризуется наличием частичной самосовместимости. Наши исследования показали, что при этом более высокой степенью самосовместимости обладают длинностолбчатые цветки по сравнению с короткостолбчатыми. Возможно, это связано с тем, что в длинностолбчатых цветках из-за пространственного расположения пыльников и рылец (реципрокная гермогамия) невозможно опыление собственной пылью. Наоборот, в короткостолбчатых цветках обильная собственная пыльца [28] может под действием гравитации при посещении цветков насекомыми оказываться на собственном рыльце. Поэтому в этих цветках отмечается более высокая степень самонесовместимости как механизм, предотвращающий автогамию. Однако оба типа цветков не образовывали плодов и семян при изоляции соцветий *P. obscura*. Отсутствие каких-либо воздействий на цветок, способствующих гравитационной автогамии, приводит к невозможности переноса пыльцы в пределах как короткостолбчатых, так и длинностолбчатых цветков. Перенос пыльцы под действием силы тяжести зафиксирован у разных таксонов цветковых растений, но наиболее часто упоминается у представителей семейств *Ariaceae*, *Ericaceae* и *Lamiaceae* [41–44]. Главное условие осуществления гравитационной автогамии в цветках – отсутствие системы самонесовместимости и взаимное пространственное расположение рылец и пыльников: последние должны располагаться выше рылец.

Изучение особенностей завязывания семян в 35 популяциях *P. officinalis* [20] показало, что семенная продуктивность в расчете на цветок значительно возрастала с увеличением плотности особей в популяции и была значительно выше у особей с длинностолбчатыми цветками, чем у особей с короткостолбчатыми (в среднем $2,38 \pm 0,06$ и $1,44 \pm 0,07$ соответственно). У *P. officinalis* средняя семенная продуктивность в расчете на цветок у особей с короткостолбчатыми цветками значительно снижалась с уменьшением размера популяции, в то время как завязывание семян несущественно зависит от площади популяции у особей с длинностолбчатыми цветками. Нами не выявлено зависимости между показателями семенной продуктивности и плотностью особей в изученных ценопопуляциях *P. obscura*. Как при высокой, так и при низкой плотности особей этого вида число семян в расчете на цветок у обоих типов особей статистически значимо не различалось. К сожалению, отсутствует информация о характере пространственного размещения особей *P. officinalis* в изученных популяциях. Особи *P. obscura* как при высокой, так и при низкой плотности особей в проанализированных нами сообществах располагались равномерно, без каких-либо скоплений особей с одним типом цветков. Это свидетельствует о том, что даже при низкой плотности особей вида возможно успешное завязывание плодов и семян. *P. obscura* относится к растениям, цветущим рано весной, когда сильно снижена конкуренция между цветущими растениями за опылителей

и посетителей. В результате даже немногочисленные насекомые способствуют успешному опылению цветков этого вида при низкой плотности особей *P. obscura* в ценопопуляциях.

Равное соотношение разных типов особей у гетеростильных растений обусловлено генетическими механизмами наследования, если в популяциях преобладает перекрестное опыление между ними и семенная продуктивность обоих типов особей не различается [7, 12]. Кроме того, выявлено, что одинаковая частота особей в популяциях с разными флоральными типами способствует наиболее эффективной системе скрещивания у гетеростильных растений [39]. *P. obscura* изучена в разных типах лесов (хвойных и смешанных) и во всех трех ценопопуляциях выявлено равное соотношение разных типов особей. Хотя специальный генетический анализ *P. obscura* нами не проводился, косвенно можно допустить характер наследования гетеростилии у этого вида. Равное соотношение особей с флоральными типами в ценопопуляциях и отсутствие различий в семенной продуктивности позволяют предположить, что у *P. obscura* гетеростилия наследуется так же, как и у близкого вида *P. officinalis* [11]. У *P. officinalis* гетеростилия контролируется одним локусом и двумя аллелями (*Ss* – короткостолбчатая форма и *ss* – длинностолбчатая), при этом *S* – доминантный аллель. Таким образом, как и у *P. officinalis*, расщепление особей в потомстве от перекрестного опыления между разными формами цветков будет 1:1 [40].

Сравнение полученных нами данных по семенной продуктивности особей *P. obscura* с разными флоральными типами и сведений из литературы показывает следующее. В условиях Московской области образуется меньше семян в расчете на плод у обоих вариантов цветков, чем на территории Бельгии [30]. Возможно, это связано с тем, что, по данным J.M. Olesen, цветки *P. obscura* активно посещаются широким кругом насекомых, в основном разными видами *Bombus*, известных как отличные опылители. По нашим наблюдениям, цветки *P. obscura* также посещаются, главным образом, разными видами шмелей, но их активность и частота посещений значительно ниже.

J.M. Olesen [30] не описал структуру семенной продуктивности изученных им популяций *P. obscura*. Тем не менее можно предположить причину довольно большой редкости у данного вида в Московской области плодов с 3 и 4 сформированными семенами при свободном опылении. Скорее всего, это обусловлено временем цветения и опыления *P. obscura*, приходящимся на середину апреля или начало мая. В это время года погодные факторы крайне изменчивы и в целом мало благоприятны для посещения цветков большим числом и широким кругом насекомых-опылителей и посетителей. В результате на рыльца переносится недостаточное число пыльцевых зерен, чтобы произошло оплодотворение сразу во всех четырех семязачатках завязи. Как следствие этого, довольно низкий процент плодоцветения (см. табл. 3) и более широкий спектр плодов по числу сформированных семян в сравнении с искусственным легитимным опылением (см. табл. 4). При проведенном искусственном легитимном опылении на рыльца попадало большее число пыльцевых зерен, в результате чего формировались преимущественно плоды с 4 семенами (см. табл. 4, 5).

Отсутствие различий в семенной продуктивности особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками, по нашему мнению, – одна из основных причин равного соотношения этих особей в изученных нами ценопопуляциях. Только по одному параметру выявлены различия между плодами от разных типов цветков: короткостолбчатые цветки образуют больше плодов, в которых завязалось 3 семени, чем длинностолбчатые цветки. Однако на общей семенной продуктивности особей с разными типами цветков это совершенно не сказалось (см. табл. 3): доля плодов с 3 семенами незначительна в общей семенной продуктивности данного вида. Некоторыми исследователями [25, 30] показано, что преобладающий способ поддержания популяций – семенной у *P. obscura*. Можно предполагать, что имеющееся вегетативное размножение будет примерно одинаковым у особей с двумя типами цветков и поэтому не будет вносить каких-либо изменений в соотношение разных типов особей.

Выводы

1. Соотношение особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками в изученных трех ценопопуляциях *P. obscura* статистически значимо не отличается от 1:1 и в течение трех лет наблюдений оставалось стабильным без заметных изменений.

2. Число сформированных семян на одной особи варьировало от 29 до 79 и не зависело от типа цветка. При свободном опылении чаще всего в плодах образуются 1 или 2 семени (71,6–87,5% плодов в общей структуре семенной продуктивности).

3. Показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности коротко- и длинностолбчатых цветков *P. obscura*, а также особей, образующих эти типы цветков, статистически значимо не различаются, что способствует поддержанию равновесного соотношения форм в ценопопуляциях.

4. Наиболее успешное завязывание семян и плодов наблюдается при легитимном опылении коротко- и длинностолбчатых цветков. *P. obscura* характеризуется наличием частичной самосовместимости, когда при illegitimном опылении и самоопылении происходит формирование немногочисленных семян и плодов.

Список источников

1. Barrett S.C.H. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis // Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics / Barrett S.C.H., editor. Springer, 1992. Vol. 15. PP. 1–29. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_1
2. Агаджанян А.М. Распространенность и распределение гетеростилии в системе покрытосеменных // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 4. С. 348–360.
3. Ganders F.R. The biology of heterostyly // New Zealand Journal of Botany. 1979. Vol. 17, № 4. PP. 607–635. doi: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
4. Naiki A. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization // Plant Species Biology. 2012. Vol. 27. № 1. PP. 3–29. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>

5. Hildebrand F. Experimente zur dichogamie und zum dimorphismus: dimorphismus von *Pulmonaria officinalis* // Botanische Zeitung. 1865. Vol. 23, № 2. PP. 13–15.
6. Darwin Ch. The Different Forms of Flowers on Plants on the Same Species. London : J. Murray, 1877. 352 p.
7. Heuch I. Equilibrium populations of heterostylous plants // Theoretical Population Biology. 1979. Vol. 15, № 1. PP. 43–57. doi: [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90026-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(79)90026-1)
8. Weller S.G. The different forms of flowers – what have we learned since Darwin? // Botanical Journal of the Linnean Society. 2009. Vol. 160, № 3. PP. 249–261. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00984.x>
9. Гонтарь Э.М. Характеристика ценопопуляций *Primula macrocalyx* (Primulaceae) в связи с гетеростилией // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 1. С. 90–97.
10. Демьянова Е.И. О полиморфизме некоторых гетеростильных растений лесостепного Зауралья // Вестник Пермского университета. Биология. 2014. Вып. 2. С. 10–17.
11. Lewis D., Jones D.A. The genetics of heterostyly // Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics / Barrett S.C.H., editor. Springer, 1992. Vol. 15. PP. 129–150. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_5
12. Eckert C., Manicacci D., Barrett S.C.H. Frequency-dependent selection on morph ratios in tristylous *Lythrum salicaria* (Lythraceae) // Heredity. 1996. Vol. 77, № 6. PP. 581–588. doi: [10.1038/hdy.1996.185](https://doi.org/10.1038/hdy.1996.185)
13. Гонтарь Э.М., Жанаева Т.А. Характеристика природных и культурных популяций *Primula macrocalyx* (Primulaceae) в связи с гетеростилией // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 5. С. 52–59.
14. Endels P., Jacquemyn H., Brys R., Hermy M., De Blust G. Temporal changes (1986–1999) in populations of primrose (*Primula vulgaris* Huds.) in an agricultural landscape and implications for conservation // Biological Conservation. 2002. Vol. 105, № 1. PP. 11–25. doi: [10.1016/S0006-3207\(01\)00173-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00173-2)
15. Kéry M., Matthies D., Schmid B. Demographic stochasticity in population fragments of the declining distylous perennial *Primula veris* (Primulaceae) // Basic and Applied Ecology. 2003. Vol. 4, № 3. PP. 197–206. doi: [10.1078/1439-1791-00142](https://doi.org/10.1078/1439-1791-00142)
16. Barrett S.C.H. The breeding system of *Pontederia rotundifolia* L., a tristylous species // New Phytologist. 1977. Vol. 78, № 1. PP. 209–220. doi: [10.1111/j.1469-8137.1977.tb01559.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1977.tb01559.x)
17. Eckert C.G., Barrett S.C.H. Style morph ratios in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae): selection vs. historical contingency // Ecology. 1995. Vol. 76, № 4. PP. 1051–1066. doi: <https://doi.org/10.2307/1940915>
18. Chen M.-L., Qi M.-Y., Bai B.-B., Han X. Reproductive ecology of distylous shoreside *Polygonum criopolitanum* Hance // Diversity. 2022. Vol. 14, № 3. 222. doi: [10.3390/d14030222](https://doi.org/10.3390/d14030222)
19. Brys R., Jacquemyn H., Beeckman T. Morph-ratio variation, population size and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae) // Journal of Evolutionary Biology. 2008. Vol. 21, № 5. PP. 1281–1289. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01569.x>
20. Brys R., Jacquemyn H., Hermy M., Beeckman T. Pollen deposition rates and the functioning of distyly in the perennial *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2008. Vol. 273, № 1–2. PP. 1–12. doi: <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0003-5>
21. Brys R., Jacquemyn H. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae) // Plant Biology. 2010. Vol. 12, № 4. PP. 597–603. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00259.x>
22. Meeus S., Honnay O., Brys R., Jacquemyn H. Biased morph ratios and skewed mating success contribute to loss of genetic diversity in the distylous *Pulmonaria officinalis* // Annals of Botany. 2012. Vol. 109, № 1. PP. 227–235. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr272>

23. Cohen J.I. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution // *Cladistics*. 2013. Vol. 30. № 2. PP. 139–169. doi: <https://doi.org/10.1111/cla.12036>
24. Weigend M., Selvi F., Thomas D.C., Hilger H.H. Boraginaceae // *Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer. 2016. Vol. 14. PP. 41–102. doi: [10.1007/978-3-319-28534-4_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_5)
25. Смирнова О.В. Медунца неясная // *Биологическая флора Московской области*. М. : МГУ, 1978. Вып. 4. С. 179–190.
26. Доброчаева Д.Н. Сем. 140. Boraginaceae Juss. – Бурачниковые // *Флора европейской части СССР*. Л. : Наука, 1981. Т. 5. С. 113–179.
27. Воробьев Д.В. Типы лесов европейской части СССР. Киев : Изд-во АН УССР, 1953. 452 с.
28. Годин В.Н. Биология цветения гетеростильного вида *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) в Московской области // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 2023. № 1. С. 3–13. doi: [10.21685/2307-9150-2023-1-1](https://doi.org/10.21685/2307-9150-2023-1-1)
29. Gain E. Étude biométrique sur les variations de la fleur et sur l'hétérostylie de *Pulmonaria officinalis* L. // *Biometrika*. 1904. Vol. 3. № 4. PP. 398–458. doi: [10.2307/2331730](https://doi.org/10.2307/2331730)
30. Olesen J.M. Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* Dumort (Boraginaceae) // *New Phytologist*. 1979. Vol. 82, № 3. PP. 757–767. doi: [10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x)
31. Raunkjær C. Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes // *Oversigt over det Kongelige Danske videnskabernes selskabs forhandling*. 1906. № 1. PP. 31–39.
32. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // *Ботанический журнал*. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
33. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М. : Наука, 1981. 96 с.
34. Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York : W.H. Freeman, 2012. 937 p.
35. Sachs L. *Applied statistics: A Handbook of Techniques*. New York : Springer, 1982. 734 p.
36. Dahlgren K.V.O. Vererbung der Heterostylie bei *Fagopyrum* (nebst einigen Notizen über *Pulmonaria*) // *Hereditas*. 1922. Vol. 3, № 1. PP. 91–99. doi: [10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x](https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x)
37. Richards A.J., Mitchell J. The control of incompatibility in distylous *Pulmonaria affinis* Jordan (Boraginaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1990. Vol. 104, № 4. PP. 369–380. doi: [10.1111/j.1095-8339.1990.tb02228.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02228.x)
38. Philipp M., Schou O. An unusual heteromorphic incompatibility system. Distyly, self-incompatibility, pollen load and fecundity in *Anchusa officinalis* (Boraginaceae) // *New Phytologist*. 1981. Vol. 89, № 4. PP. 693–703. doi: [10.1111/j.1469-8137.1981.tb02348.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1981.tb02348.x)
39. Mather K., De Winton D. Adaptation and counter-adaptation of the breeding system in *Primula* // *Annals of Botany*. 1941. Vol. 5, № 2. PP. 297–311. doi: [10.1093/oxfordjournals.aob.a087394](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087394)
40. Bateson W., Gregory R.P. On the inheritance of heterostylism in *Primula* // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1905. Vol. 76, № 513. PP. 581–586. doi: [10.1098/rspb.1905.0049](https://doi.org/10.1098/rspb.1905.0049)
41. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. Bd. II, T. I. 696 p.
42. Kerner A. von M. *Pflanzenleben*. Leipzig : Bibliographisches Institut, 1891. Bd. 2. 896 p.
43. Тихменев Е.А. Цветение и опыление некоторых Вересковых (Ericaceae) на севере Дальнего Востока // *Ботанический журнал*. 1979. Т. 64, № 4. С. 595–601.
44. Годин В.Н., Барсукова И.Н., Ботов К.Г. Семенная продуктивность *Galeobdolon luteum* (Lamiaceae) в Московской области // *Растительный мир Азиатской России*. 2022. № 3. С. 211–217. doi: [10.15372/RMAR20220303](https://doi.org/10.15372/RMAR20220303)

References

1. Barrett SCH. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In: Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Barrett SCH, editor. Springer, 1992;15:1-29. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_1
2. Agadzhanian AM. The extent and distribution of heterostyly in system of angiosperms. *Uspekhi Sovremennoi Biologii*. 2000;120(4):348-360. In Russian, English Summary
3. Ganders FR. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*. 1979;17(4):607-635. doi: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
4. Naiki A. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology*. 2012;27(1):3-29. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>
5. Hildebrand F. Experimente zur dichogamie und zum dimorphismus: dimorphismus von *Pulmonaria officinalis*. *Botanische Zeitung*. 1865;23(2):13-15.
6. Darwin Ch. The Different Forms of Flowers on Plants on the Same Species. London: J. Murray; 1877. 352 p.
7. Heuch I. Equilibrium populations of heterostylous plants. *Theoretical Population Biology*. 1979;15(1):43-57. doi: [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90026-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(79)90026-1)
8. Weller SG. The different forms of flowers – what have we learned since Darwin? *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2009;160(3):249-261. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00984.x>
9. Gontar EM. Characteristics of *Primula macrocalyx* (Primulaceae) coenopopulations in connection with heterostyly. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 1988;73(1):90-97. In Russian, English Summary
10. Demyanova El. To the polymorphism of some heterostyled plants of forest-steppe of the Trans-Urals. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya – Bulletin of Perm University. Biology*. 2014;2:10-17. In Russian, English Summary
11. Lewis D, Jones DA. The genetics of heterostyly. In: Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Barrett SCH, editor. Springer. 1992;15:129-150. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_5
12. Eckert C, Manicacci D, Barrett SCH. Frequency-dependent selection on morph ratios in tristylous *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Heredity*. 1996;77(6):581-588. doi: [10.1038/hdy.1996.185](https://doi.org/10.1038/hdy.1996.185)
13. Gontar EM, Zhanaeva TA. The features of wildy grown and cultivated populations of *Primula macrocalyx* (Primulaceae) connected with heterostyly. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 1997;82(5):52-59. In Russian, English Summary
14. Endels P, Jacquemyn H, Brys R, Hermy M, De Blust G. Temporal changes (1986–1999) in populations of primrose (*Primula vulgaris* Huds.) in an agricultural landscape and implications for conservation. *Biological Conservation*. 2002;105(1):11-25. doi: [10.1016/S0006-3207\(01\)00173-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00173-2)
15. Kéry M, Matthies D, Schmid B. Demographic stochasticity in population fragments of the declining distylous perennial *Primula veris* (Primulaceae). *Basic and Applied Ecology*. 2003;4(3):197-206. doi: [10.1078/1439-1791-00142](https://doi.org/10.1078/1439-1791-00142)
16. Barrett SCH. The breeding system of *Pontederia rotundifolia* L., a tristylous species. *New Phytologist*. 1977;78(1):209-220. doi: [10.1111/j.1469-8137.1977.tb01559.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1977.tb01559.x)
17. Eckert CG, Barrett SCH. Style morph ratios in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae): selection vs. historical contingency. *Ecology*. 1995;76(4):1051-1066. doi: <https://doi.org/10.2307/1940915>
18. Chen M-L, Qi M-Y, Bai B-B, Han X. Reproductive ecology of distylous shoreside *Polygonum criopolitanum* Hance. *Diversity*. 2022;14(3):222. doi: [10.3390/d14030222](https://doi.org/10.3390/d14030222)
19. Brys R, Jacquemyn H, Beeckman T. Morph-ratio variation, population size and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Journal of Evolutionary Biology*. 2008;21(5):1281-1289. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01569.x>

20. Brys R, Jacquemyn H, Hermy M, Beeckman T. Pollen deposition rates and the functioning of distyly in the perennial *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2008;273(1-2):1-12. doi: <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0003-5>
21. Brys R, Jacquemyn H. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Biology*. 2010;12(4):597-603. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00259.x>
22. Meeus S, Honnay O, Brys R, Jacquemyn H. Biased morph ratios and skewed mating success contribute to loss of genetic diversity in the distylous *Pulmonaria officinalis*. *Annals of Botany*. 2012;109(1):227-235. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr272>
23. Cohen JL. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution. *Cladistics*. 2013;30(2):139-169. doi: <https://doi.org/10.1111/cla.12036>
24. Weigend M, Selvi F, Thomas DC, Hilger HH. Boraginaceae. In: Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Springer, 2016;14:41-102. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_5
25. Smirnova OV. *Pulmonaria obscura*. In: Biological flora of the Moscow region. Moscow, MSU Publ.; 1978;4:179-190. In Russian
26. Dobrochaeva DN. Fam. 140. Boraginaceae Juss. In: Flora of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka Publ.; 1981;5:113-179. In Russian
27. Vorob'ev DV. Tipy lesov evropeyskoy chasti SSSR [Types of forests in the European part of the USSR]. Kiev: AS USSR; 1953. 452 p. In Russian
28. Godin VN. Flowering biology of the heterostylous plant *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) in the Moscow region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki – University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 1:3-13. doi: [10.21685/2307-9150-2023-1-1](https://doi.org/10.21685/2307-9150-2023-1-1) In Russian, English Summary
29. Gain E. Étude biométrique sur les variations de la fleur et sur l'hétérostylie de *Pulmonaria officinalis* L. *Biometrika*. 1904;3(4):398-458. doi: <https://doi.org/10.2307/2331730>
30. Olesen JM. Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* Dumort (Boraginaceae). *New Phytologist*. 1979;82(3):757-767. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x>
31. Raunkjær C. Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. *Oversigt over det Kongelige Danske videnskabernes selskabs forhandlinger*. 1906;1:31-39.
32. Vaynagiy IV. On the method of studying of seed productivity of plants. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian, English Summary
33. Levina RE. Reprodukivnaya biologiya semennykh rasteniy (obzor problemy) [Reproductive biology of seed plants (Problem review)]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
34. Sokal RR, Rohlf FJ. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New-York: W. H. Freeman; 2012. 937 p.
35. Sachs L. *Applied statistics: A Handbook of Techniques*. New-York: Springer; 1982. 734 p.
36. Dahlgren KVO. Vererbung der Heterostylie bei *Fagopyrum* (nebst einigen Notizen über *Pulmonaria*). *Hereditas*. 1922;3(1):91-99. doi: [10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x](https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x)
37. Richards AJ, Mitchell J. The control of incompatibility in distylous *Pulmonaria affinis* Jordan (Boraginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1990;104(4):369-380. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02228.x>
38. Philipp M, Schou O. An unusual heteromorphic incompatibility system. Distyly, self-incompatibility, pollen load and fecundity in *Anchusa officinalis* (Boraginaceae). *New Phytologist*. 1981;89(4):693-703. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1981.tb02348.x>
39. Mather K, De Winton D. Adaptation and counter-adaptation of the breeding system in *Primula*. *Annals of Botany*. 1941;5(2):297-311. doi: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087394>
40. Bateson W, Gregory RP. On the inheritance of heterostylism in *Primula*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1905;76(513):581-586. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.1905.0049>

41. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II, T. I. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1898. 696 p. In German
42. Kerner A. von M. Pflanzenleben. Bd. 2. Leipzig: Bibliographisches Institut; 1891. 896 p. In German
43. Tikhmenev EA. Flowering and pollination of some Ericaceae in the north of the Far East. *Botanicheskii zhurnal – Botanical journal*. 1979;64(4):595-601. In Russian, English Summary
44. Godin VN, Barsukova IN, Botov KG. Seed set of *Galeobdolon luteum* (Lamiaceae) in Moscow region. *Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2022;3:211-217. doi: 10.15372/RMAR20220303 In Russian, English Summary

Информация об авторах:

Годин Владимир Николаевич – д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории популяционной биологии и биоморфологии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2825-0437>

E-mail: godinvn@yandex.ru

Ботов Григорий Константинович – студент, кафедра ботаники Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7857-4616>

E-mail: gk_botov@student.mpgu.edu

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Vladimir N. Godin, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Leading Researcher, Laboratory of Population Biology and Biomorphology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2825-0437>

E-mail: godinvn@yandex.ru

Grigorii K. Botov, Student, Department of Botany, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7857-4616>

E-mail: gk_botov@student.mpgu.edu

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 06.07.2023;
одобрена после рецензирования 14.02.2024; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 06.07.2023;
approved after reviewing 14.02.2024; accepted for publication 18.03.2024.*

Научная статья
УДК 574.42+631.48
doi: 10.17223/19988591/65/4

Естественное восстановление растительного и почвенного покрова на отвалах Павловского месторождения в Приморском крае

Ирина Владимировна Киселева¹, Полина Александровна Перепелкина²,
Максим Леонидович Бурдуковский³

*^{1, 2, 3} Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
ДВО РАН, Владивосток, Россия*

¹ kiseleva-iv@inbox.ru

² polly2004@list.ru

³ burmaxs@inbox.ru

Аннотация. Изучены особенности естественного зарастания и почвообразования на разновозрастных отвалах Павловского угольного месторождения в Приморском крае. Установлены различия в видовом составе и структуре растительных сообществ в зависимости от рельефа, возраста и гранулометрического состава пород отвалов. Выявлены стадии первичной сукцессии на отвалах: пионерная – на вершине и крутых склонах отвалов, простая и сложная – на склонах и у подножия отвалов, замкнутый фитоценоз – на выположенной террасе. Формирование растительности на отвалах, сложенных глинистыми породами, идет по луговому типу. Развитие древесно-кустарниковых видов происходит интенсивнее на отвалах более легкого гранулометрического состава. В первые годы после отсыпки породы непригодны для биологической рекультивации в силу высокой кислотности. По мере зарастания отмечено увеличение органического углерода, основных элементов питания растений и снижение кислотности пород отвалов. Почвенный покров на отвалах представлен различными типами эмбриоземов: инициальными, органо-аккумулятивными, дерновыми и гумусово-аккумулятивными. Основным сдерживающим фактором развития растительности на отвалах в условиях муссонного климата являются процессы водной эрозии. Для предотвращения эрозионных процессов необходимо проведение террасирования на отвалах. При рекультивации глинистых отвалов рекомендуется нанесение плодородного слоя после их планировки.

Ключевые слова: отвалы, фитомасса, мортмасса, синузия, сукцессия, эмбриоземы (Spolic Technosols), органический углерод, кислотность почв, рекультивация

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

Для цитирования: Киселева И.В., Перепелкина П.А., Бурдуковский М.Л. Естественное восстановление растительного и почвенного покрова на отвалах Павловского месторождения в Приморском крае // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 71–91. doi: 10.17223/19988591/65/4

Natural reclamation of the vegetation and soil cover at the dumps of the Pavlovsk coal field of Primorskiy krai

Irina V. Kiseleva¹, Polina A. Perepelkina², Maxim L. Burdukovsky³

^{1, 2, 3} Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

¹ kiseleva-iv@inbox.ru

² polly2004@list.ru

³ burmaxs@inbox.ru

Summary. Surface mining operations are accompanied by serious disturbance of natural ecosystems. The rationale for a reclamation method is based on both agrochemical and biological properties of the dumped rocks. For this reason, the investigation of primary succession and soil-formation processes at the dumps gains significant importance. The article is aimed to examine the characteristics of natural reclamation of the soil and vegetation cover in the dumps of the Pavlovsk coal field, which are different in composition and relief, and establish the relevance of the dump rocks for biological reclamation.

The investigations were carried out on the territory of the Pavlovsk coal mine (Mikhailovsky district, Primorskiy Krai). At the North Depression section (44°05'39.5"N 132°04'47.3"E), two dumps were investigated – the 8-year-old dump is characterized by the conical form, with the slope of 25° (See Fig. 1A), while the 15-year-old dump has a terrace in the middle section of the slope (See Fig. 1B). These dumps are formed by loamy rocks, with the ratio of its slopes being 12-15°. At the East Depression section (44°05'24.3"N 132°05'08.9"E), the 16-year dump with smoother slopes (up to 12°) formed by clay was investigated. To examine the characteristics of colonization by vegetation, the line transects were formed from the bases of dumps to their tops. The stages of succession of plants were identified according to Voronov (1973). The organic carbon (Corg.) was determined using the Tyurin method. The granulometric composition of rocks was determined according to Kachinsky. The content of active (mobile) forms of phosphorus and potassium was determined using the methods by Kirsanov and Maslova, respectively. The current and exchangeable acidities of soils were examined using potentiometry. The classification of soils of the technogenic landscapes by Kurachev (2002) and WRB (2022) was used.

As part of this study, we revealed fragmentary vegetation cover at the 8-year-old dump of the North Depression section. Within the limits of the built transect, 11 species of plants belonging to 8 families were detected. The dump slopes were subjected to water erosion. The rocks of dump had $pH_{H_2O} = 4.3-4.4$, low content of active forms of phosphorus and potassium (See Table 3). Pedogenic accumulation of Corg. was not observed at this dump. The development of the vegetation cover was at the pioneer stage. The Initial Embryozems (Spolic Technosols (Loamic)) were formed.

On the 15-year dump, 31 species of plants belonging to 12 families were detected. In the eluvial position, a minimum number of plant species were found (See Table 2). The rocks were weakly affected by the soil formation processes, had $pH_{H_2O} = 4.7$, low content of phosphorus and high of potassium, while that of carbon reached 2.5% at the expense of carbon-bearing inclusions (See Table 3). The development of vegetation cover was at the pioneer stage on the Initial Embryozems (Spolic Technosols (Loamic)). In the transit positions of the dump, the complex plant cluster (with large

phytomass reserves) was formed. The active colonization by vegetation resulted in formation of sod horizon with the content of Corg. up to 1.1%, where the Sod Embryozems (Spolic Technosols (Suprafolic, Loamic)) were formed. The environment reaction of the upper horizons changed toward neutral ($pH_{H_2O} = 6.2$). The content of active phosphorus was low, while that of active potassium was abundant. The role of woody vegetation increased in the accumulative position (terrace). This is a stage of closed phytocenosis with active soil-forming processes. Soils had $pH_{H_2O} = 6.3$ in the 0-5 cm layer, while the content of Corg. increased to 3.35%, and those of phosphorus and potassium reached high and very high values, respectively. The Humus-accumulative Embryozems (Spolic Technosols (Humic, Loamic)) were formed.

At the 16-year-old clayey dump of the East section, the vegetation cover is very heterogeneous due to active erosion. In such areas, the vegetation cover development was at the pioneer stage and the soil cover was at the initial stage (Spolic Technosols (Clayic)). At the most overgrown sections of dump, the projective cover reached 80% (See Fig. 2). Within the limits of the built transect, 23 species of vascular plants were found (See Table 4). This is a stage of complex plant cluster, when the litter horizon and Organic-accumulative Embryozemes (Spolic Technosols (Protofolic, Clayic)) were formed on soil surface. The rocks of dump had $pH_{H_2O} = 5.9-6.3$, low content of Corg. very low of phosphorus, and very high of potassium.

In this study, we found that the families of Asteraceae and Poaceae were the most abundant in the projective cover and number of species at the investigated dumps. The highest Jaccard similarity coefficient of vegetation species composition was relevant for older dumps. During the first ten years, the dumps of loamy composition, with slope of 25° , were scarcely colonized by vegetation due to strong erosion processes. The vegetation cover development was at the pioneer stage and the soil cover was at the initial stage (Spolic Technosols (Loamic)). With more favorable relief features, the full tree layer was already formed by the 15th year after dumping and Humus-accumulative Embryozems (Spolic Technosols (Humic, Loamic)) were developed. At the same time, Sod Embryozems (Spolic Technosols (Suprafolic, Loamic)) were formed on the slopes. The development of vegetation at the clayey 16-year-old dump remained at the stage of complex plant clusters. On this dump Organic-accumulative Embryozemes (Spolic Technosols (Protofolic, Clayic)) were formed.

The phytocenoses in the clayey dumps of the East section were formed in the meadow type. At the dumps formed by lighter rocks, the survival ability of woody species of plants was higher. One of the basic constraining factors of developing the stable phytocenoses at the dumps was the processes of water erosion. It was found that in the early years after dumping, the rocks of dumps were hardly suitable for biological recultivation due to their high acidity.

The paper contains 2 Figures, 4 Tables, and 31 References.

Keywords: dumps, phytomass, mortmass, synusia, succession, embryozems (Spolic Technosols), organic carbon, soil acidity, reclamation

Funding: The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 124012400285-7).

For citation: Kiseleva IV, Perepelkina PA, Burdukovsky ML. Natural reclamation of the vegetation and soil cover on the dumps of the Pavlovsk coal field of Primorye. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:71-91. doi: 10.17223/19988591/65/4

Введение

Добыча полезных ископаемых открытым способом сопровождается серьезным нарушением природных экосистем. В результате на дневную поверхность выносятся глубинные породы различного состава, занимающие обширные площади. Отвод новых земель под разработку месторождений производится, как правило, после осуществления рекультивации ранее отведенных земельных участков, в которых миновала надобность. Обоснование способа рекультивации выполняется на основании совокупности агрохимических и биологических свойств пород отвалов. Своеобразным индикатором пригодности пород для биологической рекультивации может служить их способность к естественному зарастанию травянистой растительностью. В связи с этим к вопросу формирования фитоценозов на нарушенных землях на протяжении многих лет проявляют интерес российские и зарубежные ученые. Большое количество работ посвящено исследованию динамики растительного покрова в карьерно-отвальных ландшафтах [1–5]. В работах выделены стадии сукцессии, установлены темпы зарастания нарушенных земель, выявлены доминирующие виды для каждой стадии самозарастания. Подробный флористический анализ растительного покрова в техногенных ландшафтах приведен в работах [1, 6, 7]. Детальный анализ мировых подходов к изучению процессов почвообразования в техногенных ландшафтах представлен в обзорной статье D.A. Sokolov et al. [8]. В большинстве работ авторы указывают на необходимость проведения биологической рекультивации для ускорения формирования стабильных фитоценозов на отвалах.

Для территории Дальнего Востока проведен подробный обзор литературы по вопросам изучения процессов восстановления растительного покрова в горнопромышленных ландшафтах [9]. Стадийность формирования фитоценозов на разновозрастных отвалах рассмотрена в работах [10–12]. Видовой состав и структура растительного покрова с выделением сукцессионных серий детально исследованы Е.В. Ивакиной и др. [13], С.В. Осиповым и др. [14]. Изучению почв техногенных ландшафтов и решению вопросов рекультивации в районах добычи полезных ископаемых посвящены работы Н.М. Костенкова и др. [15] и многих других.

На территории Павловского месторождения в 2020 г. началась разработка технического проекта по ликвидации опасного производственного объекта разреза Северная депрессия. В дальнейшем подобные работы будут проведены и на других участках месторождения. В связи с этим исследования первичной сукцессии и процессов почвообразования на разновозрастных отвалах приобретают важное значение, а полученные результаты могут быть использованы при разработке проекта рекультивации в каждом конкретном случае. При этом одним из важнейших показателей восстановленных почвенно-экологических функций в техногенном ландшафте служит образование гумусово-аккумулятивного горизонта в почве.

Цель данной работы – изучить особенности естественного восстановления растительного и почвенного покрова на различных по составу и рельефу отвалах Павловского месторождения и установить пригодность пород отвалов для биологической рекультивации.

Объекты и методы

Исследования проведены на территории Павловского месторождения, расположенного на территории Михайловского района Приморского края в 30 км к северу от г. Уссурийска.

Изученная территория располагается в Амуро-Уссурийском климатическом районе, Тихоокеанской области, умеренной зоне с хорошо выраженными чертами муссонного климата Восточной Азии [16]. Сумма активных температур достигает 2 500°C, осадков выпадает 550–600 мм в год [17]. Согласно схеме ботанико-географической зональности, Павловское бурое угольное месторождение находится в лесостепной зоне [18]. В настоящее время на обработанных территориях месторождения идут процессы естественного восстановления растительного покрова, часть территории занимают широколиственные насаждения в окружении сельскохозяйственных полей, массивов дубовых лесов и вейниково-разнотравных лугов.

Объектом исследований послужили отвалы участка Северная депрессия (44°05'39.5"N 132°04'47.3"E) и участка Восточный (44°05'24.3"N 132°05'08.9"E) (рис. 1) и формирующийся на них почвенно-растительный покров. Возраст отвалов определяли по техническим и маркшейдерским схемам.

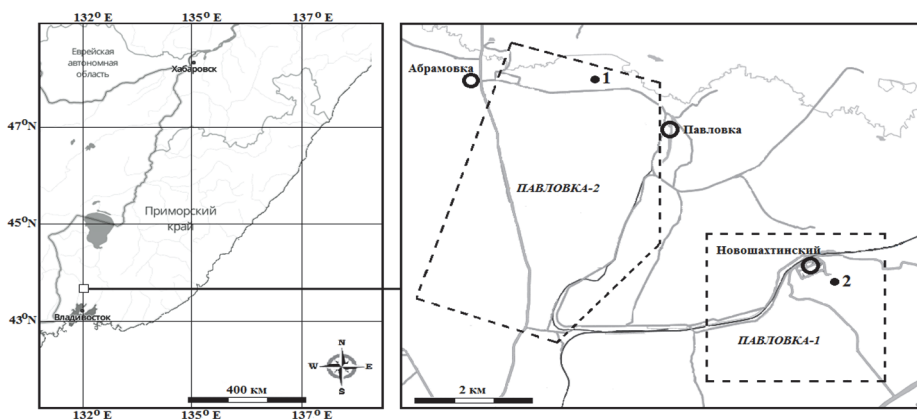


Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1 – участок Северная депрессия; 2 – участок Восточный

[Fig. 1. Schematic map of the study area: 1. Northern Depression section, 2. Eastern section]

На участке Северная депрессия исследованы два отвала, имеющие различный возраст и рельеф. Отвал 8-летнего возраста имеет коническую форму. Крутизна склонов ~25°. В рельефе 15-летнего отвала отмечается терраса (уклон 1–2°) в средней части склона, что связано с особенностями его отсыпки. Крутизна склонов отвала составляет 12–15°. Отвалы сложены породами легкого гранулометрического состава – легкими суглинками с преобладанием песчаной фракции (содержание физической глины 25,2–30,0%).

На участке Восточный исследован отвал, отсыпанный 16 лет назад, имеющий вытянутую в длину форму и более пологие склоны (до 12°). Породы,

слагающие изученный отвал, представлены рыхлыми покровными отложениями преимущественно глинистого состава (содержание физической глины 50,0–54,3%).

Для исследования особенностей зарастания заложены линейные трансекты от подножия отвалов до вершины. Место расположения трансекты выбрано с учетом ее максимального охвата типичных растительных микрогруппировок и травяных синузий на отвале. Описание растительности произведено вдоль трансекты на площадках 5×5 м в двукратной повторности в каждом типе микрогруппировки или синузии в наиболее однородном участке по стандартным геоботаническим методикам [19]. В случае недостаточного размера синузии размер площадки был уменьшен до 3×3 м. Всего выполнено 30 геоботанических описаний. На площадках учитывали полный видовой состав и проективное покрытие видов растений в процентах в различных растительных синузиях и микрогруппировках. По положению в рельефе выделены три позиции: на вершине отвала – элювиальная (Эль), на склоне – транзитная (Транс) и у подножия либо на террасе – аккумулятивная (Ак). Определение таксономической принадлежности растений произведено по определителю растений Приморья и Приамурья [20]. Авторы таксонов приведены в табл. 2, 4. Стадии сукцессии растительных группировок выделялись на основании классификации, разработанной А.Г. Вороновым [21]. Учет надземной фитомассы проводился методом укусов на площадках 1 м² в трехкратной повторности. В структуре надземной фитомассы рассматривается живая фитомасса и мортмасса. Мортмасса – отмершие растительные остатки, в нее входят подстилка, ветошь трав, опад листьев. Фитомасса взвешивалась в свежесрезанном состоянии в полевых условиях.

Определение органического углерода (Сорг.) проводилось по методу И.В. Тюрина. Гранулометрический состав пород отвалов определялся по Н.А. Качинскому. Содержание подвижных форм фосфора – по Кирсанову, калия – по Масловой [22]. Актуальная и обменная кислотность почв исследовалась потенциометрически, гидролитическая кислотность – по Каппену [23]. В работе использовалась классификация почв техногенных ландшафтов, предложенная В.М. Курачевым, В.А. Андрохановым [24], и международная классификация (WRB) [25].

Для определения бета-разнообразия использовался коэффициент Жаккара (коэффициент флористического сходства), который вычисляется по формуле

$$K = \frac{c}{(a + b - c)},$$

где K – коэффициент флористического сходства Жаккара; c – число общих видов в сравниваемых сообществах; a – число видов в первом сообществе; b – число видов во втором сообществе [26].

Статистическая обработка полученных результатов проводилась в программе Microsoft Excel.

Результаты исследования

На исследованных разновозрастных отвалах Павловского месторождения, в пределах заложенных трансект отмечено 43 вида сосудистых растений из 18 семейств. Наибольшим количеством видов представлены семейства Asteraceae – 13 видов, Poaceae – 6, Fabaceae – 5, Salicaceae – 4, Rosaceae – 2, остальные семейства – по 1 виду.

В растительном покрове зарастающих отвалов явно преобладали многолетние травы (29 видов). Однолетние растения представлены 4 видами травянистых растений и 1 травянистой лианой, деревья – 7 видами, кустарники – 2 видами. Участие в самозарастании древесных и кустарниковых жизненных форм отмечено на отвалах более зрелого возраста (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Основные жизненные формы сосудистых растений в растительном покрове самозарастающих отвалов Павловского месторождения

[The main life forms of vascular plants in the vegetation cover of self-overgrown dumps of the Pavlovsky coal deposit]

Названия жизненных форм (ж.ф.) [Names of life forms (l.f.)]	Общее число видов ж.ф., % [Total number of species l.f., %]	Число видов ж.ф. (%) на отвалах участка Северная депрессия [Number of species l.f. (%) on the dumps of the Northern Depression section]		Число видов ж.ф. (%) на отвалах участка Восточный [Number of species l.f. (%) on the dumps of the East section]
		8-летний отвал [8-year-old dump]	15-летний отвал [15-year-old dump]	16-летний отвал [16-year-old dump]
Деревья [Trees]	7 (16,2%)	0	4 (12,9%)	4 (18,2%)
Кустарники [Shrubs]	2 (4,6%)	0	2 (6,4%)	1 (4,5%)
Травянистые лианы [Grass lians]	2 (4,6%)	1 (9,1%)	1 (3,2%)	0
Многолетние травы [Perennial grasses]	28 (65,1%)	9 (81,8%)	23 (74,2%)	14 (63,6%)
Одно-, двулетние травы [One-, two-year-old grasses]	4 (9,3%)	1 (9,1%)	1 (3,2%)	3 (13,6%)
Итого [Total]	43	11	31	22

Вегетативно-подвижные в разной степени формы трав преобладали во флоре зарастающих отвалов. Из корневищных наиболее продуктивно осваивали грунт на породных отвалах *Equisetum arvense*, *Artemisia argyi*, *Miscanthus sacchariflorus*. Не менее успешно процесс освоения минерализованных участков осуществлялся и корнеотпрысковыми видами: *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*.

Растительный покров на 8-летнем отвале участка Северная депрессия (рис. 2, а) фрагментарный, травянистый. Склоны отвала подвержены водной эрозии. Всего в пределах заложенной трансекты обнаружено 11 видов сосу-

дистых растений, относящихся к 8 семействам. В зарастании активно участвовали сорно-рудеральные виды, на долю которых приходилось 45% всего видового состава растительности. Наиболее заметную роль среди них играли *Equisetum arvense* и *Sonchus arvensis* (табл. 2). Запасы надземной фитомассы на разных элементах рельефа варьировались от 13 до 620 г/м², мортмасса практически не накапливалась.

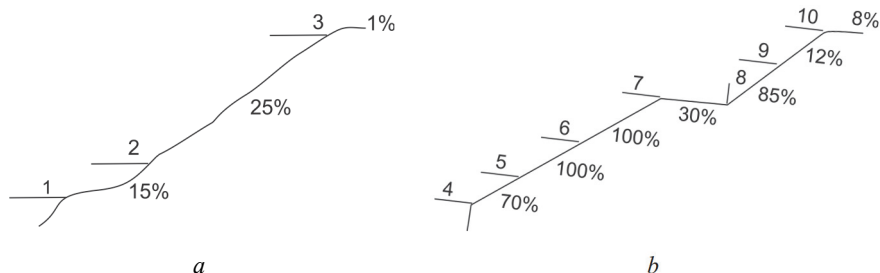


Рис. 2. Схема расположения трансект на отвалах участка Северная депрессия:
a – 8-летний отвал; *b* – 15-летний отвал.

Цифрами указаны номера площадок;

в процентах (%) – общее проективное покрытие травяного покрова

[Fig. 2. Scheme of the location of transects on the dumps of the Northern Depression section:

a - 8-year-old dump; *b* - 15-year-old dump.

Numerals with site numbers; in percent (%) - total projective cover of grass]

Таблица 2 [Table 2]

Список видов сосудистых растений и их проективное покрытие (%)

на отвалах участка Северная депрессия

**[List of vascular plant species involved and their projective cover (%)
on the dumps of the Northern Depression section]**

Название видов растений [Species]	Номер учетной площадки [Site number]									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Деревья (проективное покрытие крон, %) [Trees (projective crown cover, %)]									
<i>Populus tremula</i> L.	–	–	–	0,1	0,1	0,5	50	20	0,3	–
<i>Salix pierotii</i> Miq.	–	–	–			–	5	0,1	–	–
<i>Ulmus pumila</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1	–
<i>Malus manshurica</i> (Maxim.) Kom	–	–	–	–	–	–	0,1	0,1	–	–
Кустарники [Shrubs]										
<i>Salix schwerinii</i> E. Wolf	–	–	–	–	–	3	25	3	0,1	0,3
<i>Spiraea salicifolia</i> L.	–	–	–	–	–	–	0,1	0,1	0,1	0,1
Травянистые лианы [Grass lians]										
<i>Chylocalyx perfoliatus</i> (L.) Hassk. Ex Miq	0,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Calystegia inflata</i>	–	–	–	25	0,5	0,1	–	–	1	–
Травы [Grasses]										
<i>Commelina communis</i> L.	0,1	5	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Stellaria radians</i> L.	0,1	–	–	–	0,1	0,1	0,1	0,2	1	0,1
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–	–

Название видов растений [Species]	Номер учетной площадки [Site number]									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Деревья (проективное покрытие крон, %) [Trees (projective crown cover, %)]									
<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.	0,5	0,1	0,2	–	–	–	12	0,1	–	–
<i>Equisetum arvense</i> L.	2	20	0,1	30	60	10	5	25	10	3
<i>Miscanthus sacchariflorus</i> (Maxim.) Benth.	0,5	–	–	–	0,1	30	–	0,2	0,1	5
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	5	–	–	–	0,5	1	1	–	–	–
<i>Carex pallid</i> C.A. Mey.	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sonchus arvensis</i> L.	5	–	–	0,1	0,1	0,1	–	–	0,1	0,1
<i>Artemisia rubripes</i> Nakai	1	5	0,5	3	10	20	–	10	0,1	–
<i>Phleum pratense</i> L.	–	–	–	–	–	–	0,5	–	–	–
<i>Vicia cracca</i> L.	–	–	–	0,2	1	0,1	0,1	0,2	–	–
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	–	–	–	–	–	–	2	3	–	–
<i>Neomolinia mandshurica</i> (Maxim.) Honda	–	–	–	–	–	–	–	0,1	–	–
<i>Achillea millefolium</i> L.	–	–	–	–	–	–	0,2	0,1	–	–
<i>Cirsium arvense</i> L. Scop.	–	–	–	–	–	0,1	0,1	–	0,1	0,1
<i>Aster tataricus</i> L. fil.	–	–	–	–	–	–	–	0,1	–	–
<i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Spreng.	–	–	–	0,1	0,1	0,1	0,1	–	–	0,1
<i>Trifolium repens</i> L.	–	–	–	4	5	0,1	–	0,1	–	0,1
<i>Asparagus schoberioides</i> Kunth	–	–	–	0,1	0,1	0,1	–	–	–	–
<i>Artemisia argyi</i> Levl et Vaniot	–	–	–	7	20	40	5	20	0,2	0,1
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	–	–	–	0,1	0,1	–	0,1	0,1	–	–
<i>Trifolium campestre</i> Schreb.	–	–	–	0,2	0,1	–	–	–	–	0,1
<i>Lycopus lucidus</i> Turcz. Ex Benth.	–	–	–	0,1	–	0,2	0,2	0,1	0,1	–
<i>Saussurea pulchella</i> (Fisch.) Fisch.	–	–	–	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	–	0,1
<i>Geranium eriostemon</i> Fisch.	–	–	–	0,1	–	–	0,1	–	–	–
<i>Synurus deltoides</i> (Ait.) Nakai	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1
Кол-во видов на пробной площадке [Total number of species in the site]	10	4	4	15	16	17	23	17	13	13

Примечание. «–» – вид отсутствует.

[Note. "–" - species is missing].

В целом, на 8-летнем отвале происходило развитие пионерных растительных группировок. Групповой характер размещения растений характерен только для аккумулятивной позиции отвала с простой растительной группировкой. Педогенные процессы развиты слабо, формирование каких-либо органо-генных горизонтов не происходит. Формирующиеся на этом отвале эмбриоземы относятся к инициальным (Spolic Technosols (Loamic). Они характеризовались кислой реакцией среды, низким содержанием подвижных форм калия и фосфора и крайне бедны органическим веществом (табл. 3).

На 15-летнем отвале участка Северная депрессия (рис. 2, б), в пределах заложенной трансекты, обнаружен 31 вид растений, относящихся к 12 семействам. В элювиальной позиции (пл. 10) отмечено наименьшее количество видов, растительность представлена в основном *Miscanthus sacchariflorus* и *Equisetum arvense*. Единично встречался подрост *Salix sp.* до 2 м высотой. Общее проективное покрытие не превышало 10%. Запасы надземной фитомассы составляли 145 г/м², мортмассы – 83 г/м².

Таблица 3 [Table 3]

Основные физико-химические свойства эмбриоземов
[Physical and chemical properties of Embriozems (Spolic Technosols)]

Возраст от- вала, лет (позиция) [Age of dump, years (relief position)]	Глу- бина, см [Depth, cm]	Физиче- ская глина, % [Physical clay, %]	рН		Нг, смоль (экв)/кг [Ac _{tot} , cmol(equiv) /kg]	Сорг., % [Corg, %]	P ₂ O ₅	K ₂ O
			Водный [H ₂ O]	Соле- вой [KCl]			мг/100 г [mg/100 g]	
Участок Северная депрессия, эмбриоземы инициальные [Northern Depression section , Spolic Technosols (Loamic)]								
8 (Эль, Транс, Ак) [El, Trans, Ac]	0–5	25,8 ± 0,30	4,3 ± 0,30	3,4 ± 0,07	8,4 ± 0,51	0,51 ± 0,03	2,6 ± 0,16	5,7 ± 0,24
	5–20		4,4 ± 0,09	3,4 ± 0,04	8,8 ± 0,31	0,54 ± 0,04	2,0 ± 0,14	5,2 ± 0,20
	20–50		4,3 ± 0,13	3,3 ± 0,02	5,9 ± 0,32	0,43 ± 0,12	1,9 ± 0,21	5,1 ± 0,18
15 (Эль) [El]	0–5	25,2 ±\n0,1	4,7 ± 0,11	3,3 ± 0,10	14,3 ± 0,56	2,50 ± 0,31	1,0 ± 0,09	21,4 ± 1,20
Участок Северная депрессия, эмбриоземы гумусово-аккумулятивные [Northern Depression section , Spolic Technosols (Humic, Loamic)]								
15 (Ак) [Ac]	0–5	31,5 ± 0,60	6,6 ± 0,05	6,0 ± 0,05	3,7 ± 0,21	3,35 ± 0,08	7,5 ± 0,30	48,3 ± 0,60
	5–20	25,6 ±	5,6 ± 0,05	4,1 ± 0,18	6,4 ± 0,81	1,10 ± 0,06	3,0 ± 0,30	43,1 ± 0,60
	20–50	0,80	5,6 ± 0,23	3,9 ± 0,19	4,1 ± 0,82	0,54 ± 0,20	1,5 ± 0,36	10,1 ± 2,60
Участок Северная депрессия, эмбриоземы дерновые [Northern Depression section, Spolic Technosols (Suprafolic, Loamic)]								
15 (Транс) [Trans]	0–5	46,6 ± 0,71	6,2 ± 0,11	5,1 ± 0,14	2,3 ± 0,37	1,11 ± 0,06	2,0 ± 0,07	66,3 ± 1,12
	5–20	25,2 ±	5,2 ± 0,40	3,7 ± 0,20	5,0 ± 2,50	0,10 ± 0,03	0,70 ± 0,00	19,3 ± 12,10
	20–50	0,41	5,8 ± 0,20	4,2 ± 0,16	2,1 ± 0,40	< 0,10	0,80 ± 0,10	8,0 ± 2,70
Участок Восточный, эмбриоземы органо-аккумулятивные [East section, Spolic Technosols (Protofolic, Clayic)]								
16 (Эль, Транс, Ак) [El, Trans, Ac]	0–5	54,3 ± 2,5	6,3 ± 0,05	5,3 ± 0,15	1,5 ± 0,50	0,42 ± 0,11	0,18 ± 0,05	28,1 ± 1,75
	5–20		5,9 ± 0,11	4,3 ± 0,08	2,3 ± 0,60	0,13 ± 0,01	< 0,10	11,4 ± 2,30
	20–50		6,0 ± 0,11	4,0 ± 0,21	2,9 ± 0,10	< 0,10	< 0,10	7,7 ± 2,75
Участок Восточный, эмбриоземы инициальные [East section, Spolic Technosols (Clayic)]								
16 (Транс) [Trans]	0–5	50,0 ± 0,15	6,3 ± 0,11	5,5 ± 0,15	0,94 ± 0,21	0,12 ± 0,04	< 0,10	5,0 ± 1,30

Примечание. Данные представлены в виде средних арифметических ± стандартная ошибка средней; Нг – гидролитическая кислотность.

[Note. Data are presented as arithmetic means ± standard error of the mean; Ac_{tot} is the total (hydrolytic) acidity; El - eluvial position (top of dump), Trans - transit position (slope); Ac - accumulative position (bottom or terrace)].

Породы слабо затронуты процессами почвообразования, имели кислую реакцию среды, высокую гидролитическую кислотность, очень низкое содержание фосфора и высокое содержание калия в верхнем горизонте. Содержание углерода составляло в среднем 2,5% за счет углистых включений. Это пионерная стадия развития растительного покрова на эмбриоземе инициальном (Spolic Technosols (Loamic)). Сукцессионной смены растительности не происходило в связи с высокой ветровой нагрузкой и невозможностью закрепления растений на субстрате.

В транзитных позициях исследованного отвала (Пл. 4–6, 8) существенно возросло общее проективное покрытие растений и появилась ярусность в травяном покрове. Формировалась сложная растительная группировка. Видовой состав на изученных площадках 4–5–6 сходен. На это указывают высокие коэффициенты Жаккара (0,60–0,73). Отличия прослеживаются в соотношении тех или иных видов (см. табл. 2). Запасы надземной фитомассы составляли до 1 000 г/м², мортмассы – до 400 г/м². Активное самозаращение приводило к формированию поверхностного слоя почвы, густо переплетенного корнями, с содержанием Сорг. до 1,1%, формируя эмбриоземы дерновые (Spolic Technosols (Suprafollic, Loamic)). Реакция среды изменялась в сторону нейтральной. Отмечена разбалансированность в содержании основных элементов питания растений: содержание подвижных форм фосфора низкое, калия – избыточное. В нижележащих горизонтах резко снижалось содержание Сорг. и основных элементов питания растений, породы имели слабокислую реакцию среды (см. табл. 3). На пл. 9 растительный покров разреженный; возможно, это связано с высокой ветровой нагрузкой. Здесь сформирована простая растительная группировка, свойствен групповой характер распределения растений. Формирование почвенных органогенных горизонтов не происходило.

В аккумулятивной позиции (пл. 7) возрастала роль древесной растительности. Отмечено активное возобновление *Populus tremula*, высота особей 1,6–5 м, диаметр стволов 4–9 см. Сомкнутость крон достигала 60%. Также здесь массово произрастал молодой подрост ивы, формируя кустарниковый ярус. Единично встречались представители семейства Rosaceae. Это стадия замкнутого фитоценоза со сложным видовым составом и ярусной структурой. Сформировался лесной тип растительного сообщества. Проективное покрытие травянистой растительности снижалось до 30%, запасы надземной фитомассы составляли в среднем 300 г/м², мортмассы – 400 г/м². В этих условиях активно протекали гумусообразовательные процессы. Реакция среды в слое 0–5 см нейтральная, содержание Сорг. возросло до 3,35%, фосфора – достигало высоких значений, калия – очень высоких. Сформировались эмбриоземы гумусово-аккумулятивные (Spolic Technosols (Humic, Loamic)). Резкое снижение содержания Сорг. и основных элементов питания растений отмечено на глубине ниже 20 см.

На участке Восточный исследован 16-летний отвал (рис. 3), сложенный глинистыми породами. Растительный покров на отвале сильно неоднороден. Это связано с активной эрозией в виде глубоких промоин и смывов на

некоторых элементах рельефа. Развитие растительных группировок на таких участках (пл. 14) находилось в пионерной стадии, почвообразование – в инициальной. Общее проективное покрытие составляло 5–10%. Запасы фитомассы здесь резко сокращались до 160 г/м², мортмассы – до 50 г/м².

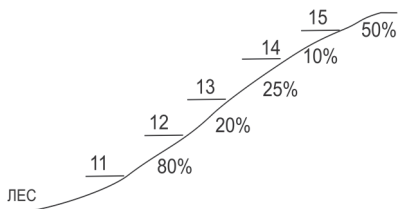


Рис. 3. Схема расположения трансекты на 16-летнем отвале участка Восточный.

Цифрами указаны номера площадок;
в процентах (%) – общее проективное покрытие травяного покрова
[Fig. 3. Scheme of the location of transect on the 16-year dump of the East section
Numerals with site numbers; in percent (%) - total projective cover of grass]

Всего в пределах заложенной трансекты зафиксировано 23 вида сосудистых растений, 5 из которых древесные. В элювиальной позиции отвала (пл. 15) преобладала злаково-клеверовая синузия, общее проективное покрытие достигало 50%. Запасы фитомассы составляли в среднем 800 г/м², мортмассы – в 2 раза ниже. Это сложная группировка с непостоянным видовым составом.

На наиболее заросших участках отвала проективное покрытие составляло до 80%, запасы фитомассы возрастали до 1 100–1 300 г/м², мортмассы – до 250–520 г/м². Доминантами в растительном покрове выступали *Equisetum arvense* и *Artemisia Argyi*. Встречались единичные особи подростов древесных – *Betula platyphylla*, *Salix schwerinii*, *Populus suaveolens*.

Таблица 4 [Table 4]

Список видов сосудистых растений и их проективное покрытие (%)

на отвалах участка Восточный

[List of vascular plant species and their projective cover (%) on the dumps of the East section]

Название видов растений [Species]	Номер учетной площадки [Site number]				
	11	12	13	14	15
	Деревья (проективное покрытие крон, %) [Trees (projective crown cover, %)]				
<i>Populus tremula</i> L.	0,1	–	–	2	–
<i>Betula platyphylla</i> Sukacz	–	0,3	0,2	–	0,3
<i>Ulmus pumila</i> L.	–	–	0,1	–	0,1
<i>Quercus mongolica</i> Fisch. Ex Ledeb.	0,1	–	–	–	–
<i>Populus suaveolens</i> Fisch.	–	0,1	0,1	–	–
Кустарники [Shrubs]					
<i>Salix schwerinii</i> E. Wolf	–	0,1	–	–	0,5
Травы [Grasses]					
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	2	–	–	2	10
<i>Trifolium repens</i> L.	1	–	–	1	3
<i>Trifolium pratense</i> L.	0,1	0,2	3	2	30

Название видов растений [Species]	Номер учетной площадки [Site number]				
	11	12	13	14	15
	Деревья (проективное покрытие крон, %) [Trees (projective crown cover, %)]				
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	0,1	—	0,1	0,1	0,1
<i>Artemisia rubripes</i> Nakai	0,2	—	—	—	0,2
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bieb.	1	—	0,1	—	0,1
<i>Artemisia Argyi</i> Levl. et Vaniot	—	15	0,2	0,3	0,1
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	0,1	—	—	—	0,1
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	—	0,1	0,1	—	0,1
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	0,1	—	—	—	0,1
<i>Vicia cracca</i> L.	—	—	—	—	0,1
<i>Equisetum arvense</i> L.	75	2	20	1	—
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Desf.	0,1	—	0,1	—	—
<i>Sonchus arvensis</i> L.	0,1	0,1	0,1	—	—
<i>Tussilago farfara</i> L.	—	0,1	0,1	—	—
<i>Miscanthus sacchariflorus</i> (Maxim.) Benth.	—	0,2	0,1	—	—
<i>Trifolium campestre</i> Schreb.	0,1	0,1	—	0,1	—
<i>Oenothera depressa</i> Greene	—	—	—	—	—
<i>Stachys</i> sp.	—	—	—	—	—
<i>Trifolium hybridum</i> L.	—	—	—	—	—
Кол-во видов на пробной площади [Total number of species in the site]	14	11	13	8	14

Примечание. «—» – вид отсутствует.

[Note. "-" - species is missing].

В аккумулятивной позиции единично отмечен мелкий подрост *Quercus mongolica* до 0,5 м и крупный подрост *Populus tremula* 1,5–2,5 м высотой, занесенные с примыкающего к отвалу небольшого дубового леса. Сформировалась сложная растительная группировка. В этот период самозаращания отвала обеспечивалось поступление растительного органического вещества на поверхность почвы, которое образовало горизонт подстилки. Сформировались эмбриоземы органо-аккумулятивные (Spolic Technosols (Protolic, Clayic). Содержание Сорг. низкое во всей исследованной толще (50 см), максимум приходился на поверхностный горизонт (до 0,5%). На участках с разреженной растительностью содержание Сорг. находилось в следовых количествах, что связано со смывом поверхностного слоя. Здесь формировались эмбриоземы инициальные (Spolic Technosols (Clayic). Содержание подвижных форм фосфора в породах отвала очень низкое, калия – очень высокое (см. табл. 3).

Обсуждение

Проведенные исследования позволили установить различия в видовом составе растительности на изученных отвалах. Наиболее обильны по проективному покрытию и количеству видов на изученных отвалах были представители семейства Asteraceae и Poaceae. Подобная закономерность отме-

чена и для других месторождений Приморского края [12]. Рассчитанные коэффициенты Жаккара указывают на различия флористического состава на исследованных площадках отвалов за исключением пл. 4–6. Наибольший коэффициент сходства видового состава растительности (0,47) отмечен для отвалов более зрелого возраста.

Представители семейства Fabaceae гораздо активнее развивались на отвалах, сложенных глинистыми породами. Влияние гранулометрического состава пород на видовой состав растений-первопоселенцев отмечается и в работе [27]. Представители семейств Onagraceae, Polygonaceae, Commelinaceae, Caryophyllaceae встречались только на 8-летнем отвале участка Северная депрессия. Основу же пионерных группировок здесь составляли *Equisetum arvense* и *Sonchus arvensis*. Растения семейств Lamiaceae, Geraniaceae, Asparagaceae, Rosaceae, Convolvulaceae были отмечены только на 15-летнем отвале участка Северная депрессия. В естественных условиях эти виды приурочены к лесным сообществам и кустарниковым зарослям. Здесь же отмечено и наибольшее количество видов растительности.

Установлено увеличение запасов надземной фитомассы с увеличением возраста отвалов. Такая закономерность отмечена и в других исследованиях, проводимых на нерекультивированных отвалах [28].

Ранее проведенные нами исследования [29] позволили установить, что отвалы, сложенные глинистыми породами, имеющие уклоны 25–30° и кислую реакцию среды, активно зарастали хвощево-пыльняными группировками уже к 3-му году после отсыпки. Исходя из этого, можно предположить, что отвалы с тем же уклоном, но сложенные легкими по гранулометрическому составу породами, имеют более продолжительный период начального этапа самозарастания. Пионерные микрогруппировки на отвале участка Северная депрессия сохранились вплоть до 8-летнего возраста из-за активных эрозионных процессов с самого начала отсыпки и менее подходящими условиями для закрепления и выживания растений, таких как перегрев субстрата и быстрая потеря влажности. В связи с этим практически не развиты и почвообразовательные процессы. В породах отвала обнаруживались углистые включения, содержание углерода в 50-см толще варьировалось в пределах 0,3–0,6%, при этом закономерного уменьшения с глубиной не происходило. Это содержание углерода можно принять за исходное в породах отвала, т.е. педогенного накопления Сорг. на этом отвале не отмечалось. Формирующиеся здесь эмбриоземы инициальные являются «нуль-моментом» развития почвенного покрова на отвалах и характеризуются отсутствием каких-либо органогенных горизонтов.

Участок Северная депрессия расположен в окружении лугов и небольших участков вторичных лесов с генеративными особями *Populus tremula*, что может играть роль в ее локальном расселении. Проведенные здесь исследования показали, что при благоприятных формах рельефа отвалов (выположенные террасы) происходило активное возобновление древесной растительности. Уже на 15-летних отвалах отмечены участки с развитым древесным покровом из экологически пластичных видов семейства Salicaceae. В таких условиях активно протекали гумусообразовательные процессы.

Склоны отвалов крутизной 12–15° зарастали травянистой растительностью, формируя дерновый горизонт почв. В составе растительности до 50% от общего видового разнообразия приходилось на сорные растения. Это отмечают в своей работе и О.В. Трефилова с соавт. [30] для более «зрелых» отвалов. Большинство сорных растений при этом не играли заметной роли в формировании проективного покрытия за исключением *Equisetum arvense*, *Artemisia rubripes* и *A. argi*.

В работе Л.А. Сибириной и др. [10] для данной территории отмечено формирование лесного типа растительности к возрасту отвалов 30 лет. Однако, исходя из наших данных, формирование террас при отсыпке отвала создает пригодные для самозарастания участки и время на восстановление лесного фитоценоза сокращается вдвое.

Наибольшее проявление эрозионных процессов на отвалах, сложенных глинистыми породами, отмечалось с возрастом, что хорошо иллюстрируется особенностями зарастания 16-летнего отвала участка Восточный. Это, вероятно, связано с переуплотнением пород отвалов со временем, что препятствует развитию растительности и закреплению грунтов отвала корневой системой растений. Формирование растительности на этих отвалах идет по луговому типу [31]. Нашими исследованиями установлено, что узкая полоска дубового леса с включениями *Tilia amurensis* и *Acer mono*, с развитым кустарниковым ярусом из *Lespedeza bicolor*, вплотную примыкающая к изученному 16-летнему отвалу, не оказывала заметного влияния на его зарастание древесными породами. Вследствие естественных причин, таких как эрозия субстрата, высокая плотность грунтов и невозможность распространения семян дуба вверх по склону, развитие древесно-кустарниковой растительности здесь сильно затруднено. Для улучшения формирования древостоев необходима планировка размещения отвалов ниже участков с естественными лесными сообществами, что будет способствовать естественному распространению семян.

Неоднократно исследователями отмечалось, что естественное восстановление растительного покрова в техногенных ландшафтах идет по зональному типу. В то же время при исследовании разновозрастных отвалов Павловского месторождения (3–30 лет) отмечено, что сообществ, отражающих зональный тип растительности, на отвалах не обнаружено [10].

Кислотность глинистых пород отвалов на участке Восточный снижается по истечении 8 лет в верхней 50-см толще [15]. Легкосуглинистые породы 8-летнего отвала на участке Северная депрессия с развитыми на нем пионерными растительными группировками имели повышенную кислотность.

В целом исследуемые типы местообитаний пригодны для естественного возобновления древесной растительности малотребовательными видами. Однако если в некоторых работах указывается, что данный процесс идет довольно успешно, то в условиях муссонного климата нашей территории эрозионные процессы являются основным сдерживающим фактором самозарастания.

Заключение

Большую часть флоры отвалов на изученных участках Павловского месторождения составляли травянистые многолетники семейств Роасеae, Asteraceae и Fabaceae. Существенную роль в процессе самозарастания, особенно на его начальном этапе, играл *Equisetum arvense*.

Отвалы, сложенные породами легкого гранулометрического состава с крутизной склонов 25°, в первое 10-летие практически не зарастали в силу сильных эрозионных процессов. Развитые здесь пионерные растительные группировки характеризовались низким проективным покрытием и очень малыми запасами фитомассы. В таких условиях педогенные процессы развиты слабо, формируются эмбриоземы инициальные (Spolic Technosols (Loamic)), являющиеся «нуль-моментом» развития почв на отвалах.

При более благоприятных формах рельефа отмечалось активное возобновление древесной растительности уже к 15-му году после отсыпки отвала. Формировался полноценный древесный ярус с присутствием лесных видов травянистой растительности, что способствовало развитию гумусового горизонта на выровненной поверхности отвала. Это стадия развития замкнутого фитоценоза на эмбриоземе гумусово-аккумулятивном (Spolic Technosols (Humic, Loamic)). На склонах отвала при этом развиты сложные растительные группировки на эмбриоземе дерновом (Spolic Technosols (Suprafollic, Loamic)).

Развитие растительности на отвалах 16-летнего возраста, сложенных породами тяжелого гранулометрического состава, оставалось на стадии сложных растительных группировок. Дерновый горизонт в таких условиях не формировался, развиты эмбриоземы органо-аккумулятивные (Spolic Technosols (Prototofollic, Clayic)). Обширные участки отвала были подвержены эрозионным процессам, где растительность практически отсутствовала, эмбриоземы находились на инициальной стадии развития (Spolic Technosols (Clayic)).

Формирование фитоценозов на отвалах, сложенных породами глинистого состава участка Восточный, идет по луговому типу, что связано с характером прилегающих растительных формаций и неблагоприятными свойствами тяжелых глинистых пород для прорастания и закрепления семян древесной растительности. На отвалах участка Северная депрессия, сложенных более легкими породами, приживаемость древесных видов растений выше.

Установлено, что в первые годы после отсыпки породы отвалов мало пригодны для биологической рекультивации в силу их высокой кислотности. По мере зарастания отмечено увеличение органического углерода, основных элементов питания растений и снижение кислотности пород отвалов.

Одним из основных сдерживающих факторов развития стабильных фитоценозов на отвалах являются процессы водной эрозии. Для предотвращения эрозионных процессов в условиях муссонного климата наиболее эффективным будет проведение террасирования на отвалах. На глинистые отвалы рекомендуется нанесение плодородного слоя после их планировки.

Таким образом, на территории одного месторождения процессы самозарастания отвалов могут иметь различную скорость и направленность в зависимости от особенностей рельефа, гранулометрического состава пород

отвалов и типа прилегающих растительных сообществ. Соответственно, при решении вопросов рекультивации необходим индивидуальный подход к каждому объекту рекультивации с учетом естественных процессов самовосстановления.

Список источников

1. Гусев А.П. Особенности сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека (на примере юго-востока Белоруссии) // Сибирский экологический журнал. 2012. № 2. С. 231–236. doi: 10.1134/S1995425512020060
2. Патова Е.Н., Кулюгина Е.Е., Денева С.В. Процессы естественного восстановления почв и растительного покрова на отработанном угольном карьере (Большеземельская тундра) // Экология. 2016. № 3. С. 173–179.
3. Prach K., Lencova K., Rehoukova K., Dvorakova H., Jirova A., Konvalinkova P., Mudrak O., Novak J., Trnkova R. Spontaneous vegetation succession at different central European mining sites: a comparison across series // Environmental Science and Pollution Research. 2013. № 20. PP. 7680–7685. doi: 10.1007/s11356-013-1563-7
4. Lei H., Peng Z., Yigang H., Yang Z. Vegetation and soil restoration in refuse dumps from open pit coalmines // Ecological Engineering. 2016. Vol. 94. PP. 638–646. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.06.108
5. Chu Zx., Wang Sc. & Wang Xm. Distribution pattern and limiting factors of vegetation in coal waste pile of Xinzhuangzi coal mine in Huainan // Journal of Coal Science and Engineering (China). 2012. Vol. 18. PP. 413–417. doi: 10.1007/s12404-012-0414-3
6. Куприянов А.Н., Морсакова Ю.В. Начальные этапы формирования растительного покрова на техногенных экотопах Кузбасса // Сибирский экологический журнал. 2008. № 2. С. 255–261.
7. Zhao Y., Zhang P., Hu Y., Huang L. Effects of Re-vegetation on Herbaceous Species Composition and Biological Soil Crusts Development in a Coal Mine Dumping Site // Environmental Management. 2016. Vol. 57, № 2. PP. 298–307. doi: 10.1007/s00267-015-0607-9
8. Sokolov D.A., Androkhonov V.A., Abakumov E.V. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 6–32. doi: 10.17223/19988591/56/1
9. Ивакина Е.В., Осипов С.В. Естественное и искусственное лесовосстановление в горнопромышленных ландшафтах Дальнего Востока России // Сибирский лесной журнал. 2016. № 2. С. 6–21. doi: 10.15372/SJFS20160201
10. Сибирина Л.А., Полохин О.В., Жабыко Е.В. Начальные этапы формирования растительного покрова на техногенных экотопах Приморского края // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (6). С. 1539–1542.
11. Денисов Н.И., Саранчук А.П., Сеница А.А. Восстановление растительного покрова на техногенных ландшафтах севера Приморского края (отвалах буроугольных месторождений) // Природообустройство. 2016. № 5. С. 114–122.
12. Костенков Н.М., Пуртова Л.Н., Верхолат В.П. Растительность и запасы органического вещества в фитоценозах техногенных ландшафтов (на примере Лучегорского угольного разреза Приморского края) // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2011. № 4 (158). С. 73–80.
13. Ивакина Е.В., Якубов В.В., Осипов С.В. Сосудистые растения участка угледобычи «Лузановский» (российский Дальний Восток) // Сибирский экологический журнал. 2013. № 2. С. 234–247.
14. Осипов С.В., Черданцева В.Я., Галанина И.А., Якубов В.В. Видовой состав и эколого-ценотические спектры сосудистых растений, мхов и лишайников на участках золотодобычи в таежной зоне Нижнего Приамурья (Дальний Восток) // Сибирский экологический журнал. 2008. № 4. С. 553–569.

15. Костенков Н.М., Комачкова И.В., Пуртова Л.Н. Почвы техногенных ландшафтов Приморья (Лучегорский и Павловский угольные разрезы) // Почвоведение. 2013. № 11. С. 1283–1293. doi: 10.7868/S0032180X13110075
16. Витвицкий Г.Н. Климат // Природные условия и естественные ресурсы СССР: Южная часть Дальнего Востока / ред. В.В. Никольская, А.С. Хоментовский. М. : Наука, 1969. С. 70–96.
17. Степанько А.А. Агрогеографическая оценка земельных ресурсов и их использование в районах Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 1992. 114 с.
18. Колесников Б.П. Растительность // Природные условия и естественные ресурсы СССР: Южная часть Дальнего Востока / ред. В.В. Никольская, А.С. Хоментовский. М. : Наука, 1969. С. 206–250.
19. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. : Наука, 1971. 334 с.
20. Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шретер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М. ; Л. : Наука, 1966. 491 с.
21. Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд. М. : Высшая школа, 1973. 384 с.
22. Агрохимические методы исследования почв / под ред. А.В. Соколова. М. : Наука, 1975. 656 с.
23. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. 2-е изд. М. : МГУ, 1970. 487 с.
24. Курачев В.М., Андроханов В.А. Классификация почв техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2002. № 3. С. 255–261.
25. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. Vienna, Austria : International Union of Soil Sciences, 2022. 236 p.
26. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии: введение в статистический анализ биологических явлений и процессов. Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 1992. 168 с.
27. Коронатова Н.Г., Милыева Е.В. Сукцессия фитоценозов при зарастании выработанных карьеров в подзоне северной тайги Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2011. № 5. С. 697–705.
28. Кандрашин Е.Р. Сингенез и продуктивность естественной растительности и полукультур фитоценозов на отвалах угольных разрезов Кузбасса // Почвообразование в техногенных ландшафтах. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-е, 1979. С. 163–171.
29. Комачкова И.В., Пуртова Л.Н. Гумусное состояние и энергозапасы почв техногенных ландшафтов Приморья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3 (19). С. 7–17.
30. Трефилова О.В., Ефимов Д.Ю., Оскорбин П.А., Мурзакматов Р.Т. Фитомасса растительных сообществ на отвалах угольных разрезов юга Средней Сибири // Сибирский лесной журнал. 2016. № 6. С. 38–48. doi: 10.15372/SJFS20160604
31. Шенников А.П. Луг // Большая советская энциклопедия. 2-е изд. М., 1954. Т. 25. С. 443–448.

References

1. Gusev AP. Features of plant succession in landscapes disturbed by anthropogenic activity (by example of southeastern Belarus). *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5(2):174–178. doi: 10.1134/S1995425512020060
2. Patova EN, Kulyugina EE, Deneva SV. Processes of natural soil and vegetation recovery on a worked-out open pit coal mine (Bol'shezemel'skaya tundra). *Russian Journal of Ecology*. 2016;47(3):228–233. doi: 10.1134/S1067413616020119
3. Prach K, Lencova K, Rehounkova K, Dvorakova H, Jirova A, Konvalinkova P, Mudrak O, Novak J, Trnkova R. Spontaneous vegetation succession at different central European mining sites: a comparison across seres. *Environmental Science and Pollution Research*. 2013;20:7680–7685 doi: 10.1007/s11356-013-1563-7

4. Lei H, Peng Z, Yigang H, Yang Z. Vegetation and soil restoration in refuse dumps from open pit coalmines. *Ecological Engineering*. 2016;94:638-646. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.06.108
5. Chu Zx, Wang Sc, Wang Xm. Distribution pattern and limiting factors of vegetation in coal waste pile of Xinzhuangzi coal mine in Huainan. // *Journal of Coal Science and Engineering (China)*. 2012;18:413-417. doi: 0.1007/s12404-012-0414-3.
6. Kupriyanov AN, Morsakova YuV. Initial stages of the formation of plant cover on industry-caused ecotopes of the Kuznetsk Basin. *Siberian Journal of Ecology*. 2008;15(2):255-261. In Russian, English abstract
7. Zhao Y, Zhang P, Hu Y, Huang L. Effects of re-vegetation on herbaceous species composition and biological soil crusts development in a coal mine dumping site. *Environmental Management*. 2016;57(2):298-307. doi: 10.1007/s00267-015-0607-9
8. Sokolov DA, Androkhonov VA, Abakumov EV. Soil formation in technogenic landscapes: trends, results, and representation in the current classifications (Review). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya - Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:6-32. doi: 10.17223/19988591/56/1
9. Ivakina EV, Osipov SV. Natural and artificial reforestation in the mining landscapes of the Russian Far East. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal-Siberian Journal of Forest Science*. 2016;2:6-21. In Russian, English abstract doi: 10.15372/SJFS20160201
10. Sibirina LA, Polokhin OV, Zhabyko EV. Initial stages of the formation of plant cover on industry-caused ecotopes of the Primorsky territory. *Izvestiya of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1 (6)):1539-1542. In Russian, English abstract
11. Denisov NI, Saranchuk AP, Sinita AA. Revegetation of the plant cover on technogenic landscapes of the north of Primorie territory (dumps of brown-coal fields). *Prirodoobustroystvo*. 2016;5:114-122. In Russian, English abstract
12. Kostenkov NM, Purtova LN, Verkholat VP. Vegetation and organic matter reserves in phytocenosis of technogenic landscapes (by the example of Luchegorsk coal field of Primorsky Krai). *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2011;4(158):73-80. In Russian, English abstract
13. Ivakina EV, Osipov SV, Yakubov VV. Vascular plants of the Luzanovskii open-pit coal-mining station (Russian Far East). *Contemporary Problems of Ecology*. 2013;6(2):187-198. doi: 10.1134/S1995425513020054
14. Osipov, SV, Cherdantseva, VY, Galanina, IA, Yakubov VV. Species composition and ecologo-phytocenotic spectra of vascular plants, mosses, and lichens on gold-mining sites in the taiga zone of the lower Amur River basin, the Russian Far East. *Contemporary Problems of Ecology*. 2008;1:425-439. doi: 10.1134/S1995425508040061
15. Kostenkov NM, Komachkova IV, Purtova LN. Soils of technogenic landscapes in the Far East: The Luchegorsk and Pavlovsk coal strip mines. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(11):1049-1058. doi: 10.1134/S1064229313110057
16. Vitvitskiy GN. Klimat [Climate]. In: *Prirodnye usloviya i estestvennye resursy SSSR: Yuzhnaya chast' Dal'nego Vostoka* [Natural conditions and natural resources of the USSR: Southern part of the Far East]. Nikol'skaya VV, Khomentovskiy AS, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1969. pp. 70-96. In Russian
17. Stepan'ko AA. Agrogeograficheskaya otsenka zemel'nykh resursov i ikh ispol'zovanie v rayonakh Dal'nego Vostoka [Agrogeographical assessment of land resources and their use in the Far East]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 1992. 114 p. In Russian
18. Kolesnikov BP. Rastitel'nost' [Vegetation]. In: *Prirodnye usloviya i estestvennye resursy SSSR: Yuzhnaya chast' Dal'nego Vostoka* [Natural conditions and natural resources of the USSR: Southern part of the Far East]. Nikol'skaya VV, Khomentovskiy AS, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1969. pp. 206-250. In Russian
19. Ramenskiy LG. Izbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova [Selected works. Problems and methods of studying races]. Leningrad: Nauka Publ.; 1971. 334p. In Russian

20. Vorob'ev DP, Voroshilov VN, Gorovoy PG, Shreter AI. Opredelitel' rasteniy Primor'ya i Priamur'ya [The determinant of plants in Primorskiy territory and the Amur region]. M.–L.: Nauka, Leningrad branch Publ.; 1966. 491 p. In Russian
21. Voronov AG. Geobotanika [Geobotany]. 2nd ed. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1973. 384 p. In Russian
22. Agrokhimicheskie metody issledovaniya pochv [Agrochemical methods for soil research]. Sokolov AV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 656 p. In Russian
23. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Guide to chemical analysis of soils]. 2nd ed. Moscow: Moscow State University; 1970. 487 p. In Russian
24. Kurachev VM, Androkhonov VA. Klassifikatsiya pochv tekhnogennykh landshtaftov [Classification of soils in technogenic landscapes]. *Siberian Journal of Ecology*. 2002;3:255-261. In Russian
25. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. International Union of Soil Sciences. Vienna, Austria, 2022. 236 p.
26. Ivanter EV, Korosov AV. Osnovy biometrii: vvedenie v statisticheskiy analiz biologicheskikh yavleniy i protsessov [Fundamentals of biometrics: an introduction to statistical analysis of biological phenomena and processes. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University Publ.; 1992. 168 p. In Russian
27. Koronatova NG, Milyaeva EV. Plant community succession in post-mined quarries in the northern-taiga zone of West Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;4(5):513-518. doi: 10.1134/S1995425511050109
28. Kandrashin ER. Singenez i produktivnost' estestvennoy rastitel'nosti i polukul'tur fitotsenozov na otvalakh ugol'nykh razrezov Kuzbassa [Syngenes and productivity of natural vegetation and semi-cultures of phytocenoses on the dumps of Kuzbass coal mines]. In: Pochvoobrazovanie v tekhnogennykh landshtaftakh [Soil formation in technogenic landscapes]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publ.; 1979. pp. 163-171. In Russian
29. Komachkova IV, Purtova LN. Humus state and energy stocks of soils of technogenic landscapes of the south of Primorye. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2012; 3(19):7-17. In Russian, English summary
30. Trefilova OV, Efimov DYU, Oskorbin PA, Murzakmatov RT. Phytomass of plant communities at the dumps of opencast coal mines in the south of Central Siberia. *Sibirskiy Lesnoj Zhurnal-Siberian Journal of Forest Science*. 2016;6:38-48. doi: 10.15372/SJFS20160604
31. Shennikov A P. Lug [Meadow]. In: Bol'shaya Sovetskaya Entsiklopediya [Great Soviet Encyclopedia]. 2nd ed. Vol. 25 Moscow: Sovetskaya Entsiklopediya Publ.; 1954. pp. 443-448. In Russian

Информация об авторах:

Киселева Ирина Владимировна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории почвоведения и экологии почв Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

E-mail: kiseleva-iv@inbox.ru

Перепелкина Полина Александровна – м.н.с. сектора геоботаники Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

E-mail: polly2004@list.ru

Бурдуковский Максим Леонидович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории почвоведения и экологии почв Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

E-mail: burmaxs@inbox.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Irina V. Kiseleva, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of soil science and soil ecology laboratory, Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: kiseleva-iv@inbox.ru

Polina A. Perepelkina, Junior Researcher, Geobotany Sector Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: polly2004@list.ru

Maxim L. Burdukovskii, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of soil science and soil ecology laboratory Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: burmaxs@inbox.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.04.2022;
одобрена после рецензирования 05.08.2023; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 25.04.2022;
approved after reviewing 05.08.2023; accepted for publication 18.03.2024.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья
УДК 597.5.574.34
doi: 10.17223/19988591/65/5

Плотность и биомасса арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из двух олиготрофных озер на участках, различных по кормности

Федор Сергеевич Лобырев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ), Москва, Россия, lobyrev@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

Аннотация. На основе сетных уловов получены оценки плотности и биомассы арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) из различных точек озер Лама и Капчук (Красноярский край); построена динамика отношения «масса–длина» для локальных популяций из каждой точки. Путем попарных сравнений количественных параметров выявлены статистически значимые различия по плотности и биомассе изучаемых группировок в отдельных точках. Уникальная для каждой станции динамика отношения «масса – длина» свидетельствует о стабильности плотностных параметров на период сбора данных. Относительно высокая плотность гольца в предустьевых зонах нерестовых рек указывает на аттрактивное действие аллохтонного органического вещества. Выдвинута гипотеза о формировании градиента плотностных показателей в соответствии с градиентом кормности в отдельных озерах. Гольц-«пучеглазка», считающийся глубоководным видом, представлен в уловах, полученных с глубин 12–28 м, где доля самок с икрой на III–IV стадии зрелости достигает 30%.

Ключевые слова: арктический гольц, «пучеглазка», плотность, биомасса, масса–длина, Лама, Капчук

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 17-04-00063.

Благодарность: автор выражает благодарность А.Г. Основу, МГУ им. М.В. Ломоносова за организацию экспедиции и Павлову Д.А. за консультации.

Для цитирования: Лобырев Ф.С. Плотность и биомасса арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) из двух олиготрофных озер на участках, различных по кормности // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 92–110. doi: 10.17223/19988591/65/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/65/5

Density and biomass of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) from the two oligotrophic lakes at biotopes with different trophic levels

Feodor S. Lobyrev

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation, lobyrev@mail.ru,
<https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

Summary. This investigation is aimed to estimate density and biomass of Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) from four points, different in trophic level and located in two oligotrophic lakes – Lama and Kapchuk, in Krasnoyarsk Territory and Taimyr, respectively. The samples were collected by gillnets from August 5 to September 3, 2019, near the mouths of two spawning rivers: the Nikita-Yuryah river flowing into Lake Kapchuk (69°48'N, 90°98'E) and the Bunisyak river flowing into Lake Lama (69°39'N, 91°59'E). One station was also chosen for each lake ~ 4 km away from the rivers' mouths: the point (69°48'N, 91°88'E) on Lake Kapchuk and the point (69°41'N, 91°52'E) on Lake Lama. The sampling was conducted by placing single-walled gillnets with a mesh size of 20, 30 and 40 mm on the bottom, with 12 hours of fishing time. In total, there were 239 specimens of charr belonging to five morphotypes.

Charr density in the four points was as follows, point 1-0.014 ind/m³, point 2-0.024 ind/m³, point 3-0.011 ind/m³, and point 4-0.027 ind/m³; charr biomass was: point 1-1.69 g/m³, point 2-4.72 g/m³, point 3-3.55 g/m³, and point 4-5.04 g/m³. In addition, the weight-length relationship was plotted jointly for all morphotypes from the four points. By means of pairwise comparisons of quantitative parameters (density and biomass), statistically significant differences in density and biomass were revealed between populations from the lake points and those from rivers' mouths. The weight-length relationship is unique for each station that indicates stability of density and biomass values for the period of data collection. The relatively high charr density in the pre-mouth zones of spawning rivers demonstrates attractive effect of allochthonous organic introduced by the river flow. One of the morph, the “Goggle-eyed” charr (considered a deep-water species), is represented in the catches obtained from depths of 12–28 m, where the ratio of females at maturity stages III-IV reaches 30%.

A comparative analysis of density and biomass carried out in different habitats allows assuming that there are background density and biomass of charr (and other species of fish) in both lakes, which is significantly lower than those in the high-trophic areas confined to the pre-mouth zones of spawning rivers. This hypothesis is also confirmed by the statistical analysis results which indicate non-random differences in density and biomass values. The fact that all morphotypes inhabit the same biotope may indicate wide feeding spectra of each morph, which makes it possible to effectively consume food resources in oligotrophic lakes. Therefore, it can be assumed that if Baranov's principle of the dependence of fish abundance on food abundance is true for individual water bodies, it will also be true for zones/biotopes of one water body with different trophic levels. In this regard, the hypothesis that the gradient of density and biomass of charr population is equivalent to the gradient of trophic levels will be valid.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 54 References.

Keywords: arctic charr, “goggle-eyed” charr, density, biomass, weight–length relationships, Lama, Kapchuk

Fundings: This work was partially supported by Russian Foundation for Basic Research (Grant № 17-04-00063).

Acknowledgments: The author expresses gratitude to Osnov A.G., Lomonosov Moscow State University, for organizing the expedition and to Pavlov D.A. for consulting.

For citation: Lobyrev FS. Density and biomass of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) from the two oligotrophic lakes at biotopes with different trophic levels. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:92-110. doi: 10.17223/19988591/65/5

Введение

Распределение рыб в экологическом отношении является фундаментальной проблемой современной ихтиологии, тесно связанной с такими явлениями, как миграция, нагул и воспроизводство [1]. В рамках современных подходов учет распределения гидробионтов важен для изучения демографических и экосистемных процессов, разработки рабочих моделей биосистем, а также решения ряда хозяйственных вопросов [2, 3]. Относясь к числу базовых понятий при определении биоресурсного потенциала водных экосистем, динамика численности рыб в пространстве и времени учитывается в различных стратегиях рационального использования биоресурсов [4–6]. Корректное описание распределения рыб и его интерпретация как многопланового экологического явления, таким образом, актуальны в любых сферах биологических исследований.

Формирование представлений о распределении рыб в конкретном водоеме базируется на оценках, полученных с помощью так называемых *статического* и *динамического* подходов [1]. Статичный подход связан с выявлением распределения рыбы по акватории в текущий момент времени [7–9], динамический подход подразумевает описание динамики количественных характеристик популяции, плотности и биомассы, в пространстве и времени с учетом как случайного (ситуационного) перемещения рыбы по водоему, так и направленного, обусловленного миграционным поведением [10–12]. Хотя динамический подход предоставляет существенно более полную информацию, в силу ограниченных возможностей и прежде всего времени исследователь чаще всего довольствуется именно статичной картиной плотностных параметров.

Распределение рыб в озерных и речных системах имеет свои особенности. В речных системах течение играет ключевую роль как фактор среды, обуславливающий биотопическую неоднородность как в поперечном, так и в продольном направлениях водотока [13–16], являясь также движущей силой и для самих гидробионтов, канализируя их перемещение в пространстве [17, 18]. В противоположность этому водная среда озерных систем характеризуется значительно меньшей лабильностью, а сами озерные системы – более высокой монотонностью биотопов и размытостью количественных характеристик абиотических параметров [19, 20]. Это накладывает свой отпечаток на характер распределения ихтиофауны по акватории водоема, на особенности перемещения рыбы и на величины плотностных показателей.

Величины локальной плотности и биомассы вида по акватории формируются одновременно под влиянием как случайных причин, не поддающихся количественному анализу, так и факторов / параметров среды, которые можно непосредственно оценить и измерить [21, 22]. Множество случайных причин ответственно прежде всего за мозаичность распределения рыбы по акватории [23], а под воздействием факторов среды, среди которых особую роль играет трофический фактор, формируется *порядок* величин плотностных характеристик, определяющий среднее значение плотности и биомассы по водоему, а также границы колебания этих величин [24, 25]. В этой связи ключевая роль в озерных экосистемах отводится трофическому статусу, на фоне которого совместно с другими параметрами среды определяются видовой состав ихтиофауны, внутривидовая структура и количественные популяционные характеристики [26].

Работы, связанные с анализом пространственного распределения рыб в зависимости от величин параметров среды, представляются актуальными как в теоретическом плане – в связи с необходимостью выявления закономерностей формирования, пространственной организации и функционирования ихтиоценозов в водоемах различных широт, так и с позиции охраны и рационального использования рыбных ресурсов, подверженных антропогенному воздействию [27]. Такие исследования важны для любых водных объектов и в особенности для водоемов охранных зон, где массовые виды помимо прочего определяют и рекреационную привлекательность особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

Озера Лама и Капчук, Красноярский край, п-ов Таймыр, являются олиготрофными озерами [28], расположенными на границе заповедника «Путанский». Площадь оз. Лама 318 км², глубина свыше 200 м; согласно государственному водному реестру, в озеро впадает 10 крупных рек, из которых наибольшую протяженность имеют нерестовые реки Микчангда (129 км) и Бунисяк (41 км). Площадь оз. Капчук 23 км², глубина 110 м; в озеро впадают реки Никита-Юрэх (40 км) и Деме (29 км). Из оз. Капчук вытекает р. Капчук протяженностью около 2,5 км, соединяющая оз. Капчук с оз. Лама. В озерах обитают около 20 видов рыб, в том числе и арктический голец *Salvelinus alpinus* (L.) – перспективный объект биологических исследований различных направлений [29–31], а также привлекательный объект любительского рыболовства.

Цель работы заключается в интерпретации оценочной плотности и биомассы арктических гольцов в четырех точках на оз. Лама и оз. Капчук в связи с наблюдаемыми факторами среды. Задачами исследования являются получение оценок плотности и биомассы на основе уловов жаберных сетей, построение отношений «масса – длина» как одного из показателей роста и общий анализ причин, определяющих величины плотностных характеристик; метод оценки плотности записан в коде языка R и размещен в репозитории <https://github.com/ItaiVR/Lobyrev-selectivity>. Настоящая работа может иметь важное значение в свете последствий техногенной катастрофы из-за разлива в 2020 г. дизельного топлива на ТЭЦ-3 в Кайеркане (район Норильска), что оказало крайне негативное воздействие на водную биоту

одного из участков Норило-Пясинской озерно-речной системы [32, 33], к которой принадлежат и данные озера.

Материалы и методы

Выборки гольца получены сетным ловом в период с 5 августа по 3 сентября в 2019 г. вблизи устьев двух нерестовых рек: р. Никита-Юрэх, впадающей в оз. Капчук ($69^{\circ}48'N$, $90^{\circ}98'E$), и р. Бунисяк, впадающей в оз. Лама ($69^{\circ}39'N$, $91^{\circ}59'E$); средние глубины лова 15 и 12 м соответственно. Были также выбраны по одной контрольной станции для каждого озера: точка с координатами ($69^{\circ}48'N$, $91^{\circ}88'E$) на оз. Капчук и точка ($69^{\circ}41'N$, $91^{\circ}52'E$) на оз. Лама; глубины лова 18 и 28 м соответственно. Станции пронумерованы в порядке облова: оз. Капчук – станция (1), оз. Капчук, р. Никита-Юрэх – станция (2), оз. Лама – станция (3) и оз. Лама, р. Бунисяк – станция (4) (рис. 1). Обловы проведены одновременной постановкой на дно одностенных жабберных сетей шага ячеи 20, 30 и 40 мм; длина и высота каждой сети 30 и 1,5 м соответственно, время лова ~12 ч. Всего произведено обловов: станция (1) – 3 облова, станция (2) – 3, станция (3) – 2 и станция (4) – 7 обловов. В процессе первичной обработки уловов все рыбы были измерены, взвешены и сфотографированы, взяты отолиды на возраст, а также сняты параметры для оценки плотности: максимальный охват тела, длина челюсти и принадлежность к классу «объясчавшихся» и «запутавшихся» рыб (см. методику).

Расчет плотности и биомассы произведен с использованием метода оценки плотности по сетным уловам [34, 35] и представлен в репозитории https://github.com/Feodor1974/Charr_Lama_Kapchuk. В русскоязычном сегменте метод описан в статье, посвященной популяционным характеристикам трех массовых видов рыб в одном из озер национального парка «Себежский» [36].

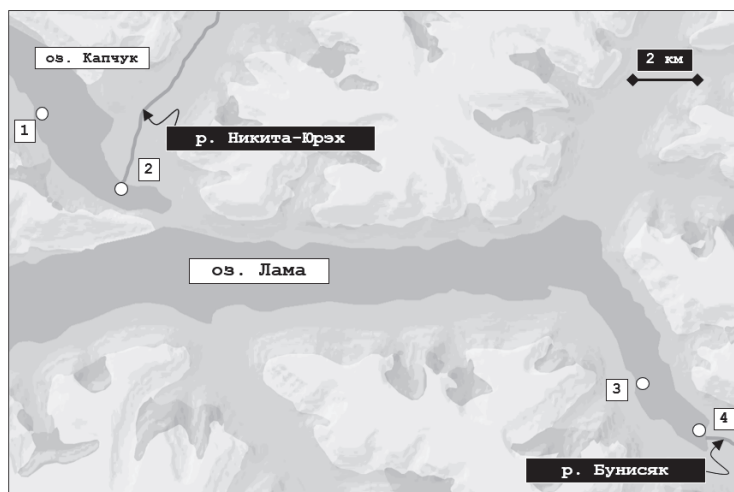


Рис. 1. Карта-схема района исследования; цифрами указаны места облова в озерах Лама и Капчук

[Fig. 1. Map of the research area; the numbers indicate the sampling points in lakes Lama and Kapchuk]

Результаты исследования и обсуждение

Суммарная выборка гольцов по четырем точкам составила 239 экз. (табл. 1). Совместно с гольцом в уловах было отмечено 41 экз. сига (*Coregonus lavaretus*), 4 валька (*Prosopium cylindraceum*), 9 сибирских ряпушек (*Coregonus sardinella*) и 23 налима (*Lota lota*). Эти рыбы не представлены в таблице, однако они учитывались при оценке плотности гольца как конкурирующие за рабочую поверхность полотна сети. Возраст гольцов определен лишь частично, что не позволило построить функции линейного и массового роста, в связи с чем для косвенной оценки роста использовалось широко применяемое в ихтиологическом анализе соотношение «масса – длина» [37–39]. Доли гольцов разных форм, средняя выборочная длина и разброс длин представлены в табл. 2; формы гольцов определены на основании результатов морфологического и генетического анализа текущего материала [30].

Оценки плотности гольца в четырех точках составляют: точка 1 – 0,014 экз./м³, точка 2 – 0,024 экз./м³, точка 3 – 0,011 экз./м³ и точка 4 – 0,027 экз./м³; оценки биомассы представлены следующими величинами: точка 1 – 1,69 г/м³, точка 2 – 4,72 г/м³, точка 3 – 3,55 г/м³ и точка 4 – 5,04 г/м³. Плотностные характеристики отдельных форм гольцов по всем точкам пропорциональны доле каждой формы в улове (табл. 2). Помимо расчета количественных оценок, построена динамика отношения «масса – длина» совместно для всех форм в четырех точках (рис. 2, *a–d*).

Таблица 1 [Table 1]

Размерный состав гольца в уловах по каждой станции и в сетях разной ячеи
(О – обьячаявшиеся рыбы, З – запутавшиеся рыбы)
[Size composition of charr in the catches from each station and in the nets of different mesh
(O – enmeshed fish, Z – entangled fish)]

Длина, см [Length, cm]	Номер станции [Station number]				Размер ячеи жаберной сети [Gillnet mesh size]					
					ячея 20 мм [mesh 20 mm]		ячея 30 мм [mesh 30 mm]		ячея 40 мм [mesh 40 mm]	
	1	2	3	4	О	З	О	З	О	З
14	–	–	–	1	–	1	–	–	–	–
15	–	–	1	1	–	2	–	–	–	–
16	–	1	–	1	–	2	–	–	–	–
17	2	–	–	7	4	3	–	1	–	1
18	–	3	1	6	5	3	–	2	–	–
19	2	4	–	12	9	7	–	2	–	–
20	2	1	–	11	8	5	–	1	–	–
21	1	3	2	14	12	6	–	2	–	1
22	2	–	1	7	5	1	–	3	–	1
23	2	2	–	7	6	3	–	1	–	1
24	6	3	2	2	5	4	–	3	–	1
25	4	2	–	1	3	2	1	1	–	–
26	4	2	1	4	2	2	2	3	–	2
27	1	–	–	1	–	–	1	–	1	–
28	1	9	–	2	1	–	6	2	2	1
29	–	3	–	2	1	1	1	–	1	1

Длина, см [Length, cm]	Номер станции [Station number]				Размер ячеи жаберной сети [Gillnet mesh size]					
					ячея 20 мм [mesh 20 mm]		ячея 30 мм [mesh 30 mm]		ячея 40 мм [mesh 40 mm]	
	1	2	3	4	О	3	О	3	О	3
30	3	2	4	1	1	—	3	2	3	1
31	1	4	6	1	1	1	4	2	2	2
32	1	4	2	3	—	1	4	2	3	—
33	—	2	3	6	—	1	3	1	4	2
34	—	5	1	4	—	1	2	3	3	1
35	1	4	—	4	—	—	2	2	3	2
36	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—
37	—	1	—	3	—	—	1	—	1	2
38	—	5	—	—	—	—	1	2	1	—
39	—	2	—	1	—	—	—	1	1	1
40	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—
41	—	—	—	2	—	—	—	—	1	1
42	1	1	1	—	—	—	—	1	—	2
43	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2
44	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
45	1	1	—	—	—	—	—	—	—	2
46	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
47	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
48	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2
49	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
50	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Итого [Totals]	239 экз. [ind.]				239 экз. [ind.]					

Таблица 2 [Table 2]

**Средняя, минимальная и максимальная длины гольцов различных форм
в уловах по четырем точкам и их доли в уловах (по [30])**
[The average, minimum and maximum length of charr of different morphotypes in catches
from four points, and their ratios in the samples (according [30])]

Номер станции [Station number]	1	2	3	4
Боганидская паляя [Boganida charr]	18,5 – 45,6 31,3 (0,06)	18,0 – 50,4 29,2 (0,08)	30,6 – 37,2 33,9 (0,09)	16,2 – 41,9 25,9 (0,26)
Голец Дрягина [Dryagin's charr]	—	16,9 – 49,3 28,6 (0,01)	24,7 – 44,2 35,4 (0,38)	14,0 – 39,6 25,2 (0,38)
Голец-«пучеглазка» [Goggle-eyed charr]	21,1 – 39,3 27,6 (0,13)	20,5 – 48,5 31,5 (0,22)	26,1 – 50,7 35,7 (0,46)	17,7 – 41,6 27,3 (0,23)
Горный голец [Mountain charr]	18,0 – 43,9 30,8 (0,09)	19,2 – 44,8 32,7 (0,20)	—	18,6 – 43,8 35,7 (0,13)
«Основная» форма [“Main” morphotype]	19,8 – 49,5 32,4 (0,72)	26,3 – 39,9 36,5 (0,49)	24,3 – 38,6 37,1 (0,07)	—
Объемы выборок, экз. [Sample size, ind.]	36	74	25	104

Примечание. Над чертой: min–max (см); под чертой: средняя длина (см) и доля гольцов данной формы от общей численности в улове в данной точке (в скобках).
[Note. Above the line: min–max (cm); below the line: the average length (cm) and the ratio of a given morphotype in the sample from a given point (in parentheses)].

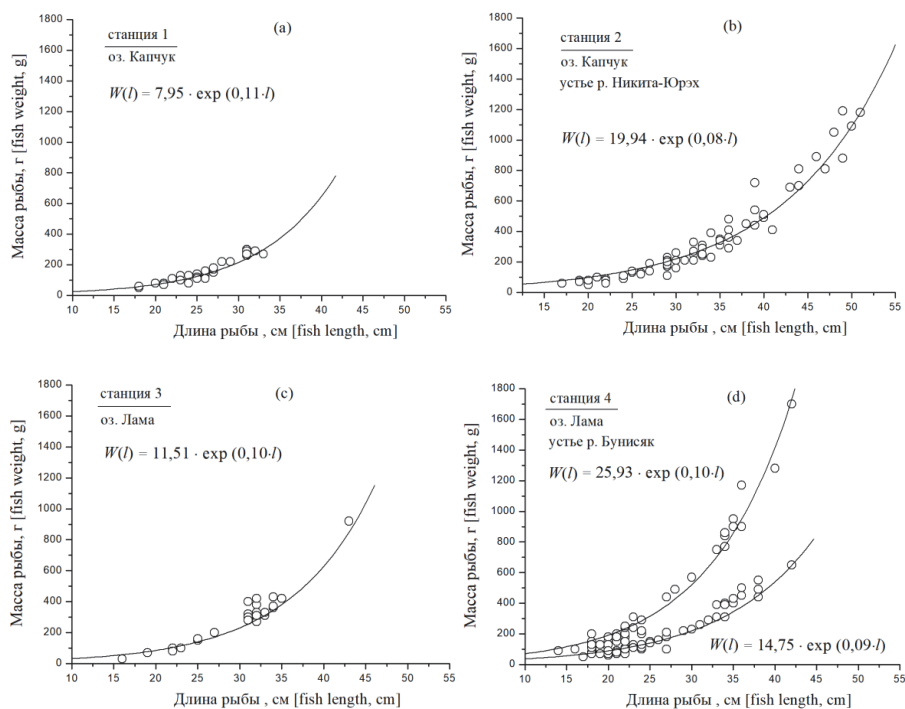


Рис. 2. Динамика отношений «масса – длина» для голец в четырех точках;

$W(l)$ – средняя индивидуальная масса рыбы размера l

[Fig. 2. “Weight–length” relationships for char from four stations;

$W(l)$ – an average weight of fish of size l]

Существует множество абиотических и биотических факторов среды, в совокупности определяющих плотностные характеристики и пространственное распределение рыб данного вида в конкретном водоеме в текущий момент времени. Основными ответами организма на определенные величины параметров среды являются а) рост, детерминирующий время созревания и готовность к размножению, и б) движение как составная часть кормового и репродуктивного поведения [41]. Для анализа, тем не менее, необходимо выбрать ограниченное количество факторов, в первую очередь определяющих плотность и биомассу вида на исследуемой территории. Известный советский ихтиолог Ф.И. Баранов предложил ставить во главу угла трофический фактор, показывая, что обилие рыб в водоеме обуславливается прежде всего кормностью и что все прочие естественно-исторические факторы важны, главным образом, постольку, поскольку они отражаются на кормности водоема [41]. Помимо этого, анализ проводился с учетом следующих явлений, широко представленных в природных системах: а) аллохтонное вещество в дистрофных и олиготрофных водоемах создает очаги плотности кормовых организмов, что вызывает аттрактивный трофический эффект у консументов высшего порядка [42, 43]; б) молодь лососевых рыб после ската некоторое время держится в предустьевых участках нерестовых

рек и ручьев, привлекая к себе хищника [44–46]; в) ветровой сгон способствует перемещению взвешенного органического вещества и живых организмов в горизонтальном направлении [47–49]; г) каннибализм как явление, типичное для лососевых рыб [50]. В основе интерпретации лежит попарное сравнение плотностных параметров, полученных для отдельных станций.

Станция (2) – станция (4). Выборки взяты в разных озерах в непосредственной близости от устьев нерестовых рек Никита-Юрэх и Бунисяк [29] в точках с высоким содержанием аллохтонной органики. Учитывая то, что озера Лама и Капчук относятся к классу олиготрофных озер [28], привнос органического вещества вызовет повышенную по сравнению с остальными частями водоема продукцию кормовых организмов, формирующую соответствующую плотность консументов. На высокую кормность биотопов указывают сравнительно высокие оценки плотности 0,024 и 0,027 экз./м³ и биомасса 4,72 и 5,04 г/м³ в точках (2) и (4) соответственно. Статистический анализ с использованием теста χ^2 показал отсутствие достоверных различий между количественными параметрами: величина χ^2 для плотности ($\chi^2 = 0,35$) и биомассы ($\chi^2 = 0,11$) меньше порогового значения 3,85 для одной степени свободы при уровне значимости $p = 0,05$, что позволяет в обоих случаях принять нулевую гипотезу. Кроме того, локальная группировка гольца в точке (4) (рис. 2, *d*) представлена по меньшей мере двумя группами с различными темпами роста: распределение, описываемое функцией $W(l) = 25,93 \cdot \exp(0,10 \cdot l)$ (верхняя ветвь), включает преимущественно гольца Дрягина и боганидскую палию, тогда как распределение, аппроксимированное функцией $W(l) = 14,75 \cdot \exp(0,09 \cdot l)$ (нижняя ветвь), принадлежит гольцу-«пучеглазке».

Как видно из табл. 2, первое место по обилию в точке (2) занимает «основная» форма гольца, 49% от улова, в то время как в точке (4) эта форма не отмечена. Для обеих точек характерно наличие гольца-«пучеглазки» примерно в равных долях – 22% в точке (2) и 23% в точке (4); существенная разница наблюдается для горного гольца – 20% в точке (2) и 13% в точке (4). Доля боганидской палии в точке (4) в три раза больше, чем в точке (2), – 26 и 8% соответственно. Наконец, наибольшее различие в относительном обилии отмечено для гольца Дрягина – 1% в точке (2) и 38% в точке (4).

Станция (1) – станция (3). Точки (1) и (3) в озерах Капчук и Лама удалены от устьев нерестовых рек на расстояния в среднем около четырех километров. Заметны схожие величины плотности – 0,014 и 0,011 экз./м³ при том, что оценки биомассы различаются почти вдвое – 1,69 и 3,55 г/м³ для точек (1) и (3) соответственно, что говорит о наличии в точке (3) более крупной рыбы. Значения χ^2 для плотности и биомассы равняются 1,44 и 12,60, вследствие чего в первом случае принимается ($1,44 < 3,85$), а во втором отвергается ($12,60 > 3,85$) нулевая гипотеза. При сопоставлении графиков (2, *a*) и (2, *c*) нужно отметить схожий диапазон размерных групп, массово представленных в выборках. Данный диапазон существенно меньше такового для выборки из точек (2) и (4), что связано с более низкой плотностью гольца в этих точках и соответственно, с более низкой вероятностью старших возрастных групп войти в улов [34]; тем не менее по мере увеличения

объема выборки старшие возрастные группы будут накапливаться. Более низкая по сравнению с точками (2) и (4) локальная плотность и биомасса гольца в точках (1) и (3) являются следствием пониженной кормности данных биотопов, так как на эти зоны уже не распространяется влияние речного стока.

Сравнивая доли различных форм из точек (1) и (3) (см. табл. 2), можно отметить долю гольца-«пучеглазки» в биотопе (1) почти в четыре раза ниже, чем в биотопе (3), – 13 и 46% соответственно, тогда как доля «основной» формы в биотопе (1) в 10 раз выше – 72 и 7%. Доля боганидской палии в точке (3) в полтора раза выше, чем в точке (1), – 9 и 6%. Наконец, голец Дрягина в биотопе (3) представлен долей в 38% от общей величины плотности и отсутствует в биотопе (1), тогда как горный голец отсутствует в точке (3) и имеет долю 8% в точке (1).

Станция (1) – станция (2). Величины плотностных показателей в точках (1) и (2) оз. Капчук указывают на более высокую плотность и биомассу гольца в кутовой части озера, куда впадает р. Никита-Юрэх, – 0,014 и 0,024 экз./м³, и 1,69 и 4,72 г/м³ соответственно. Значения χ^2 для плотности и биомассы составляют 6,93 и 22,34; обе величины превышают пороговое значение 3,85, что позволяет отвергнуть нулевую гипотезу о сходстве. Плотностные различия здесь можно отнести на счет более высокой кормности биотопа (2) вследствие привноса аллохтонной органики речным стоком. Необходимо учесть и следующее обстоятельство. На оз. Капчук имеется стабильное юго-восточное направление ветра вдоль центральной оси озера благодаря особому расположению окружающих его гор. Следствием такой ветровой устойчивости, например, является многолетний слой плавника толщиной до полутора метров и протяженностью по береговой линии около 2 км, скопившийся на побережье недалеко от устья р. Никита-Юрэх. Ветровой сгон воды также будет способствовать перемещению в кутовую часть озера как взвешенного органического вещества и планктона, так и ранней молодежи рыб, например, личинок и мальков нерестящегося в озере гольца, поднимающихся к поверхности вследствие суточных вертикальных миграций [49]. Устойчивое направление ветра совместно с речным стоком, таким образом, вносят существенный вклад в дифференциацию кормности по водоему и формируют соответствующие градиенты плотностных показателей рыб.

В соответствии с данными табл. 2, богадинская палия в биотопах (1) и (2) представлена почти равными долями – 6 и 8% соответственно, доля гольца-«пучеглазки» в точках (1) и (2) – 13 и 22%, а горный голец в точках (1) и (2) имеет доли 9 и 20%. Наконец, доли «основной» формы в точках (1) и (2) составляют 72 и 49%.

Станция (3) – станция (4). Факторы среды, ответственные за величины плотностных параметров в точках (3) и (4) оз. Лама, вероятно, такие же, как и для оз. Капчук, с той лишь разницей, что ветровая активность здесь не столь канализирована, а кормность оз. Лама в целом выше. Оценочная плотность для точек (3) и (4) составляет 0,011 и 0,027 экз./м³, что соответствует биомассе 3,55 и 5,04 г/м³. Значения χ^2 для плотности и биомассы равняются 17,73 и 3,01, на основании чего нулевая гипотеза о сходстве плотностных

оценок в первом случае отвергается ($17,73 > 3,85$), а во втором принимается ($3,01 < 3,85$). Характерным оказывается наличие в точке (3) одного распределения «масса – длина», тогда как в точке (4) отчетливо видны два тренда (см. рис. 2, *d*). Это является косвенным подтверждением обособленности группировок (3) и (4) по крайней мере в период сбора данных; в противном случае расстояние в ~4 км между точками (3) и (4) не могло бы служить препятствием к перемещению рыбы в обоих направлениях и взаимному перемешиванию, вследствие чего имела бы место однородность размерно-видового состава, которая была бы выявлена при сопоставлении.

Исходя из данных табл. 2, отмечены существенные различия прежде всего у боганидской палии в точках (3) и (4) – 9 и 26% соответственно. Доля гольца-«пучеглазки», наоборот, вдвое выше в точке (3) – 46 и 23% соответственно. Голец Дрягина в обеих точках представлен одинаковыми долями в 38%. Наконец, горный голец отсутствует в точке (3) и представлен долей 13% в точке (4), тогда как «основная» форма отсутствует в точке (4), а в точке (3) имеет долю 7%.

Сравнительный анализ количественных параметров локальных группировок из разных биотопов позволяет допустить существование фоновой плотности и биомассы гольца по акватории обоих озер, которая существенно ниже плотности и биомассы гольца в высококормных областях, приуроченных, в частности, к предустьевым зонам рек. Данная гипотеза находит свое подтверждение в результатах статистического анализа, свидетельствующих о значимых различиях в величинах количественных параметров. Вероятно, подобное допущение справедливо и по отношению к другим массовым видам рыб – например, весь налим и сиг были пойманы исключительно в предустьевых зонах. Наличие же в одном биотопе нескольких форм гольца говорит о достаточно широком пищевом спектре каждой формы, что в условиях олиготрофии обоих водоемов дает возможность эффективно потреблять кормовой ресурс. Можно предположить, следовательно, что если принцип Баранова о зависимости обилия рыб от кормности справедлив для отдельных водоемов, он также будет справедлив и для участков *одного* водоема с различной кормностью, где динамика кормности как аттрактивного фактора определенной силы создает соответствующий градиент плотностных показателей.

Необходимо отметить то примечательное обстоятельство, что голец-«пучеглазка», считающийся глубоководным видом [29, 51], был пойман на глубинах 12–28 м, причем в точках (3) и (4) около 30% всех особей «пучеглазки» представлено самками с икрой на III–IV стадии зрелости. Как показано выше, одно из распределений «масса – длина» на рис. 2, *d*, аппроксимированное функцией $W(l) = 14,75 \cdot \exp(0,09 \cdot l)$, принадлежит гольцу-«пучеглазке». Параметры функции схожи с таковыми для точки (3), $W(l) = 11,51 \cdot \exp(0,10 \cdot l)$, где на долю «пучеглазки» приходится 46% всего объема выборки. Факт наличия гольца-«пучеглазки» на относительно мелководном горизонте в обоих озерах зафиксирован впервые, и это может послужить стимулом к дополнительным исследованиям, посвященным

уточнению представлений об экологии не только этой формы, но и других форм гольца как в озерах Лама и Капчук, так и во многих водоемах региона.

Выбор функции для описания динамики отношений «масса – длина» сделан в пользу экспоненциальной зависимости вида $A \cdot \exp(B \cdot l)$ по причине высокого абсолютного значения параметра A по сравнению, например, с параметром A в широко используемой для этих целей степенной функции $A \cdot l^B$ [38, 39]. В случае экспоненциальной зависимости при округлении величины A данный параметр остается значимой величиной, что делает сопоставление более иллюстративным. К примеру, величины параметра A экспоненциальной функции для точек (2) и (3), округленные до сотых, равняются 19,94 и 11,51 соответственно (см. рис. 2, *b–c*), тогда как при аппроксимации тех же самых распределений степенной функцией $A \cdot l^B$ величины параметра A , округленные до тысячных, составляют 0,011 и 0,003. Тем не менее следует отметить, что математическое описание распределения «масса – длина» любой из двух функций оказывается по сути формальным, и выбор здесь продиктован лишь большей наглядностью экспоненциального уравнения.

Остается открытым вопрос о стабильности плотностных характеристик в каждой отдельной точке и в озерах Лама и Капчук в целом. Вопрос напрямую связан с проблемой панмиксии и степенью ее выраженности по крайней мере для отдельных форм гольца, о чем на данном этапе можно говорить преимущественно с позиции гипотезы. Согласно проведенным ранее исследованиям, у боганидской палии, «пучеглазки» и горного гольца из озер Лама и Капчук и из разных точек каждого из озер отсутствуют значимые различия как в популяционно-генетической структуре [30], так и по морфологическим признакам и форме отолитов [52]. Однородность генетической структуры локальных группировок достоверно свидетельствует об отсутствии «хоминга», вследствие чего производители, случайным образом перемещаясь по водоему, в конечном счете перемешиваются на разных нерестилищах. Соответственно, для данных морфотипов следует допустить существование панмиксных популяций благодаря эффективному числу мигрантов (прежде всего, между озерами), достаточному для формирования генетически однородных группировок с одними и теми же онтогенетическими траекториями [52]. Стабильность плотностных параметров, с одной стороны, и одновременно возможность внутри- и межозерных перемещений гольца – с другой, хорошо согласуются с понятием «емкости среды» отдельных биотопов [53, 54], которая (емкость) характеризуется совокупностью величин биотических и абиотических показателей и в первую очередь величиной кормности [41]. Каждый биотоп, таким образом, способен «вместить» определенное количество гольцов разных форм в составе других видов рыб, имеет характерную «упругость» по отношению к дополнительному количеству мигрантов из смежных областей, а особи из соседних биотопов взаимозаменяемы.

Текущий анализ, строго говоря, мог бы быть проведен с использованием нормированных уловов, однако показатель «улов на усилие» нельзя ставить в один ряд с плотностными характеристиками, использование которых в промысловой ихтиологии и различных биологических исследованиях

несравненно шире. Например, экологическая катастрофа 2020 г. в результате разлива нефтепродуктов в р. Амбарная (Норильск) не затронула биоты озер Лама и Капчук, в связи с чем плотностные показатели местных ихтиоценозов могли бы послужить эталонами при анализе и моделировании состояний ихтиофауны водоемов Норило-Пясинской водной системы, подвергшихся негативному воздействию.

Заключение

Выявлены статистически значимые различия между плотностными характеристиками арктического гольца различных форм в биотопах, приуроченных к предустьевым зонам нерестовых рек, и в биотопах без влияния речного стока. Пять форм арктического гольца отмечены совместно на всех станциях. Голец-«пучеглазка», считающийся глубоководным видом, обнаружен во всех точках на глубинах в диапазоне 12–28 м. В двух из четырех точек (оз. Лама) около 30% всех самок гольца-«пучеглазки» отмечены с икрой на III–IV стадии зрелости.

Список источников

1. Павлов Д.С., Мочек А.Д. Распределение рыб в речных системах как динамичное явление // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129, № 6. С. 528–537.
2. Васильев П.В., Чистов С.В., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. Картографическое моделирование пространственно-временной динамики популяций рыб Псковского озера // Интеркарто. Интергис. 2018. Т. 24, № 2. С. 292–305. doi: 10.24057/2414-9179-2018-2-24-292-305
3. Криксунов Е.А., Чистов С.В., Васильев П.В. и др. Пространственно-временная динамика рыб Псковского озера // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81, № 1. С. 3–19. doi: 10.31857/S0044459620010042
4. Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Шатуновский М.И. Биотическое сообщество Северного Каспия: проблемы управления биологическими ресурсами // Усп. современ. биол. 2009. Т. 129, № 6. С. 598–609.
5. Utne K.R., Huse G., Ottersen G., Holst J. и др. Horizontal distribution and overlap of planktivorous fish stocks in the Norwegian Sea during summers 1995–2006 // Marine Biology Research. 2012. Vol. 8. PP. 420–441. doi: 10.1080/17451000.2011.640937
6. Gullestad P., Sundby S., Kjesbu O. Management of transboundary and straddling fish stocks in the Northeast Atlantic in view of climate-induced shifts in spatial distribution // Fish and Fisheries. 2020. Vol. 21. PP. 1008–1026. doi: 10.1111/faf.12485
7. Котегов Б.Г. Особенности видового состава и структуры сообществ рыб малых рек Удмуртской Республики // Экология. 2007. № 4. С. 274–282.
8. Герасимов Ю.В., Борисенко Э.С., Базаров М.И., Столбунов И.А., Цветков А.И. Распределение рыб в среднем течении большой равнинной реки под влиянием гидрофизических факторов // Биол. внутрен. вод. 2019. № 1. С. 42–50. doi: 10.1134/S032096521901008X
9. Pusey B.J., Kennard M.J., Arthington A.H. Discharge variability and the development of predictive models relating stream fish assemblage structure to habitat in north-eastern Australia // Ecology of Freshwater Fish. 2000. Vol. 9. PP. 30–50. doi: 10.1034/j.1600-0633.2000.90105.x
10. Павлов Д.С., Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Дегтев Е.А. Распределение рыб в пойменном озере (бассейн р. Иртыш) // Рыбное хозяйство. 2010. № 3. С. 68–70.

11. Мочек А.Д., Борисенко Э.С., Будаев С.В., Павлов Д.С. Летнее и осеннее распределение рыб в озере Глубокое // *Вопр. ихтиол.* 2015. Т. 55, № 3. С. 279–287. doi: 10.7868/S0042875215030108
12. Maunder M., Punt A.E. A review of integrated analysis in fisheries stock assessment // *Fisheries Research*. 2013. Vol. 142. PP. 61–74. doi:10.1016/j.fishres.2012.07.025
13. Мартинсен Ю.В. Влияние течений на поведение рыб // *Рыбное хозяйство*. 1940. № 12. С. 23–27.
14. Поддубный С.А., Герасимов Ю.В., Новиков Д.А. Структура течений и распределение рыб в речных плесах верхневолжских водохранилищ // *Биол. внутрен. вод*. 2003. № 1. С. 89–97.
15. Kennard M.J., Otten J.D., Arthington A.H. et al. Multiscale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2007. Vol. 64. PP. 1346–1359. doi: 10.1139/f07-108
16. Mochek A.D., Pavlov D.S. Comparative Analysis of Fish Distribution in Lentic and Lotic Ecosystems (Review) // *Inland water biology*. 2021. Vol. 14. PP. 196–204. doi: 10.1134/S1995082921020103
17. Strange E.M., Moyle P.B., Foin T.C. Interactions between stochastic and deterministic processes in stream fish community assembly // *Environmental Biology of Fishes*. 1992. Vol. 36. PP. 1–15.
18. Poff N.L., Allan J.D. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrologic variability // *Ecology*. 1995. Vol. 76. PP. 606–627. doi: 10.2307/1941217
19. Меншуткин В.В. Логико-лингвистические модели популяций рыб и озерных экологических систем // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2011. № 4. С. 88–97.
20. Specziár A., György A.I., Erős T. Within-lake distribution patterns of fish assemblages: the relative rules of spatial, temporal and random environmental factors in assessing fish assemblages using gillnets in a large and shallow temperate lake // *Journal of Fish Biology*. 2013. Vol. 82(3). PP. 840–855. doi: 10.1111/jfb.12029
21. Charles A.T. Nonlinear costs and optimal fleet capacity in deterministic and stochastic fisheries // *Mathematical biosciences*. 1985. Vol. 173(2). PP. 271–299. doi: 10.1016/0025-5564(85)90016-1
22. Kappeler F., Wolfgang C., Danielle A., Dalponte G., Mormul R.P. The role of deterministic factors and stochasticity on the trophic interactions between birds and fish in temporary floodplain ponds // *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 773 (1). PP. 225–240. doi: 10.1007/s10750-016-2705-y
23. Nigel D.W., Jurek K. Stochastic determinants of assemblage patterns in coral reef fishes: a quantification by means of two models // *Environmental Biology of Fishes*. 1996. Vol. 47(3). PP. 255–267. doi: 10.1007/bf00000497
24. Mann K. Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review // *ICES Journal of Marine Science*. 1993. Vol. 50(2). PP. 105–119. doi: 10.1006/jmsc.1993.1013
25. Rowe D.K. Vertical segregation and seasonal changes in fish depth distributions between lakes of contrasting trophic status // *Journal of Fish Biology*. 1994. Vol. 45(5). PP. 787–800. doi: 10.1111/j.1095-8649.1994.tb00944.x
26. Hershey A.E., Getter G.M., McDonald M.E., Miller M.C. A Geomorphic-Trophic Model for Landscape Control of Arctic Lake FoodWebs // *BioScience* 1999. Vol. 49 (11). PP. 887–897. doi: 10.2307/1313648
27. Попов П.А. Ихтиоценозы больших олиготрофных озер субарктической зоны Средней Сибири // *Известия Алтайского отделения Русского географического общества*. 2018. № 2 (49). С. 84–94.
28. Заделёнов В.А., Дубовская О.П., Бажина Л.В., Глушенко Л.А., Исаева И.Г., Клеуша В.О., Семенченко К.А., Матасов В.В., Шадрин Е.Н. Новые сведения о биоте некоторых озер западной части плато Путорана // *Вестник Сибирского федерального университета. Биология*. 2017. Т. 10. С. 87–105.

29. Пичугин М.Ю., Чеботарева Ю. В. Особенности личиночного периода развития холодноводной озёрно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Таймыр) // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51, № 2. С. 260–274.
30. Osinov A.G., Volkov A.A., Pavlov D.A. Secondary contact, hybridization, and diversification in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) from lakes of the Norilo-Pyasininskaya water system, Taimyr: how many forms exist there? // *Hydrobiologia*. 2022. Vol. 849. PP. 2521–2547. doi: 10.1007/s10750-022-04869-x
31. Pavlov D.A., Osinov A.G. Differentiation of Arctic Charr *Salvelinus alpinus* Complex (Salmonidae) in Lakes Lama and Kapchuk (Taimyr) Based on Genetic Analysis, External Morphology, and Otolith Shape // *Journal of Ichthyology*. 2023. Vol. 63 (1). PP. 22–40. doi: 10.1134/S0032945223010101
32. Безматерных Д.М., Пузанов А.В., Котовщиков А.В. и др. Гидрохимические показатели качества воды Норило-Пясинской озерно-речной системы после разлива дизельного топлива на ТЭЦ-3 г. Норильска в 2020 г // *Сибирский экологический журнал*. 2021. Т. 28, № 4. С. 408–422. doi: 10.15372/SEJ20210402
33. Глянцецова Ю.С., Немировская И.А. Аварийный разлив дизельного топлива в Норильске // *Природа*. 2022. № 3(1279). С. 27–38. doi: 10.7868/S0032874X22030036
34. Lobyrev F., Hoffman M.J. A method for estimating fish density through the catches of gill nets // *Fisheries Management and Ecology*. 2023. Vol. 30. PP. 24–36. doi: 10.1111/fme.12597
35. Lobyrev F., Hoffman M.J. A morphological and geometric method for estimating the selectivity of gill nets // *Reviews in fish biology and fisheries*. 2018. Vol. 28. PP. 909–924. doi: 10.1007/s11160-018-9534-1
36. Лобырев Ф.С., Пивоваров Е.А., Хохряков В.Р., Павлов С.Д. Популяционные характеристики плотвы, густеры и окуня в оз. Озерявки (национальный парк «Себежский») // *Труды ВНИРО*. 2023. Т. 191. С. 37–52. doi: 10.36038/2307-3497-2023-191-37-52
37. Petrakis G., Stergiou K.I. Weight-length relationships for 33 fish species in Greek waters // *Fisheries Research*. 1995. Vol. 21(3-4). PP. 465–469. doi: 10.1016/0165-7836(94)00294-7
38. Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations // *Journal of Applied Ichthyology*. 2006. Vol. 22(4). PP. 241–253. doi: 10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x
39. Froese R., Tsikliras A.C., Stergiou K.I. Editorial Note on Weight-Length Relations of Fishes // *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*. 2011. Vol. 41 (4). PP. 261–263. doi: 10.3750/aip.2011.41.4.01
40. Касумян А.О., Павлов Д.С. Стайное поведение рыб. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2018. 274 с.
41. Баранов Ф.И. Избранные труды: Теория рыболовства. М. : Пищевая промышленность, 1971. Т. 3. 303 с.
42. Fuentes N., Güde H., Wessels M.S., Straile D. Allochthonous contribution to seasonal and spatial variability of organic matter sedimentation in a deep oligotrophic lake (Lake Constance) // *Limnologia : Ecology and Management of Inland Waters*. 2013. Vol. 43 (2). PP. 122–130. doi: 10.1016/j.limno.2012.06.003
43. Lau D.C., Sundh I., Vrede T., Pickova J., Goedkoop W. Autochthonous resources are the main driver of consumer production in dystrophic boreal lakes // *Ecology*. 2014. Vol. 95. PP. 1506–1519. doi: 10.1890/13-1141.1
44. Thorpe J.E. Salmonid fishes and the estuarine environment // *Estuaries*. 1994. Vol. 17 (1). PP. 76–93. doi: 10.2307/1352336
45. Bottom D.L., Jones K.K., Cornwell T.J., Gray A. Patterns of Chinook salmon migration and residency in the Salmon River estuary (Oregon) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2005. Vol. 64 (1). PP. 79–93. doi: 10.1016/j.ecss.2005.02.008
46. Bond M.H., Beckman B.R., Rohrbach L., Quinn T.P. Differential growth in estuarine and freshwater habitats indicated by plasma IGF1 concentrations and otolith chemistry in Dolly Varden *Salvelinus malma* // *Journal of Fish Biology*. 2014. Vol. 85 (5). PP. 1429–1445. doi: 10.1111/jfb.12493

47. Френкель С.Э., Смирнов Б.П., Пресняков А.В. Характеристика зоопланктона прибрежья острова Итуруп в период откочевки молоди лососевых в открытое море // Известия ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 189–195.
48. Чемагин А.А. Влияние абиотических факторов на особенности и динамику распределения рыб в малом притоке реки Иртыш // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2020. № 4. С. 66–80. doi: 10.24143/2073-5529-2020-4-66-80
49. Hrabik T.R., Jensen O.P., Martell S.J., Walters C.J., Kitchell J.F. Diel vertical migration in the Lake Superior pelagic community. I. Changes in vertical migration of coregonids in response to varying predation risk // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2006. Vol. 63. PP. 2286–2295. doi: org/10.1139/f06-124
50. Klemetsen A., Amundsen P.A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M.F., Mortensen E. Atlantic salmon *Salmo salar* (L.), brown trout *Salmo trutta* (L.) and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories // Ecology of Freshwater Fish. 2003. Vol. 12(1). PP. 1–59. doi: 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
51. Саввангова К.А., Максимов В.А., Нестеров В.Д. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (сем. Salmonidae) водоемов п-ова Таймыр // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20, № 2. С. 203–219.
52. Pavlov D.A., Osinov A.G. Differentiation of Arctic charr *Salvelinus alpinus* Complex (Salmonidae) in lakes Lama and Kapchuk (Taimyr) based on genetic analysis, external morphology, and otolith shape // Journal of Ichthyology. 2023. Vol. 63. PP. 22–40. doi: 10.1134/S0032945223010101
53. Chapman E.J., Byron C.J. The flexible application of carrying capacity in ecology // Global Ecology and Conservation. 2018. Vol. 12. PP. 1–12. doi: 10.1016/j.gecco.2017.e00365
54. Hudon C., Cattaneo A., Tourville A.M. et al. Oligotrophication from wetland epuration alter the riverine trophic network and carrying capacity for fish // Aquatic Science. 2012. Vol. 74. PP. 495–511. doi: 10.1007/s00027-011-0243-2

References

1. Pavlov DS, Mochek AD. Raspredelenie ryb v rechnykh sistemakh kak dinamichnoe yavlenie [Fish distribution in river systems as a dynamic phenomenon]. Uspekhi sovremennoy biologii; 2009;129:528-537. In Russian
2. Vasilyev P, Chistov SV, Kriksunov E, Bobyrev AE. Kartograficheskoe modelirovanie prostranstvenno-vremennoy dinamiki populyacij ryb Pskovskogo ozera [Cartographic modeling of spatial-temporal dynamics of fish populations from Pskov lake]. Interkarto. Intergis. 2018;24:292-305. doi: 10.24057/2414-9179-2018-2-24-292-305. In Russian
3. Kriksunov EA, Chistov SV, Vasiliev PV, Burmensky VA, Bobyrev AE, Melnik MM. The spatio-temporal dynamics of fish in Pskov lake. *Journal of General Biology*. 2020;81:3-19. doi: 10.31857/S0044459620010042
4. Bobyrev AE, Burmansky VA, Kriksunov EA, Shatunovsky MI. Biotic community of the northern caspian sea: problems of biological resources management. *Biology Bulletin Reviews*. 2009;129:598-609.
5. Utne KR, Huse G, Ottersen G, Holst J. et al. Horizontal distribution and overlap of planktivorous fish stocks in the Norwegian Sea during summers 1995–2006. *Marine Biology Research*. 2012;8:420-441. doi:10.1080/17451000.2011.640937
6. Gullestad P, Sundby S, Kjesbu O. Management of transboundary and straddling fish stocks in the Northeast Atlantic in view of climate-induced shifts in spatial distribution. *Fish and Fisheries*. 2020;21:1008-1026. doi:10.1111/faf.12485
7. Kotegov BG. Special features of fish species composition and community structure in small rivers of the Udmurt republic. *Russian Journal of Ecology*. 2007;38:253-261.
8. Gerasimov IV, Bazarov MI, Stolbunov IA, Tsvetkov AI, Borisenko ES. Film Distribution in the Middle Course of a Large Low land River under the Effect of Hydrophysical Factors. *Inland Water Biology*. 2019;12:74-82. doi: 10.1134/S032096521901008X.

9. Pusey BJ, Kennard MJ, Arthington AH. Discharge variability and the development of predictive models relating stream fish assemblage structure to habitat in north-eastern Australia. *Ecology of Freshwater Fish*. 2000;9:30-50. doi: 10.1034/j.1600-0633.2000.90105.x
10. Pavlov DS, Mochev AD, Borisenko ES, Degtevy A, Degtev AI. Raspredelenie ryb v pojmennom ozere (bassejn r. Irtysh) [Fish distribution in a floodplain lake (Irtysh river basin)]. *Rybnoe khozyaystvo*. 2010;3:68-70. In Russian
11. Mochev AD, Borisenko ES, Budaev SV, Pavlov DS. Summer and autumn distribution of fish in lake Glubokoe. *Journal of Ichthyology*. 2015;55:355-362. doi: 10.7868/S0042875215030108
12. Maunders M, Punt AE. A review of integrated analysis in fisheries stock assessment. *Fisheries Research*. 2013;142:61-74. doi:10.1016/j.fishres.2012.07.025
13. Martinsen YV. Vliyaniye techeniy na povedeniye ryb [Influence of currents on fish behavior]. *Rybnoe khozyaystvo*. 1940;12:23-27. In Russian
14. Poddubny SA, Gerasimov YU, Novikov DA. Current structure and fish distribution in riverine parts of the upper Volga reservoirs. *Inland water biology*. 2003;1:89-97.
15. Kennard MJ, Otten JD, Arthington AH et al. Multiscale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2007;64:1346-1359. doi: 10.1139/f07-108
16. Mochev AD, Pavlov DS. Comparative Analysis of Fish Distribution in Lentic and Lotic Ecosystems (Review). *Inland water biology*. 2021;14:196-204. doi: 10.1134/S1995082921020103
17. Strange EM, Moyle PB, Foin TC. Interactions between stochastic and deterministic processes in stream fish community assembly. *Environmental Biology of Fishes*. 1992;36:1-15.
18. Poff NL, Allan JD. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrologic variability. *Ecology*. 1995;76:606-627. doi: 10.2307/1941217
19. Menshutkin VV. Logiko-lingvisticheskie modeli populyatsiy ryb i ozernykh ekologicheskikh sistem. [Logical-linguistic models of fish populations and lake ecological systems] *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*. 2011;4:88-97. In Russian
20. Specziár A, György AI, Erős T. Within-lake distribution patterns of fish assemblages: the relative rules of spatial, temporal and random environmental factors in assessing fish assemblages using gillnets in a large and shallow temperate lake. *Journal of Fish Biology*. 2013;82(3):840-855. doi:10.1111/jfb.12029
21. Charles AT. Nonlinear costs and optimal fleet capacity in deterministic and stochastic fisheries. *Mathematical biosciences*. 1985;173:271-299. doi: 10.1016/0025-5564(85)90016-1
22. Kappeler F, Wolfgang C, Danielle A, Dalponte G, Mormul RP. The role of deterministic factors and stochasticity on the trophic interactions between birds and fish in temporary floodplain ponds. *Hydrobiologia*. 2016;773:225-240. doi:10.1007/s10750-016-2705-y
23. Nigel DW, Jurek K. Stochastic determinants of assemblage patterns in coral reef fishes: a quantification by means of two models. *Environmental Biology of Fishes*. 1996;47:255-267. doi: 10.1007/bf00000497
24. Mann K. Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review. *ICES Journal of Marine Science*. 1993;50:105-119. doi: 10.1006/jmsc.1993.1013
25. Rowe DK. Vertical segregation and seasonal changes in fish depth distributions between lakes of contrasting trophic status. *Journal of Fish Biology*. 1994;45:787-800. doi: 10.1111/j.1095-8649.1994.tb00944.x
26. Hershey AE, Getter GM, McDonald ME, Miller MC et al. A Geomorphic-Trophic Model for Landscape Control of Arctic Lake Food Webs. *BioScience*. 1999;49:887-897. doi: 10.2307/1313648
27. Popov PA. Ikhtiotseenozy bol'shikh oligotrofnyykh ozer subarkticheskoy zony Sredney Sibiri [Ichthyocenoses of large oligotrophic lakes of the subarctic zone of Central Siberia]. *Izvestiya altayskogo otdeleniya russkogo geograficheskogo obshchestva*. 2018;2(49):84-94. In Russian
28. Zadelenov VA, Dubovskaya OP, Bazhina LV, Glushchenko LA, Isaeva IG, Kleush VO, Semenchenko KA, Matasov VV, Shadrin EN. New data on biota of some lakes in the

- western part of the Putorana plateau.[New information about the biota of some lakes in the western part of the Putorana plateau] *Vestnik Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya*. 2017;10:87-105. In Russian
29. Pichugin MY, Chebotareva YV. Patterns of development of the cold water lacustrine-riverine form of the dragon char (genus *Salvelinus*) from lake Lama (the Taimyr peninsula) during the larval period. *Journal of Ichthyology*. 2011;51:248-262.
 30. Osinov AG, Volkov AA, Pavlov DA. Secondary contact, hybridization, and diversification in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) from lakes of the Norilo-Pyasinskaya water system, Taimyr: how many forms exist there? *Hydrobiologia*. 2022;849:2521-2547. doi: 10.1007/s10750-022-04869-x
 31. Pavlov DA, Osinov AG. Differentiation of Arctic Charr *Salvelinus alpinus* Complex (Salmonidae) in Lakes Lama and Kapchuk (Taimyr) Based on Genetic Analysis, External Morphology, and Otolith Shape. *Journal of Ichthyology*. 2023;63: 22-40. doi: 10.1134/S0032945223010101
 32. Bezmaternykh DM, Puzanov AV, Kotovshchikov AV, Drobotov AV, Folomeev AP. Hydrochemical indicators of water quality in the Norilsk–Pyasino lake–river system after a diesel fuel spill at Norilsk heat and power plant 3 in 2020. *Contemporary Problems of Ecology*. 2021;14:323-334. doi: 10.15372/SEJ20210402
 33. Glyaznetsova YU, Nemirovskaya IA. Accidental diesel fuel spill in Norilsk. [Emergency diesel fuel spill in Norilsk]. *Priroda*. 2022;3:27-38. doi: 10.7868/S0032874X22030036. In Russian
 34. Lobyrev F, Hoffman MJ. A method for estimating fish density through the catches of gill nets. *Fisheries Management and Ecology*. 2023;30:24-36. doi: 10.1111/feme.12597
 35. Lobyrev F, Hoffman M J. A morphological and geometric method for estimating the selectivity of gill nets // Reviews in fish biology and fisheries. 2018;28:909–924. doi: 10.1007/s11160-018-9534-1
 36. Lobyrev F, Pivovarov E, Khokhryakov V, Pavlov S. Populyacionnye kharakteristiki plotvy, gustery i okunya v oz. Ozeryavki (nacional'nyj park «Sebezhskiy») [Population parameters of roach, white bream and perch in the lake Ozeryavki (Sebezhsky national park)]. *Trudy VNIRO*. 2023;191:37-52. doi: 10.36038/2307-3497-2023-191-37-52. In Russian
 37. Petrakis G, Stergiou KI. Weight-length relationships for 33 fish species in Greek waters. *Fisheries Research*. 1995;21:465-469. doi: 10.1016/0165-7836(94)00294-7
 38. Froese R. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*. 2006;22:241-253. doi: 10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x.
 39. Froese R, Tsikliras AC, Stergiou KI. Editorial Note on Weight–Length Relations of Fishes. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*. 2011;41:261-263. doi: 10.3750/aip2011.41.4.01
 40. Kasumyan AO, Pavlov DS. Staynoe povedenie ryb. M. : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK; 2018. 274 p. In Russian
 41. Baranov FI. Izbrannye trudy: Teoriya rybolovstva. Moscow: Pishchevaya promyshlennost'; 1971;3. 303 p. In Russian
 42. Fuentes N, Güde H, Wessels MS, Straile D. Allochthonous contribution to seasonal and spatial variability of organic matter sedimentation in a deep oligotrophic lake (Lake Constance). *Limnologia: Ecology and Management of Inland Waters*. 2013;43:122-130. doi: 10.1016/j.limno.2012.06.003
 43. Lau DC, Sundh I, Vrede T, Pickova J, Goedkoop W. Autochthonous resources are the main driver of consumer production in dystrophic boreal lakes. *Ecology*. 2014;95:1506-1519. doi: 10.1890/13-1141.1
 44. Thorpe JE. Salmonid fishes and the estuarine environment. *Estuaries*. 1994;17:76-93. doi: 10.2307/1352336
 45. Bottom DL, Jones KK, Cornwell TJ, Gray A. Patterns of Chinook salmon migration and residency in the Salmon River estuary (Oregon). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2005;64(1):79-93. doi: 10.1016/j.ecss.2005.02.008
 46. Bond MH, Beckman BR, Rohrbach L, Quinn TP. Differential growth in estuarine and freshwater habitats indicated by plasma IGF1 concentrations and otolith chemistry in Dolly

- Varden *Salvelinus malma*. *Journal of Fish Biology*. 2014;85(5):1429-1445. doi: 10.1111/jfb.12493
47. Frenkel SE, Smirnov BP, Presnyakov AV. Harakteristika zooplanktona pribrezh'ya ostrova Iturup v period otkochevki molodi lososevykh v otkrytoe more [Characteristics of zooplankton at the coast of Iturup island in the time of salmon juveniles offshore migration]. *Izvestiya TINRO*. 2013;172:189-195. In Russian
 48. Chemagin AA. Vliyanie abioticheskikh faktorov na osobennosti i dinamiku raspredeleniya ryb v malom pritoke reki Irtysh [Influence of abiotic factors on features and distribution dynamics of fish in small tributary of Irtysh river]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo*. 2020;4:66-80. doi: 10.24143/2073-5529-2020-4-66-80. In Russian
 49. Hrabik TR, Jensen OP, Martell SJ, Walters CJ, Kitchell JF. Diel vertical migration in the Lake Superior pelagic community. I. Changes in vertical migration of coregonids in response to varying predation risk. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2006;63:2286-2295. doi: org/10.1139/f06-124.
 50. Klemetsen A, Amundsen PA, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'Connell MF, Mortensen E. Atlantic salmon *Salmo salar* (L.), brown trout *Salmo trutta* (L.) and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*. 2003;12:1-59. doi: 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
 51. Savvaitova KA, Maksimov VA, Nesterov VD. K sistematike i ekologii gol'tsov roda *Salvelinus* (sem. Salmonidae) vodoemov p-ova Taymyr [On the systematics and ecology of loaches of the genus *Salvelinus* (family Salmonidae) of reservoirs of the Taymyr peninsula]. *Voprosy ikhtiologii*. 1980;20:203-219. In Russian
 52. Pavlov DA, Osinov AG. Differentiation of Arctic charr *Salvelinus alpinus* Complex (Salmonidae) in lakes Lama and Kapchuk (Taimyr) based on genetic analysis, external morphology, and otolith shape. *Journal of Ichthyology*. 2023;63:22-40. doi: 10.1134/S0032945223010101
 53. Chapman EJ, Byron CJ. The flexible application of carrying capacity in ecology. *Global Ecology and Conservation*. 2018;12:1-12. doi: 10.1016/j.gecco.2017.e00365
 54. Hudon C, Cattaneo A, Tourville AM et al. Oligotrophication from wetland epuration alter the riverine trophic network and carrying capacity for fish. *Aquatic Science*. 2012;74:495-511. doi: 10.1007/s00027-011-0243-2

Информация об авторе:

Лобырев Федор Сергеевич – канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории онтогенеза каф. ихтиологии биологического ф-та Московского государственного университета (МГУ) (Москва, Россия).

<https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

E-mail: lobyrev@mail.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Feodor S. Lobyrev – Ph.D., researcher at the Laboratory of Ontogenesis of the Department of Ichthyology, Biological Faculty of Moscow State

<https://orcid.org/0000-0003-4258-8765>

E-mail: lobyrev@mail.ru

The Author declares no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 23.04.2023;
одобрена после рецензирования 25.12.2023; принята к публикации 18.03.2024.

The article was submitted 23.04.2023;
approved after reviewing 25.12.2023; accepted for publication 18.03.2024.

Научная статья
УДК 598.813, 591.582.2
doi: 10.17223/19988591/65/6

Песенные репертуары мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* томской популяции: сравнительный аспект рекламной песни в городской и естественной среде

**Анастасия Евгеньевна Бастрикова¹, Сергей Иванович Гашков²,
Нина Сергеевна Москвитина³**

*^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*

¹ bastrikova_a_e@mail.ru

² parusmajor1@rambler.ru

³ mns_k@mail.ru

Аннотация. На основе анализа спектрограмм самцов *Ficedula hypoleuca*, населяющих парки г. Томска (n = 48), и птиц из естественных местообитаний (n = 34) изучены песенные репертуары томской популяции. Выявлены 173 типа песенных фигур, из которых 156 отмечены в «лесной» группировке, 147 – в «городской». Величины индивидуальных репертуаров схожи в обеих группах и в среднем составляют 35,5 типа фигур. В городской среде самцы исполняют более короткие и менее разнообразные песни. Основу группового репертуара исследуемой популяции составляют 13 типов фигур. Наиболее распространёнными являются фигуры, выполняющие функцию связок, бимотивов и стартового элемента. Для каждой из группировок характерен свой набор предпочитаемых песенных фигур и конструкций. В урбанизированной среде процесс распространения новых типов фигур происходит медленнее, чем выпадение «лесных» фигур. «Городские» самцы компенсируют выпадение «лесных» типов фигур более частым включением в песни широко распространённых в популяции типов фигур. Формирования различий между группировками, вероятно, связаны с высокой степенью верности самцов прежним местам гнездования на фоне относительной изоляции «городской» группировки как «островного», мозаичного местообитания.

Ключевые слова: *Ficedula hypoleuca*, песня, песенный репертуар, типы фигур, городская и естественная среда

Источник финансирования: исследование выполнено при поддержке РНФ в рамках научного проекта № 22-24-00468.

Для цитирования: Бастрикова А.Е., Гашков С.И., Москвитина Н.С. Песенные репертуары мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* томской популяции: сравнительный аспект рекламной песни в городской и естественной среде // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 111–129. doi: 10.17223/19988591/65/6

Song repertoires of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* of the Tomsk population: a comparative aspect of the advertising song in the urban and natural environment

Anastasia E. Bastrikova¹, Sergey I. Gashkov², Nina S. Moskvitina³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ bastrikova_a_e@mail.ru

² parusmajor1@rambler.ru

³ mns_k@mail.ru

Summary. Animals have just recently begun to inhabit cities which differ from natural ecosystems in a number of key ways. Wild birds' diverse behaviors, including communication, shift in urban settings. The structure of songs and its frequency-temporal features are vulnerable to change. However, little is known about how urban environments impact the song repertoires of birds. The purpose of this research was to compare and contrast the key elements of the pied flycatcher's song repertoire in urban and natural settings.

The study was carried out between 2014 and 2022. The study focused on two Pied Flycatcher populations, "forest" and "urban," which reside in regions with different levels of anthropogenic impact. Data for the "forest" group were gathered 13 kilometers from Tomsk in the natural habitat of the species (56°20'56"N, 84°57'06"E). Two parks in Tomsk - "Camp Garden" (56°27'15"N, 84°57'00"E) and "University Grove" (56°28'08"N, 84°56'55"E) - were used to gather information on the "urban" group. The singing logs of 82 male pied flycatchers were examined ("forest": $n = 34$; "urban": $n = 48$). For each male, 75 song sequences were examined for each male. 6150 songs (60556 figures) in total were examined. The quantity of figures and the variety of figures were counted for each song. A unique number was given to each type of figure.

The Pied Flycatcher's song is shorter and less diverse in urban settings (See Table 1). The reduced population density in the city can presumably be linked to the simplicity of songs in 'urban' birds. Males had repertoires with anywhere from 11 to 71 different types of figures. Both groups' repertoires had similar average sizes. In the population repertoire of birds, 173 different song figure types were found in the population repertoire of birds, with 156 types in the "forest" group and 147 types in the "urban" group. According to the Jaccard index ($KJ = 0.75$), the song repertoires of the birds in the analyzed groups showed a relatively high degree of similarity.

The 13 figure types that make up the song base of the Pied Flycatcher population under study can be found in the repertoires of at least 50% of the males in each group. These 13 categories of figures represent the basic, conservative portion of the male repertoire. (See Fig. 2) We looked at the figures included in the repertoires of at least 50% of the males in any of the groups under study to evaluate the more variable part of the repertoires of the groups under study (See Fig. 3).

The most common in both groups (for 70% of males or more) were figures that acted as connectors, starting elements, and as part of common motifs. A total of 17 figures were used similarly in the studied groups. For nine types of figures, a higher incidence ($p < 0.05$) of their inclusion was noted in the repertoire of males of the "forest" group and, for four, by those of the "urban" group was noted. This imbalance can be considered a consequence of the different rate of spread of certain "urban" figures in the repertoires of males and the loss of some "forest" figures. This is facilitated by the isolation of the 'urban' group due to its insular nature and high fidelity to former nesting

places of the Pied Flycatcher. Similar patterns were revealed when analyzing the prevalence of different song constructions based on the figures considered in the male repertoires (See Fig. 4).

Comparing how often a figure is used in a group song sequence, we found that only 4 figures were used equally by males in the studied groups ($p > 0.05$), which is 4 times less than when comparing repertoires (See Fig. 5). Eleven "forest" figures and fifteen "urban" figures are identified. The most frequent figures in the song sequence are those that are part of the bimotives, the basic structural components of the song of the Pied Flycatcher. In the forest, males more frequently incorporate figures forming the bimotif 21→22 into their songs, while in the city they incorporate 24→62 ($p < 0.001$). Figures of these motifs contribute the most to the song sequences of the groups under consideration, ranging from 6.8 to 9.1%. In addition to the figures of these bimotives in the forest, four types of figures (with a share of more than 1%) – No. 1, 102, 109, and 17 – are used more frequently. In the city, the number of such figures was five (No. 72, 73, 103, 5, and 94).

Overall, it is conceivable to discuss the presence of 6-7 figures within a diversity of motives (with one bimotif predominating), which determine the key elements of pied flycatcher vocalization at the researched sites. Bimotives, the starting elements, and other figures with ambiguous functional roles all contribute to a lesser extent to establishing the distinctiveness of song sequence of the contrasted groups. Being a "technical" element of the song, the connectors have essentially no impact on the song specificity of the groups.

The discrepancies that arise between the groups are likely influenced by the great level of nest site fidelity that male pied flycatchers have to past breeding locations. As "islands" or mosaic habitats, urban parks support the preservation of segregation between the study groups. Therefore, there is a requirement for maintaining the development of "song culture" in the city.

The article contains 6 Figures, 1 Tables, 32 References.

Keywords: *Ficedula hypoleuca*, song, song repertoire, types of figures, urban environment

Funding: The research was funded by the Russian Science Foundation (project No 22-24-00468).

For citation: Bastrikova AE., Gashkov SI., Moskvitina NS. Song repertoires of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* of the Tomsk population: a comparative aspect of the advertising song in the urban and natural environment. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:111-129. doi: 10.17223/19988591/65/6

Введение

Города для животных являются сравнительно новым типом местообитаний, которые отличаются рядом специфических черт, таких как фрагментарность ландшафта [1], иной световой и температурный режимы, различный уровень беспокойства, конкуренции и хищничества [2]. Для успешного существования в урбанизированной среде птицы нередко формируют устойчивые во времени гнездовые группировки. В новых условиях преобладают различные аспекты жизнедеятельности диких птиц: сдвигаются сроки прилёта и начала гнездования [3], изменяется выбор места для гнезда [4]. Птицы осваивают новые стратегии кормодобывания, меняется спектр их кормов [5]. Для некоторых видов городская среда становится основным местом жизни или предпочтительным местом зимовки [6, 7].

Изменяется в городах и коммуникация птиц, касающаяся как частотно-временных характеристик песни, так и их структуры. В настоящее время известно множество работ, в которых у ряда видов отмечается сдвиг минимальной и / или доминирующей частоты песни в высокочастотную область спектра, что связывают с избеганием перекрытия песни низкочастотными городскими шумами [8–13]. Есть данные, что виды, заселяющие города, имеют акустическую «преадаптацию» к городским условиям за счёт исполнения песен на более высоких частотах, чем близкие к ним виды, которые не стремятся занимать городскую среду [14]. В исследованиях на мухоловке-пеструшке *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) нами показано, что в городской группировке возрастные изменения частотно-временных характеристик песни у самцов начинаются на год раньше, чем в естественных местообитаниях, а минимальная частота песни в городе увеличивалась линейно с возрастом, тогда как в естественных местообитаниях оставалась неизменной и была изначально ниже [13].

Для структурных и временных характеристик песни птиц показаны различные тенденции их преобразования в городской среде. Так, у зарянки *Erithacus rubecula* Linnaeus, 1758 экспериментально выявлено исполнение более коротких и менее сложных песен. Отмечено также, что на воздействие генерируемых шумов птицы реагировали ситуативным повышением минимальной частоты песни [15]. Подобные изменения отмечены и в популяциях большой синицы *Parus major* Linnaeus, 1758 от Лондона до Праги, где наблюдались однотипные изменения песни: самцы в городах исполняли более короткие песни и пели их быстрее [16]. По мнению авторов, изменения песни могут быть следствием поведенческой пластичности видов.

Для ряда видов в городской среде описаны иные закономерности изменения песни. Так, для восточной синицы *Parus minor* Temminck & Schlegel, 1848 (до недавнего времени она рассматривалась как подвид *P. major*) в Японии отмечено исполнение более длинных песен с большим повторением фраз (мотивов) [17]. Сорочий шама *Copsychus saularis* (Linnaeus, 1758) исполнял в городах более длинные и медленные песни, что, по мнению исследователей, ведёт к увеличению избыточности сигнала и может повышать эффективность его передачи в условиях зашумления [18]. У красных кардиналов *Cardinalis cardinalis* (Linnaeus, 1758) по мере урбанизации ландшафтов происходит повышение длины песни и скорости пения, что связывают прежде всего с более высокой плотностью исследуемой городской популяции и, как следствие, большим числом контактов с конспецификами, а не с шумовым загрязнением [19].

Исследований, затрагивающих изменчивость песенных репертуаров птиц, сравнительно немного. Так, при многолетнем изучении репертуара белоголовой зонотрихии *Zonotrichia leucophrys* (Forster, 1772) установлено, что по мере застройки городского участка и роста его шумового загрязнения диалект с высокой минимальной частотой песни вытеснил старый низкочастотный диалект [20]. За почти полувековой период у самцов исследуемой городской группировки произошло значительное увеличение сложности песни [21].

Все представленные примеры хорошо иллюстрируют коммуникативную адаптивность птиц в ответ на меняющиеся условия среды обитания. Предполагается, что в урбанизированной среде на пение могут оказывать влияние не только уровень фонового шума, но и специфические условия обитания городских группировок птиц.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение основных параметров рекламной песни и песенного репертуара мухоловки-пеструшки в условиях городской и естественной среды обитания.

Материалы и методики исследования

Работа выполнена в 2014–2022 гг. в период с первой по третью декаду мая. Исследовали две группировки мухоловки-пеструшки – «лесную» и «городскую». Сбор данных в «лесной» группировке осуществляли в окрестностях учебно-научной станции Томского государственного университета «Полигон Коларово» (56°20'56"N, 84°57'06"E) в Томском районе Томской области. Исследуемый участок расположен на третьей террасе р. Томи в смешанном разреженном лесу с преобладанием осины. Данные в «городской» группировке собраны на территории двух старых парков г. Томска: Университетская роща (56°28'08"N, 84°56'55"E) и Лагерный сад (56°27'15"N, 84°57'00"E). Ландшафт обоих парков фрагментарен: участки леса чередуются с открытыми пространствами и постройками. На всех исследуемых участках для привлечения мухоловки-пеструшки на гнездование развешаны искусственные гнездовья. Плотность гнездования мухоловки-пеструшки в годы исследований в среднем составила 8 пар/га на Полигоне Коларово, 1,3 пары/га в парке Университетская роща [22], до 2,5 пар/га в парке Лагерный сад (наши данные).

Запись пения производили с 7:00 до 14:00 ч. Использовали записи самцов, которые ещё не образовали пару; такие особи хорошо выявлялись по отсутствию строительного материала в рекламируемом гнездовье. Для записи использован диктофон Olympus LS-12 (Olympus Corp., Япония) с выносным параболическим микрофоном PRO-5 PIP (Telinga Microphones, Швеция). Длительность сеанса записи пения одного самца составляла не менее 15 мин.

Визуализацию и анализ записей осуществляли с использованием редактора Cool Edit Pro, версия 2.1 (Adobe, США). Для статистической обработки данных использовали электронные таблицы Microsoft Excel 2010 (Microsoft, США) и программный пакет Statistica, версия 10.0 (Stat soft, США). Проанализированы записи 82 самцов (34 особи из «лесной» группировки, 48 – из «городской»).

Пение самцов мухоловки-пеструшки состоит из отдельных единичных песен, разделенных паузами продолжительностью более 1 с. Каждая рекламная песня представляет собой набор фигур, являющихся либо одним непрерывным звуком, либо несколькими звуками с паузами менее 0,02 с [23] (рис. 1). Фигуры, в свою очередь, могут объединяться в мотивы (фразы)

– последовательности из устойчиво повторяющихся фигур одного или нескольких типов. У мухоловки-пеструшки самцы формируют песни, комбинируя в разных сочетаниях известные им типы фигур, что создаёт практически бесконечное число вариантов типов песен [24]. Поэтому под «индивидуальным репертуаром» мы понимали набор типов песенных фигур, исполняемый особью в песнях.

В настоящей работе для описания компонентов песни использована расширенная их классификация, предложенная нами ранее [25] (см. рис. 1):

- 1) «бимотив» – песенная конструкция, состоящая из двух типов фигур;
- 2) «мономотив» – повторение фигуры одного типа;
- 3) «трель» – сложная песенная конструкция из 3 и более типов песенных фигур;
- 4) «связка» – типы фигур, вставляемые между различными песенными конструкциями;
- 5) стартовый элемент – специализированные фигуры, исполняемые в начале песни.

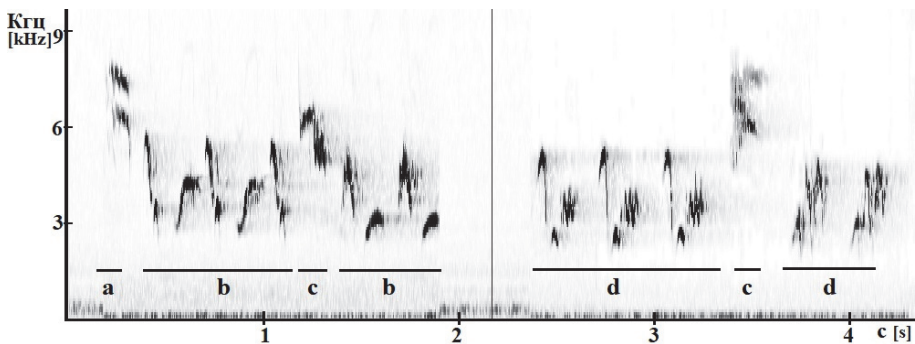


Рис. 1. Сонограмма песен самцов мухоловки-пеструшки: *a* – стартовый элемент; *b* – бимотив; *c* – связка; *d* – мономотив. По оси абсцисс – время, мс; по оси ординат – частота, кГц

[Fig. 1. Sonogram of male pied flycatcher songs: *a* - starting element, *b* - bimotive, *c* - connector, *d* - monomotive. On the X-axis - Time, ms; on the Y-axis - Frequency, kHz]

При анализе на звукозаписи выбирали фрагмент с хорошим качеством записи и, по возможности, непрерываемым пением. Для каждого самца проанализированы 75 песен, что является достаточным количеством для анализа репертуара данного вида [26; наши данные]. Из анализа исключали укороченные песни, состоящие менее чем из трёх фигур, а также демонстрационные песни – сигналы, исполняемые самцом при появлении самки у искусственного гнездовья.

Проанализировано 6 150 песен (60 556 фигур). Типы фигур в песнях выявляли визуально по их форме на сонограммах. Каждому новому типу фигуры при первой встрече в процессе анализа присваивали индивидуальный номер. Перечень типов фигур составил рабочий каталог, состоящий из цифровых наименований типов фигур ($n = 173$). При анализе песни отображали

в виде числовой последовательности, соответствующей номерам составляющих её типов фигур. Для каждой песни подсчитывали её длину, число входящих в неё фигур и их типов. Разнообразием песни называли отношение количества типов фигур в песне к общему количеству фигур в ней, выраженное в процентах.

В работе придерживались следующих трактовок терминов и определений. Групповой репертуар – перечень фигур, зарегистрированных в той, или иной группе самцов. Групповая песенная последовательность – совокупность фигур в проанализированных песнях самцов той или иной группы. Частоту использования каждого типа фигуры в песенной последовательности представляли его долей от совокупности всех проанализированных фигур.

При сравнениях параметров песни самцов из «городских» и «лесных» группировок использовали U-критерий Манна–Уитни (U-test). Для сравнения встречаемости (%) в группировках типов фигур и других структурных элементов песни использовали критерий Фишера (F). Для оценки сходств групповых репертуаров использовали индекс Жаккара (K_j). Для оценки связи между двумя показателями использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R_s). Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Базовые параметры песни. Песня мухоловки-пеструшки имеет продолжительность около 2 с и включает в себя около 10 песенных фигур. Сравнение данных параметров песни в естественных местообитаниях и в городе показало, что в городской среде мухоловка-пеструшка исполняет более короткие песни ($p < 0,001$) за счёт сокращения в них количества фигур ($p = 0,002$) (табл. 1). Наряду с этим «городские» самцы включают в песни и меньшее число типов фигур ($p < 0,001$), что снижает показатель общего разнообразия песни ($p < 0,001$). Упрощение песен у «городских» птиц, вероятно, может быть связано с более низкой плотностью поселения. На городских площадках гнездовая плотность уступала в 3,2–6,2 раза таковой на естественном участке [22]. Наши результаты хорошо согласуются с исследованиями, проведёнными на ряде видов воробьиных птиц, где показано, что в условиях низкой плотности поселения и, как следствие, меньшего контакта с конспецификами самцы исполняли более короткие и менее сложные песни [27, 28]. Обеднению песен могут способствовать и условия обитания птиц в городе. Наличие дополнительных барьеров из зданий, дорог, фрагментарность древесной растительности усиливают акустическую и визуальную изоляцию, что уменьшает число контактов.

Размеры индивидуальных репертуаров самцов варьируют в широких пределах от 14 до 64 типов фигур в лесу и от 11 до 71 – в городе. При этом средняя их величина составила 35,6 типа фигур и не различалась в обеих группах ($p > 0,05$).

Групповые песенные репертуары. В целом групповой репертуар исследуемой популяции мухоловки-пеструшки весьма обширен и включает 173 типа песенных фигур. Из них 156 ($n = 34 \text{ ♂}$) типов отмечены в репертуарах самцов из «лесной» группировки и 147 ($n = 48 \text{ ♂}$) – «городской». Степень сходства исследуемых группировок по индексу Жаккара оказалась достаточно высокой – $K_J = 0,75$. При этом 26 типов фигур отмечены только в «лесной» группировке, 17 – в «городской».

Параметры песни *Ficedula hypoleuca* в различных местообитаниях
[Song parameters of *Ficedula hypoleuca* in various habitats]

Параметры [Parameters]	Группировка [Group]		Всего [Total] $n = 82 \text{ ♂}$
	«лесная» ["Forest"] $n = 34 \text{ ♂}$	«городская» ["Urban"] $n = 48 \text{ ♂}$	
Длина песни, с ($M \pm m_m$; lim) [Song length, s ($M \pm m_m$; lim)]	$2,11 \pm 0,02$ (0,39–5,19)	$1,99 \pm 0,02$ (0,53–5,10)	$2,03 \pm 0,01$ (0,39–5,10)
Число фигур в песне ($M \pm m_m$; lim) [Number of figures per song ($M \pm m_m$; lim)]	$10,04 \pm 0,08$ (3–28)	$9,71 \pm 0,07$ (3–29)	$9,85 \pm 0,05$ (3–29)
Число типов фигур в песне ($M \pm m_m$; lim) [Number of figure types in a song ($M \pm m_m$; lim)]	$4,77 \pm 0,04$ (1–16)	$4,54 \pm 0,04$ (1–14)	$4,64 \pm 0,03$ (1–16)
Разнообразие песни, % ($M \pm m_m$; lim) [Song variety, % ($M \pm m_m$; lim)]	$48,55 \pm 0,27$ (14,29–100)	$46,97 \pm 0,23$ (10,53–100)	$47,62 \pm 0,17$ (10,53–100)
Размер репертуара ($M \pm m_m$; lim) [Repertoire size ($M \pm m_m$; lim)]	$37,03 \pm 2,34$ (14–64)	$34,58 \pm 2,11$ (11–71)	$35,6 \pm 1,57$ (11–71)

Примечание. М – среднее арифметическое; m_m – стандартная ошибка среднего; lim – пределы изменения величины.

[Note. M - arithmetic mean; m_m - standard error of the mean; lim - limits of change of the value].

В совокупности эти 43 фигуры составили менее 0,1% от всех проанализированных фигур групповой песенной последовательности ($n = 60\,556$). Каждая из фигур данных наборов встречена в репертуарах малого числа особей: у 1–4 самцов в «городской» группировке и 1–5 в «лесной». В случае с 28 типами редких фигур (19 – в «лесной» у 3 особей; 9 – в «городской» группировке у 7 самцов) можно говорить либо об индивидуальных особенностях пения отдельных особей, либо об «ошибках» произношения фигур. Типы фигур, отнесённые нами к индивидуальным особенностям пения особи ($n = 14$), устойчиво встречались во многих песнях одного самца и не встречались у других. Если фигура отмечена однократно в одной песне у одной особи, то её, вероятно, можно считать «ошибкой» пения ($n = 14$). Примечательно, что иногда самец формировал редкую фигуру путём слияния фигур двух распространённых типов. В целом наличие уникальных для каждой группировки фигур практически не влияет на особенности репертуара каждой из группировок.

Наиболее распространёнными в исследуемой популяции оказались 13 типов фигур (№ 4, 21, 22, 24, 40, 44, 46, 49, 62, 73, 77, 100, 102) (рис. 2), которые отмечены в репертуарах минимум у 50% самцов в каждой группировке. На эти фигуры приходится 36,8% ($n = 25\,605$) от всех проанализированных фигур в «лесной» группировке и 35,5% ($n = 34\,951$) – в «городской».

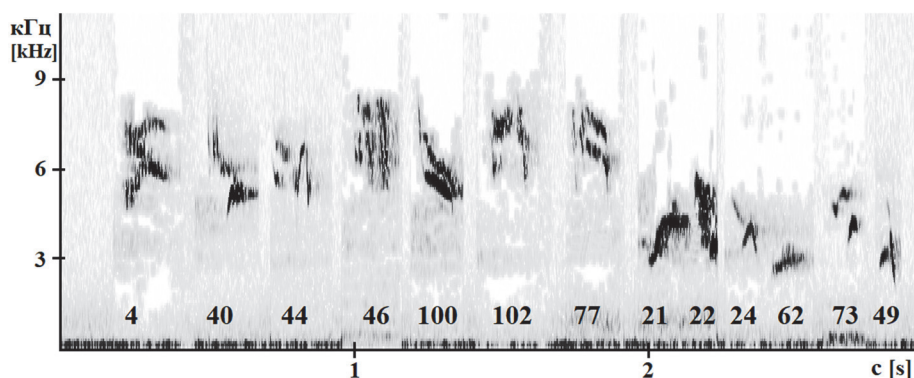


Рис. 2. Типы фигур, наиболее распространённые в «томской» популяции мухоловки-пеструшки. По оси абсцисс – время, мс; по оси ординат – частота, кГц
[Fig. 2. Types of figures are the most common in the "Tomsk" population of the pied flycatcher.
 On the X-axis - Time, ms; on the Y-axis - Frequency, kHz]

Эти 13 типов фигур отражают базовую общепопуляционную часть репертуара самцов и являются наиболее консервативной его составляющей. Для оценки более вариабельной части репертуара исследуемых группировок мы рассмотрели фигуры, присутствующие в репертуарах как минимум 50% самцов какой-либо из группировок. При таком подходе число фигур для сравнения увеличилось до 30 (рис. 3). На фигуры данных типов приходится более половины от всех проанализированных фигур групповой песенной последовательности (58,8% в «лесной» и 60,9% в «городской»).

Более половины из рассматриваемых фигур (17 типов) одинаково распространены в репертуарах самцов обеих групп ($p > 0,05$), при этом большая часть из них (10 типов) относится к числу наиболее распространённых в популяции. Функционально они входят в состав разных компонентов песен, выделенных нами ранее [25]: бимотивы (24→62); фигуры, образующие мономотивы (72→72); связки (№ 4, 40, 44, 46); стартовый элемент (№ 77). Обращает на себя внимание, что в репертуарах наибольшего числа самцов отмечено присутствие фигур, выполняющих функцию связок (№ 4, 40). Следующими по распространённости являлись фигуры, образующие мотив 24→62 и стартовый элемент (№ 77). Так, связку № 4 использовали 82,6% самцов в «лесной» группировке и 83,3% в «городской», связку № 40 – 77,1 и 73,5%; фигуры № 24 – 70,6 и 72,9%, № 62 – 73,5 и 70,8%; стартовый элемент № 77 – 67,7 и 64,6% соответственно.

Наибольший интерес представляют крайние части анализируемого распределения, отражающие различия между группировками. Для 9 типов фигур отмечено более частое ($p < 0,05$) включение их в репертуар самцами «лесной» группировки, а для 4 – «городской». Наибольшие различия между группировками проявились в использовании «лесной» фигуры № 1 (на 39,3%) и «городской» фигуры № 119 (на 31,6%) (см. рис. 3).

Выявленные различия можно рассматривать как сложившиеся особенности «городской» группировки. Период её активного формирования продол-

жается около 30 лет, начальный этап которого связан с развеской искусственных гнездовий в городских парках с 1987 г. с их последующим содержанием и увеличением числа [3, 22], что обеспечило привлечение на гнездование большого количества птиц и поддержание здесь устойчивой группировки исследуемого вида. Следует сказать, что период обитания мухоловки-пеструшки у г. Томска длится немногим более века – с 1906 г., когда её впервые отметили на гнездовании в его окрестностях [29]. Таким образом, формирование «городской» группировки является последовательным событием после успешного закрепления вида в регионе.

Сформировавшиеся особенности репертуаров «городских» самцов могут быть следствием изоляции данной группировки за счёт её островного характера и высоких показателей верности местам прежнего гнездования. В этих условиях в репертуарах самцов распространение получило вдвое меньшее число фигур (4 типа), чем их выпадало (9 типов). Данный дисбаланс можно считать следствием разной скорости процессов распространения новых «городских» фигур в репертуарах самцов и выпадения имевшихся «лесных» фигур. Наблюдаемое обеднение репертуаров самцов мухоловки-пеструшки можно связать со снижением числа контакта с конспецификами в условиях меньшей плотности гнездования и дополнительных изоляционных барьеров (здания, улицы, антропогенный шумовой фон) в городских условиях.

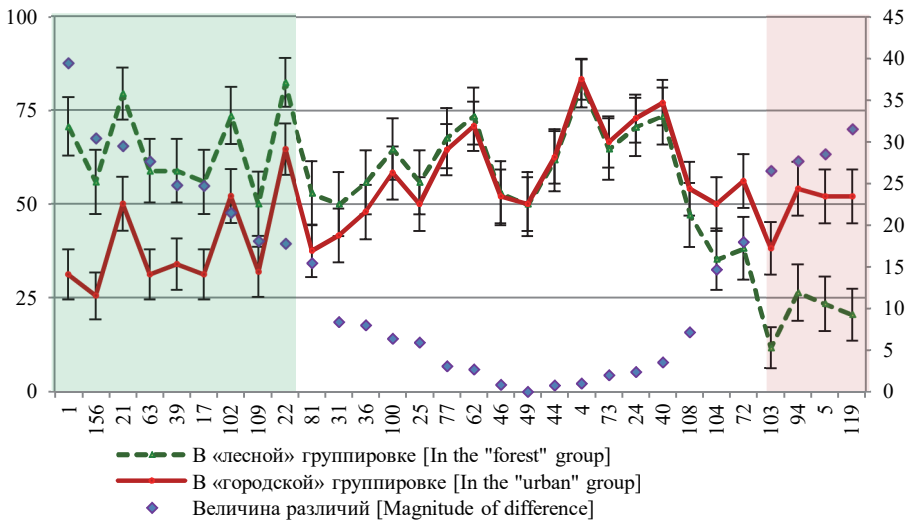


Рис. 3. Представленность в репертуарах самцов распространённых песенных фигур в «лесной» и «городской» группировках мухоловки-пеструшки. Ось X – типы песенных фигур; левая ось Y – процент самцов в группировке, в репертуар которых включена данная фигура; правая ось Y – величина различий в использовании фигур в группировках. Зоны статистически значимых различий (F-критерий, $p < 0,05$) выделены цветом [Fig. 3. Representation in the repertoires of males of common song figures in the "forest" and "urban" groups of the pied flycatcher. On the X-axis - Types of song figures; on the left Y-axis - The percentage of males in the group whose repertoire includes this figure; on the right Y-axis - The magnitude of differences in the use of figures in groupings. Zones of statistically significant differences (F-test, $p < 0.05$) are highlighted in color]

Схожие закономерности проявились при анализе распространённости в репертуарах самцов разных песенных конструкций, основанных на базе рассмотренных фигур (рис. 4). Ряд песенных конструкций чаще присутствует в репертуаре самцов какой-либо из группировок. Так, в лесу у большего числа самцов, чем в городе, в репертуаре имеются бимотивы 21→22, 1→102, 1→2, 109→110, фигура 17, входящая в мономотив 17→17, а также комплекс фигуры 63 в виде устойчивой конструкции из 4 элементов, именуемой трелью: 100→39→63→156 (F-критерий, $p < 0,05$). В «городской» группировке большее распространение получают бимотив 94→117, мономотивы 5→5, 72→72 (F-критерий, $p < 0,05$). Максимальная разница в распространении бимотива в репертуарах самцов находится на том же уровне, как и в случае с отдельными фигурами (см. рис. 3), достигая 40% в лесу (1→102) и 31% в городе (94→117). Процессы распространения «городских» устойчивых песенных конструкций повторяют выявленные закономерности, характерные для составляющих их частей. В городе получили распространение 3 варианта песенных конструкций, а 5 «лесных» начинают выпадать из репертуаров самцов.

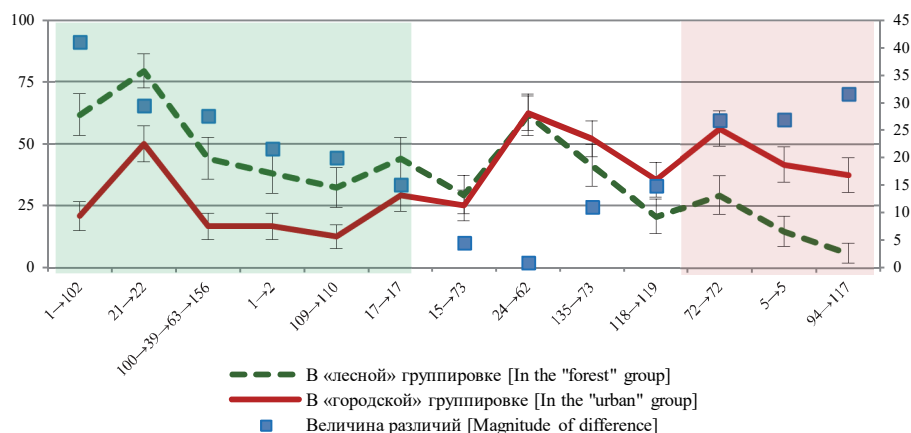


Рис. 4. Представленность распространённых песенных конструкций в «лесной» и «городской» группировках мухоловки-пеструшки. Ось X – варианты песенных конструкций; левая ось Y – процент особей в группировке, в репертуар которых включена данная конструкция; правая ось Y – величина различий в использовании песенных конструкций в группировках. Зоны статистически значимых различий (F-критерий, $p < 0,05$) выделены цветом

[Fig. 4. Representation of common song constructions in the "forest" and "urban" groups of the pied flycatcher. On the X-axis - Types of song constructions; on the left Y-axis - Percentage of individuals in the group whose repertoire includes this construct; on the right Y-axis - The magnitude of differences in the use of song constructions in groupings. Zones of statistically significant differences (F-test, $p < 0.05$) are highlighted in color]

Наличие фигуры в репертуаре самца не предполагает автоматически активного её использования в песенной последовательности. Вероятной причиной может выступать, с одной стороны, функциональная специализация «связок» и «стартового элемента», которая определяет количественные ограничения их использования при формировании каждой отдельной песни.

С другой стороны, наличие в репертуаре нескольких вариантов «связок», «бимотивов», «мономотивов» и других песенных конструкций позволяет чередовать и варьировать их использование. При этом в целом корреляционные связи между показателями присутствия распространённых типов фигур ($n = 30$) в репертуарах самцов и в групповой песенной последовательности оказались выражены на уровне сильной и средней по силе связи ($R_s = 0,74$ в лесу и $0,56$ в городе; $p < 0,01$). Поэтому складывающиеся репертуары отражают потенциал возможного использования фигур, который реализуется самцами индивидуально, формируя при этом групповую песенную последовательность.

Групповая песенная последовательность. При рассмотрении того, как часто та или иная фигура звучит в групповой песенной последовательности, можно оценить вклад каждой из них в общий акустический ансамбль исследуемой группировки. В результате анализа 60 556 фигур выявлены всего 4, одинаково использующиеся ($p > 0,05$) в обеих группировках (рис. 5). Это в 4 раза меньше, чем при сравнении репертуаров, – 17 фигур (см. рис. 4). Зона различий включает 11 «лесных» фигур и несколько больше «городских» – 15. Наиболее часто в песенной последовательности звучат фигуры, входящие в состав бимотивов – базовых структурных компонентов песни мухоловки-пеструшки [25]. При этом в лесу самцы заметно чаще включают в песни фигуры, образующие бимотив $21 \rightarrow 22$, а в городе – $24 \rightarrow 62$ ($p < 0,001$). Фигуры данных мотивов вносят максимальный вклад в песенные последовательности рассматриваемых группировок: в «лесной» – 16,8% (№ 21 – 7,7%; № 22 – 9,1%), в «городской» – 14,2% (№ 24 – 7,3%; № 62 – 6,8%). Из других фигур, входящих в состав различных бимотивов и мономотивов с долей в песенной последовательности более 1%, в лесу кратно чаще используются 4 типа: № 1, 102, 109 и 17. В городе число типов подобных фигур составило 5 (№ 72, 73, 103, 5, 94). Таким образом, можно говорить о наличии 6–7 фигур в составе нескольких бимотивов, мономотивов, которые и определяют основные черты акустической вокализации мухоловки-пеструшки на исследуемых участках.

Для визуализации характера использования типов фигур в групповой песенной последовательности относительно их присутствия в репертуарах самцов мы сравнили, насколько менялось их положение (ранг) в градиенте шкалы «лес – город». Для этого из ранга фигуры, полученного на основе песенной последовательности (см. рис. 5), вычли её ранг по графику распространённости в репертуарах самцов (см. рис. 3). Получившаяся разница рангов отражает, насколько соотносится распространённость фигуры в репертуаре самцов относительно её использования в групповой песенной последовательности (рис. 6).

Наиболее выраженные изменения коснулись нескольких «городских» фигур (№ 62, 36, 24, 73, 81), использование которых возросло на величину 14–6 в относительных ранговых единицах. Данные фигуры чаще всего используются в составе бимотивов $24 \rightarrow 62$, $106 \rightarrow 62$, $73 \rightarrow 15$, $135 \rightarrow 73$, $36 \rightarrow (29, 49, 94)$, мономотива $81 \rightarrow 81$. Заметное сокращение использования отмечено только для одной «городской» фигуры: № 119 на 9 ранговых единиц. Данная

фигура чаще используется в составе мономотива 119→119, а также в сцепке двух мономотивов 118→118→119→119.

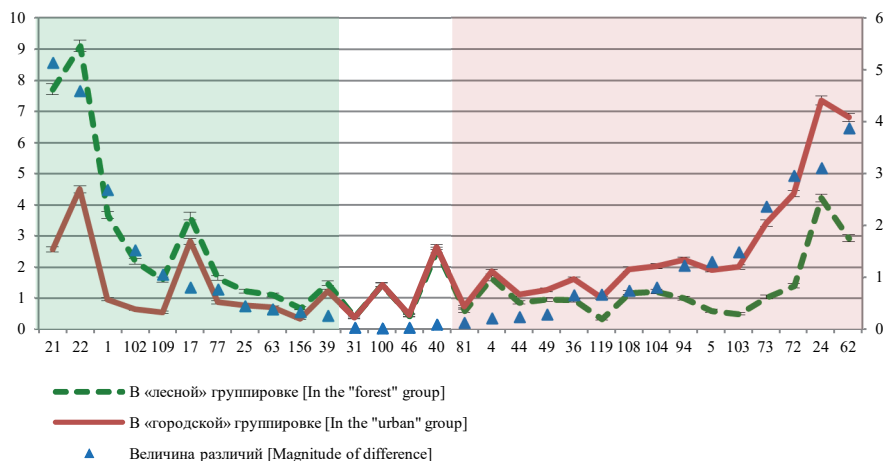


Рис. 5. Встречаемость «популярных» песенных фигур в групповой песенной последовательности «лесной» и «городской» группировок мухоловки-пеструшки. Ось X – типы песенных фигур; левая ось Y – доля фигуры в групповой песенной последовательности; правая ось Y – величина различий в использовании фигур в групповых песенных последовательностях. Зоны статистически значимых различий

(F-критерий, $p < 0,05$) выделены цветом

[Fig. 5. Occurrence of "popular" song figures in the group song sequence of the «forest» and «urban» groups of the pied flycatcher. On the X-axis - Types of song figures; on the left Y-axis - Share of a figure in a group song sequence; on the right Y-axis - The magnitude of the differences in the use of figures in group song sequences. Zones of statistically significant differences (F-test, $p < 0.05$) are highlighted in color]

Среди «лесных» фигур отмечены 3 типа, использование которых заметно возросло (№ 77, 22, 25 – на 6–8 ранговых шагов) или снизилось (№ 156, 39, 63 – на 5–8 ранговых шагов). В первую группу входят стартовый элемент № 77, популярный бимотив 22→22, а также связка № 25. Вторая группа входит в комплекс фигуры № 63, где часто используются в составе устойчивой 4-фигурной конструкции – трели (100→39→63→156). Не изменили свой ранг фигуры № 17, 100.

Обращает на себя внимание, что в городе большинство весомых изменений рангов произошло среди самых исполняемых в групповой песенной последовательности фигур. Следовательно, «акустический портрет» «городской» группы формировался на базе нескольких широко распространённых фигур, ставших при этом и самыми исполняемыми. Такие изменения сложились примерно за 30-летний период существования «городской» группировки в условиях островного местообитания и пониженной относительно «лесной» группировки плотности популяции.

Таким образом, наибольший вклад в формирование специфики песенной последовательности сравниваемых группировок вносят бимотивы, в несколько меньшей степени – мономотивы, стартовый элемент и другие фигуры с невыясненной функциональностью. Практически не задействованы

в этом фигуры-связки, что подчёркивает их универсальность для особей больше как «технического» компонента песни. Наиболее включаемым в песни в сравниваемых местообитаниях становится один, в каждом свой бимотив, который становится основным маркером группировки в сочетании с другими бимотивами и мономотивами.

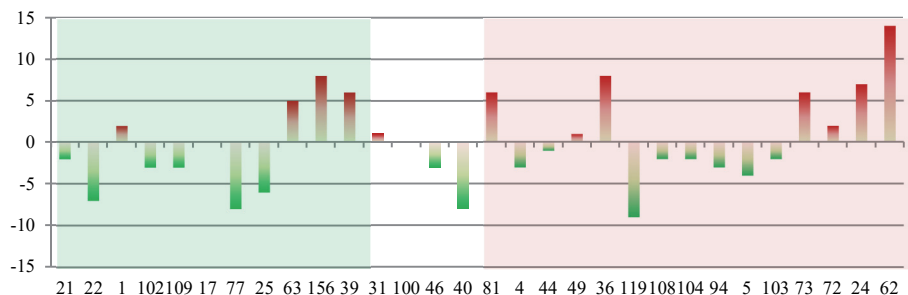


Рис. 6. Характер отклонений ранговых значений фигур по шкале изменчивости «лес – город». Ось X – положение типов фигур в градиенте шкалы «лес – город»; ось Y – сдвиг ранга фигур между групповой песенной последовательностью и представленностью в репертуарах самцов. Зоны статистически значимых различий (F-критерий, $p < 0,05$) выделены цветом

[Fig. 6. The nature of deviations of the rank values of figures on the scale of variability "forest - city". On the X-axis - The position of the types of figures in the gradient of the scale "forest - city"; on the Y-axis - The shift in the rank of figures between the group song sequence and representation in the repertoires of males]

Поддержанию формирующихся между группировками различий, вероятно, способствует высокая степень верности самцов мухоловки-пеструшки прежним местам гнездования [30, 31]. Выбранное место первого гнездования самцы в дальнейшем, как правило, не меняют. Для исследуемых участков показано, что возврат на место прежнего гнездования составляет 36,5–43%, что близко к максимальным значениям, выявленным для популяции данного вида [31, 32]. Известно, что для самок при неудачном размножении более характерна смена участка, тогда как самцы более консервативны. Кроме того, городские парки как «островные», мозаичные местообитания также способствуют поддержанию изоляции между исследуемыми группировками. Таким образом, существует предпосылка для сохранения складывающейся в городе «песенной культуры».

Заключение

Размер группового песенного репертуара мухоловки-пеструшки в исследуемой популяции составил 173 типа песенных фигур при сходном числе в 156 типов для «лесной» группировки и в 147 – для «городской». Индивидуальные репертуары самцов включали от 11 до 71 типа фигур при средней величине в 35,5 фигуры и не различались в группировках. В условиях городской среды самцы мухоловки-пеструшки исполняли более короткие и менее разнообразные песни. Наиболее консервативную основу группового

репертуара исследуемой популяции составили 13 типов фигур. В городской среде процесс распространения новых типов фигур протекает вдвое медленнее, чем утрата «лесных» типов фигур. В лесных и городских условиях выявляется свой набор предпочитаемых песенных конструкций из нескольких разных бимотивов (с доминированием одного), отдельных мономотивов, которые и определяют специфику группировки, поддержанию которой способствуют высокие показатели верности самцов местам прежнего гнездования.

Список источников

1. Liu Z., He C., Wu J. The relationship between habitat loss and fragmentation during urbanization: an empirical evaluation from 16 world cities // PLoS One. 2016. Vol. 11, № 4. PP. e0154613. doi: 10.1371/journal.pone.0154613
2. Seress G., Líker A. Habitat urbanization and its effects on birds // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2015. Vol. 61, № 4. PP. 373–408. doi: 10.17109/AZH.61.4.373.2015
3. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 297. С. 192–200.
4. Reynolds S.J., Ibáñez-Álamo J.D., Sumasgutner P., Mainwaring M.C. Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities // Journal of Ornithology. 2019. Vol. 160, № 3. PP. 841–860. doi: 10.1007/s10336-019-01657-8
5. Palacio F.X. Urban exploiters have broader dietary niches than urban avoiders // Ibis. 2020. Vol. 162, № 1. PP. 42–49. doi: 10.1111/ibi.12732
6. Luniak. M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development // In Proceedings 4th international urban wildlife symposium. Tucson : University of Arizona, 2004. PP. 50–55.
7. Caula S., de Villalobos A.E., Marty P. Seasonal dynamics of bird communities in urban forests of a Mediterranean city (Montpellier, Southern France) // Urban ecosystems. 2014. Vol. 17. PP. 11–26. doi: 10.1007/s11252-013-0295-2
8. Slabbekoorn H., Peet M. Birds sing at a higher pitch in urban noise // Nature. 2003. Vol. 424. PP. 267–267. doi: 10.1038/424267a
9. Mendes S., Colino-Rabanal V.J., Peris S.J. Diferencias en el canto de la ratona común (*Troglodytes musculus*) en ambientes con distintos niveles de influencia humana // El hornero. 2011. Vol. 26, № 2. PP. 85–93.
10. Nemeth E., Pieretti N., Zollinger S.A., Geberzahn N., Partecke J., Miranda A.C., Brumm, H. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2013. Vol. 280, № 1754. PP. 20122798. doi: 10.1098/rspb.2012.2798
11. Иваницкий В.В., Антипов В.А., Марова И.М. Восточный соловей (*lusciniа lusciniа*) в Москве и Подмоскowie: городской шум влияет на частотные параметры песни // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, № 9. С. 1123–1130. doi: 10.7868/S0044513414090062
12. de Magalhães Tolentino V.C., Baesse C.Q., de Melo C. Dominant frequency of songs in tropical bird species is higher in sites with high noise pollution // Environmental Pollution. 2018. Vol. 235. PP. 983–992. doi: 10.1016/j.envpol.2018.01.045
13. Bastrikova A.E., Gashkov S.I., Moskvitina N.S. Age-related variability of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) song in natural and urban environments. Biology Bulletin. 2021. Vol. 48, № 5. PP. 607–615. doi: 10.1134/S1062359021050046
14. Hu Y.Y., Cardoso G.C. Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? // Behavioral Ecology. 2009. Vol. 20. PP. 1268–1273. doi: 10.1093/beheco/arp131

15. Montague M.J., Danek-Gontard M., Kunc H.P. Phenotypic plasticity affects the response of a sexually selected trait to anthropogenic noise // Behavioral Ecology. 2013. Vol. 24, № 2. PP. 343–348. doi: 10.1093/beheco/ars169
16. Slabbekoorn H., den Boer-Visser A. Cities change the songs of birds // Current biology. 2006. Vol. 16, № 23. PP. 2326–2331. doi: 10.1016/j.cub.2006.10.008
17. Hamao S., Watanabe M., Mori Y. Urban noise and male density affect songs in the great tit *Parus major* // Ethology Ecology & Evolution. 2011. Vol. 23, № 2. PP. 111–119. doi: 10.1080/03949370.2011.554881
18. Hill S.D., Aryal A., Pawley M.D., Ji W. So much for the city: Urban–rural song variation in a widespread Asiatic songbird // Integrative zoology. 2018. Vol. 13, № 2. PP. 194–205. doi: 10.1111/1749-4877.12284
19. Narango D.L., Rodewald A.D. Urban-associated drivers of song variation along a rural–urban gradient // Behavioral ecology. 2016. Vol. 27, № 2. PP. 608–616. doi: 10.1093/beheco/arv197
20. Luther D.A., Baptista L. Does urban noise influence the cultural evolution of bird songs? // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010. Vol. 277, № 1680. PP. 469–473. doi: 10.1098/rspb.2009.1571
21. Moseley D.L., Phillips J.N., Derryberry E.P., Luther D.A. Evidence for differing trajectories of songs in urban and rural populations // Behavioral Ecology. 2019. Vol. 30, № 6. PP. 1734–1742. doi: 10.1093/beheco/arz142
22. Grinkov V.G., Bauer A., Gashkov S.I., Sternberg H., Wink M. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia // PeerJ. 2018. Vol. 6. e6059. doi: 10.7717/peerj.6059
23. Espmark Y.O., Lampe H.M. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons // Bioacoustics. 1993. Vol. 5, № 1–2. PP. 33–65. doi: 10.1080/09524622.1993.9753229
24. Lundberg A., Alatalo R.V. The pied flycatcher. London : Poyser, 1992. 267 p.
25. Гашков С.И., Бастрикова А.Е., Москвитина Н.С. Структура песенных репертуаров томской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и их возрастная изменчивость // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 46–66. doi: 10.17223/19988591/57/3
26. Вабищевич А.П. Межпопуляционная и индивидуальная изменчивость песни мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* : дис. ... канд. биол. наук. М. : МГУ им. Ломоносова, 2011. 209 с.
27. Горещкая М.Я. Изменчивость тонкой структуры песни у воробьиных птиц: случайные вариации или направленные изменения, несущие информацию // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, № 6. С. 718–718. doi:10.7868/S0044513413060056
28. Ораев А.С. The communicative value of complex singing in passerine birds // Biology Bulletin. 2022. Vol. 49, № 10. PP. 1750–1768. doi: 10.1134/S1062359022100168
29. Иоганзен Г.Э. Материалы для орнитофауны степей Томского края. Томск : Типо-литография Сибирского товарищества печатного дела, 1907. 240 с.
30. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала / под ред. В.Б. Зимина. М. : Наука, 2008. 267 с.
31. Куранов Б.Д. Сохраняемость мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* у восточной границы распространения // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26, № 1425. С. 1291–1300.
32. Гашков С.И. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Вестник Томского государственного университета. Приложение. 2003. № 8. С. 34–39.

References

1. Liu Z, He C, Wu J. The relationship between habitat loss and fragmentation during urbanization: an empirical evaluation from 16 world cities. *PLoS One*. 2016;11(4):e0154613. doi: 10.1371/journal.pone.0154613

2. Seress G, Liker A. Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2015;61(4):373-408. doi: 10.17109/AZH.61.4.373.2015
3. Kuranov BD. Gnezdovalaya biologiya urbanizirovannoy populyatsii mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) [Nest biology in urban population of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*)]. *Tomsk State University Journal*. 2007;297:192-200. In Russian
4. Reynolds SJ, Ibáñez-Álamo JD, Sumasgutner P, Mainwaring MC. Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities. *Journal of Ornithology*. 2019;160(3):841-860. doi: 10.1007/s10336-019-01657-8
5. Palacio FX. Urban exploiters have broader dietary niches than urban avoiders. *Ibis*. 2020;162(1):42-49. doi: 10.1111/ibi.12732
6. Luniak. M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development. In Proceedings 4th international urban wildlife symposium. Tucson : University of Arizona, 2004. pp. 50-55.
7. Caula S, de Villalobos AE, Marty P. Seasonal dynamics of bird communities in urban forests of a Mediterranean city (Montpellier, Southern France). *Urban ecosystems*. 2014;17:11-26. doi: 10.1007/s11252-013-0295-2
8. Slabbekoorn H, Peet M. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*. 2003;424:267-267. doi: 10.1038/424267a
9. Mendes S, Colino-Rabanal VJ, Peris SJ. Diferencias en el canto de la ratona común (*Troglodytes musculus*) en ambientes con distintos niveles de influencia humana. *El hornero*. 2011;26(2):85-93.
10. Nemeth E, Pieretti N, Zollinger SA, Geberzahn N, Partecke J, Miranda AC, Brumm, H. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013;280(1754): 20122798. doi: 10.1098/rspb.2012.2798
11. Ivanitskiy VV, Antipov VA, Marova IM. Vostochnyy solovey (*Luscinia luscinia*) v Moskve i Podmoskov'e: gorodskoy shum vliyaet na chastotnye parametry pesni [The thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) in Moscow and Moscow suburbs: City noise influences the frequency parameters of its song]. *Zoologicheskii zhurnal*. 2014;93(9):1123-1130. doi: 10.7868/S0044513414090062. In Russian
12. de Magalhães Tolentino VC, Baesse CQ, de Melo C. Dominant frequency of songs in tropical bird species is higher in sites with high noise pollution. *Environmental Pollution*. 2018;235:983-992. doi: 10.1016/j.envpol.2018.01.045
13. Bastrikova AE, Gashkov SI, Moskvitina NS. Age-related variability of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) song in natural and urban environments. *Biology Bulletin*. 2021;48(5):607-615. doi: 10.1134/S1062359021050046
14. Hu YY, Cardoso GC. Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? *Behavioral Ecology*. 2009;20:1268-1273. doi: 10.1093/beheco/arp131
15. Montague MJ, Danek-Gontard M, Kunc HP. Phenotypic plasticity affects the response of a sexually selected trait to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*. 2013;24(2):343-348. doi: 10.1093/beheco/ars169
16. Slabbekoorn H., den Boer-Visser A. Cities change the songs of birds. *Current biology*. 2006;16(23):2326-2331. doi: 10.1016/j.cub.2006.10.008
17. Hamao S, Watanabe M, Mori Y. Urban noise and male density affect songs in the great tit *Parus major*. *Ethology Ecology & Evolution*. 2011;23(2):111-119. doi: 10.1080/03949370.2011.554881
18. Hill SD, Aryal A, Pawley MD, Ji W. So much for the city: Urban–rural song variation in a widespread Asiatic songbird. *Integrative zoology*. 2018;13(2):194-205. doi: 10.1111/1749-4877.12284
19. Narango DL, Rodewald AD. Urban-associated drivers of song variation along a rural–urban gradient. *Behavioral ecology*. 2016;27(2):608-616. doi: 10.1093/beheco/arv197
20. Luther DA, Baptista L. Does urban noise influence the cultural evolution of bird songs? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010;277(1680):469-473. doi: 10.1098/rspb.2009.1571

21. Moseley DL, Phillips JN, Derryberry EP, Luther DA. Evidence for differing trajectories of songs in urban and rural populations. *Behavioral Ecology*. 2019;30(6):1734-1742. doi: 10.1093/beheco/arz142
22. Grinkov VG, Bauer A, Gashkov SI, Sternberg H, Wink M. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia. *PeerJ*. 2018;6:e6059. doi: 10.7717/peerj.6059
23. Espmark YO, Lampe HM. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons. *Bioacoustics*. 1993;5(1–2):33-65. doi: 10.1080/09524622.1993.9753229
24. Lundberg, A, Alatalo RV. The pied flycatcher London : Poyser, 1992. 267 p.
25. Gashkov SI, Bastrikova AE, Moskvitina NS. The structure of song repertoires of the Tomsk population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and their age-related variability. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:46-66. doi: 10.17223/19988591/57/3. In Russian, English summary
26. Vabishchevich AP. Mezhpopyulyatsionnaya i individual'naya izmenchivost' pesni mukholovki-pestrushki *Ficedula hypoleuca* [Inter-population and individual variability in the song of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*] [CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow : Moscow State University, 2011. 209 p. In Russian
27. Goretskaya MYa. Izmenchivost' tonkoy struktury pesni u vorob'inykh ptits: sluchaynye variatsii ili napravlennye izmeneniya, nesushchie informatiyu [Song structure variability in passerine birds: Random variation or direct informative changes]. *Zoologicheskii zhurnal*. 2013;92(6):718-718. doi:10.7868/S0044513413060056. In Russian
28. Opaev AS. The communicative value of complex singing in passerine birds. *Biology Bulletin*. 2022;49(10):1750-1768. doi: 10.1134/S1062359022100168
29. Ioganzen GE. Materialy dlya ornitofauny stepey Tomskogo kraia [Materials on the avifauna of the steppes of Tomsk krai]. Tomsk : Tipo-litografiya Sibirskogo tovarishchestva pechatnogo dela, 1907. 240 p. In Russian
30. Artem'ev AV. Popyulyatsionnaya ekologiya mukholovki-pestrushki v severnoy zone areala [Population ecology of the pied flycatcher in the northern zone of its natural habitat]. Zimina VB, editor. Moscow: Nauka Publ; 2008. 267 p. In Russian
31. Kuranov BD. Sokhranyaemost' mukholovki-pestrushki *Ficedula hypoleuca* u vostochnoy granitsy rasprostraneniya [Local survival rates of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* at the eastern boundary of the range]. *The russian journal of ornithology*. 2017;26(1425):1291-1300. In Russian
32. Gashkov SI. Svyaz' s territoriei rozhdeniya i razmnozheniya mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca* Pall.) na vostochnoy periferii areala [Relationship with the territory of birth and reproduction of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) on the eastern periphery of the range]. *Tomsk State University Journal*. 2003;8:34-39. In Russian

Информация об авторах:

Бастрикова Анастасия Евгеньевна – м.н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Москвитина Нина Сергеевна – д-р биол. наук, профессор, в.н.с. лаборатории биологии и почвоведения Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: mns_k@mail.ru.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Anastasia E. Bastrikova, Research Assistant of the biodiversity monitoring laboratory, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

Sergey I. Gashkov, Cand. Sci. (Biol.), senior research officer of the biodiversity monitoring laboratory, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Nina S. Moskvitina, Dr. Sci. (Biol.), leading researcher of the biology and soil science laboratories, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: mns_k@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 04.09.2023;
одобрена после рецензирования 25.12.2023; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 04.09.2023;
approved after reviewing 25.12.2023; accepted for publication 18.03.2024.*

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Научная статья

УДК 612.08

doi: 10.17223/19988591/65/7

Исследование речевых процессов у монолингвов, билингвов и мультилингвов

Юрий Валентинович Бушов¹, Анастасия Александровна Скрыбина²

^{1,2} *Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-0596-383X>, bushov@bio.tsu.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-2658-9119>, skryabina.anastasiya1994@yandex.ru

Аннотация. Изучение речевых процессов у монолингвов, билингвов и мультилингвов является актуальной задачей современной физиологии. Это связано с тем, что растущий уровень международной интеграции в сфере науки, образования и производства, значительные миграции населения настоятельно требуют от современного человека знания иностранных языков. Однако влияние многоязычия на психику человека изучено недостаточно. В данном обзоре анализируются современные данные о речевых процессах у монолингвов, билингвов и мультилингвов. Анализ литературы свидетельствует о том, что активность речевых структур у монолингвов, билингвов и мультилингвов существенно зависит от вида предъявляемой речевой задачи, от степени усвоения неродного языка (языков) и других факторов. Изучение второго языка сопровождается пластическими перестройками речевых структур. Вместе с тем вопрос о том, какое влияние оказывает многоязычие на когнитивные функции человека, нельзя считать окончательно решенным. Остается во многом открытым и вопрос о латерализации языка у билингвов. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что сами по себе «коммуникативные» зеркальные нейроны не обеспечивают понимание речевых действий других людей, так как в этих процессах участвуют области мозга, в которых эти нейроны не обнаружены. Роль этих нейронов в формировании билингвизма и мультилингвизма остается неясной.

Ключевые слова: многоязычие, речевые процессы, активность мозга, зеркальные нейроны

Для цитирования: Бушов Ю.В., Скрыбина А.А. Исследование речевых процессов у монолингвов, билингвов и мультилингвов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 130–147. doi: 10.17223/19988591/65/7

Original article

doi: 10.17223/19988591/65/7

Studies of speech processes in monolinguals, bilinguals and multilinguals

Yuri V. Bushov¹, Anastasia A. Skryabina²

^{1,2} Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-0596-383X>, bushov@bio.tsu.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-2658-9119>, skryabina.anastasiya1994@yandex.ru

Summary. The study of speech processes in monolinguals, bilinguals, and multilinguals is an urgent task of modern physiology. This is due to the growing level of international integration in the field of science, education and production, significant migration of the population that knowledge of foreign languages is urgently required from a modern person. However, the influence of multilingualism on the human psyche has not been studied enough. This review analyzes modern data on speech processes in monolinguals, bilinguals, and multilinguals.

The literature analysis indicates that the activity of speech structures in monolinguals, bilinguals, and multilinguals significantly depends on the type of speech task presented, on the degree of assimilation of a non-native language (languages), and other factors. The production of non-native speech by bilinguals and multilinguals, in contrast to the production of speech in the native language, requires additional neural resources. Learning a second language is accompanied by plastic restructuring of speech structures and changes in cognitive functions. At the same time, the question of what effect multilingualism has on human cognitive functions cannot be considered as definitively resolved, since the data on this matter are extremely contradictory. To date, nine different hypotheses about language lateralization in bilinguals have been proposed, each of which has its own advantages and disadvantages. Therefore, the question of language lateralization among bilinguals remains open. The role of mirror neurons in the formation of multilingualism is poorly studied. At the same time, the available data indicate that "communicative" mirror neurons themselves do not provide understanding of the speech actions of other people, since these processes involve areas of the brain where these neurons are not found. It is assumed that these neurons act as an intermediary and provide interaction between the prefrontal cortex, sensory, motor, and association areas of the cortex, as well as storage sites in the brain for motor programs. The result of interaction between these structures is understanding of the speech actions of other people.

Based on the available data analysis, it is concluded that further efforts should be directed to studying the influence of multilingualism on human psyche, the lateralization of speech in bilinguals and multilinguals, plastic rearrangements of speech structures during the formation of multilingualism, and elucidating the role of mirror neurons in the formation of multilingualism.

The article contains 39 References.

Keywords: multilingualism, speech processes, brain activity, mirror neurons

For citation: Bushov YV, Skryabina A.A. Studies of speech processes in monolinguals, bilinguals and multilinguals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:130-147. doi: 10.17223/19988591/65/7

Введение

Изучение речевых процессов у монолингвов, билингвов и мультилингвов является актуальной задачей современной физиологии. Это связано, в частности, с тем, что растущий уровень международной интеграции в сфере науки, образования и производства, значительные миграции населения настоятельно требуют от современного человека знания иностранных языков. Однако влияние многоязычия на психику человека изучено недостаточно. В частности, недостаточно изучена роль различных мозговых структур в обеспечении речевых процессов, влияние многоязычия на активность зеркальных нейронов и их локализацию. Слабо изучено влияние многоязычия на латерализацию речи и когнитивные функции человека.

Целью данного обзора явился анализ современных исследований речевых процессов у монолингвов, билингвов и мультилингвов.

Изучение активности мозговых структур у монолингвов, билингвов и мультилингвов при восприятии и продукции речи

Методом фМРТ исследовалось участие скорлупы левого полушария в продукции речи монолингвами и мультилингвами [1]. В качестве добровольцев выступали женщины-правши. Родным языком монолингвов являлся итальянский, тогда как билингвов – немецкий. Вторым языком билингвов – итальянский, который достигал высокого уровня владения, третий язык – английский – достигал низкого или среднего уровня владения. В качестве задачи на продукцию речи испытуемым предлагалось называть изображения на родном и неродном языках. Результаты исследований показали, что продукция речи на родном языке мультилингвами сопровождалась активацией в левом полушарии: нижней лобной извилины (BA 44/45), предполнительной моторной области (pre-SMA, BA 6), прецентральной извилины (BA 4/6), постцентральной извилины (BA 2), верхней височной извилины (BA 22), предклинья (BA 7), таламуса, тогда как в правом полушарии активировались: прецентральная извилина (BA 6), средняя височная извилина (BA 21), верхняя затылочная извилина (BA 19/18) и скорлупа. При продукции речи мультилингвами на втором языке активировались практически те же области мозга. Однако активность в покрывочной части левой нижней лобной извилины и передней поясной коры (ACC) оказалась выше в случае продукции речи на втором языке, в отличие от родного. При продукции речи мультилингвами на третьем языке активировались области, которые участвовали в продукции речи на родном и втором языках. Однако активность в префронтальных областях (BA 44/45/46) при производстве речи на третьем языке являлась более продолжительной по сравнению с родным и вторым языками, а активность в покрывочной части левой нижней лобной извилины и передней поясной коре (ACC) – более обширной по сравнению с производством речи на втором языке. Кроме того, продукция речи на третьем языке по сравнению с родным и вторым языками характеризовалась

«экстенсивной активацией» левой скорлупы. Активность мозговых структур при продукции речи монолингвами оказалась сходной с их активностью при продукции речи мультилингвами на родном языке: активировались затылочные ассоциативные области обоих полушарий, премоторная кора, левая нижняя лобная извилина (ВА 44/45), левая средняя лобная извилина (ВА 46), левая нижняя височная извилина, веретенообразная извилина (ВА 19/37). Проведённые исследования также показали увеличение активности скорлупы левого полушария при продукции речи на неродном языке мультилингвами, недостаточно хорошо владеющими данным языком. Кроме того, результаты морфометрии выявили большую плотность скорлупы левого полушария у мультилингвов в отличие от монолингвов, что свидетельствует о её большей структурной пластичности у мультилингвов. Эти различия авторы связывают с большей артикуляционной нагрузкой, которую испытывают мультилингвы по сравнению с монолингвами [1].

В коллективной работе [2] с помощью фМРТ исследовалась активность мозга у билингвов и монолингвов (обе группы – правши) при чтении ими вслух предложений на родном и неродном языках. В качестве родного языка у билингвов выступал французский, в качестве второго – английский, а родным языком для монолингвов являлся английский. Вместе с тем авторы подчёркивают, что их монолингвы относятся к лицам, пассивно подвергавшимся воздействию второго языка. Билингвов разделили на две группы: одновременные билингвы (освоившие оба языка с рождения) и последовательные билингвы (освоившие второй язык в возрасте после 5 лет), при этом уровень владения английским языком у данных групп не различался. Проведённые исследования показали, что при чтении предложений на родном языке у билингвов и монолингвов активируются одинаковые области, в том числе моторная и слуховая кора в обоих полушариях, а также базальные ганглии и мозжечок. Эти же области активируются при использовании второго языка последовательными билингвами. При использовании первого и второго языков одновременными билингвами активируются частично одни и те же области. Причем эта активность подобна той, которая наблюдается при продукции речи монолингвами. Вместе с тем оказалось, что у последовательных билингвов сильнее активируются левая нижняя лобная извилина, левая премоторная кора, левая веретёнообразная извилина при чтении предложений на втором языке, в отличие от чтения предложений на родном языке, и эта активность положительно коррелировала с возрастом приобретения второго языка. На основе полученных данных авторы приходят к выводу, что воспроизведение речи в случае её освоения с рождения требует вовлечения меньшего количества нейронных структур, чем при более позднем освоении речи [2].

Группа авторов попыталась выяснить, существуют ли различия между билингвами и монолингвами при пассивном прослушивании и назывании картинок на родном языке [3]. Вторым языком для билингвов являлся каталонский, тогда как основным у билингвов и родным у монолингвов являлся испанский. Билингвы относились к группе с высоким уровнем владения вторым языком, который они осваивали в возрасте до 3 лет. Испытуемые обеих

групп являлись правшами. В качестве стимулов как в задаче пассивного прослушивания, так и в задаче на называние картинок выступали испанские слова. При этом половина стимулов имела родственный перевод на каталонский (родственные слова), вторая половина не имела родственного перевода на каталонский (неродственные слова). Изучение процесса пассивного прослушивания слов на родном языке не выявило статистически значимых различий активности мозговых структур у билингвов и монолингвов. Однако изучение процесса называния картинок на родном языке показало, что выполнение данной задачи сопровождалось у монолингвов по сравнению с билингвами повышением активности левой средней височной извилины (ВА 37) и левой язычной извилины (ВА 18), тогда как у билингвов сильнее активировались левая задняя поясная извилина (ВА 31), левое предклинье (ВА 7) и правая угловая извилина (ВА 39). При сравнении процесса восприятия родственных слов у монолингвов по сравнению с билингвами более сильная активация наблюдалась в области левой средней затылочной извилины (ВА 37), левой нижней затылочной извилины (ВА 18) и левой средней височной извилины (ВА 39), тогда как у билингвов по сравнению с монолингвами сильнее активировалась область левой задней поясной извилины (ВА 31). Сравнение процесса произнесения неродственных слов при назывании картинок выявило более сильную активацию у монолингвов по сравнению с билингвами левой средней височной извилины, левой нижней височной извилины (ВА 19), левой нижней затылочной извилины (ВА 18), левой средней затылочной извилины (ВА 37), тогда как у билингвов в отличие от монолингвов более сильная активация наблюдалась в области правой угловой извилины (ВА 39), левой задней поясной извилины (ВА 31) и левом предклинье (ВА 7). Сравнение активности мозговых структур при произнесении слов, не имеющих и имеющих родственный перевод на каталонский язык, не выявило различий у монолингвов, тогда как у билингвов при произнесении родственных слов, в отличие от неродственных, наблюдалась большая активность в правой средней лобной извилине (ВА 8), передней части поясной извилины (ВА 9) и левой передней поясной извилине (ВА 32) [3]. По результатам данного исследования авторы делают следующие выводы:

1) характер активации мозговых структур при восприятии родной речи на слух одинаков у билингвов и монолингвов, но он различается у этих групп при продукции речи (называние картинок);

2) на активность мозговых структур у билингвов и монолингвов влияет схожесть перевода на второй язык.

В работе [4] изучалась активность мозга у билингвов с целью выяснения, какое влияние оказывает период воздействия первого и второго языков на изменения в сети языкового контроля. В качестве родного языка билингвов (все правши) выступал кантонский диалект китайского языка, а в качестве второго – мандаринский, которые рассматривались исследователями как два разных языка. Задача, выполняемая билингвами, заключалась в произнесении речи про себя или вслух, представляющей собой свободное повествование на заданную тему и на заданном языке – кантонском или мандаринском. фМРТ-сканирование мозга испытуемые проходили дважды: 1) после

воздействия на них двух языков в равном соотношении; 2) после воздействия на них родного и второго языка в соотношении 90 к 10%. Проведенные исследования показали, что активность в левой нижней лобной извилине (BA 44) и средней лобной извилине в обоих полушариях (BA 46, BA 9) не различалась при равном использовании родного и неродного языков, но оказалась больше в случае преимущественного использования родного языка, по сравнению с неродным (90 к 10%). На основании проведенного исследования авторы заключают, что даже короткие периоды различий в характере использования языков могут приводить к значительным нейропластическим изменениям в областях мозга, в том числе связанных с процессами языкового контроля. Те же авторы считают, что менее знакомый и / или реже используемый язык требует повышенного языкового контроля, так как при его использовании активнее вовлекаются области языкового контроля [4].

Группа авторов с помощью фМРТ изучала активность мозга у билингвов при выполнении речевых задач в зависимости от уровня беглости устной речи [5]. Родным языком билингвов (все правши) являлся японский, в качестве изучаемого языка выступал английский. Выборку составили добровольцы с начальным и средним уровнями владения английским языком (A1–B2 по шкале CEFR). Этих добровольцев разделили на три группы по уровню беглости устной речи: с низкой, средней и высокой беглостью. Задания, направленные на изучение продукции речи, включали следующие действия: прочитать предложение вслух, повторить предложение, ответить на короткий вопрос и построить предложение, тогда как задание на понимание речи обозначено как «понять историю». Все стимулы предъявлялись на английском языке, задания испытуемыми также выполнялись на английском языке [5]. Проведенные исследования выявили повышение активности дорсальной части левой нижней лобной извилины (BA 45) по мере снижения уровня беглости при построении предложения. По мнению авторов, это свидетельствует о меньшем вовлечении этой области в речевой процесс в случае более беглой речи участников. С повышением уровня беглости в задаче на понимание речи авторы обнаружили увеличение активности в задней части левой верхней височной извилины (BA 22/39). Это авторы связывают с более высокой скоростью обработки синтаксической, семантической и тематической информации у билингвов с более «беглым» уровнем владения английским языком. Отсутствие модулирующего эффекта уровня беглости на активность задней нижней лобной извилины (BA 44) в задачах на продукцию речи авторы связывают с возможным большим вниманием испытуемых к повторному анализу речи, чем к синтаксической обработке предъявляемых предложений. Основываясь на полученных данных, авторы приходят к заключению, что при продукции речи вслух и её восприятии на слух наблюдаются «разные паттерны активации»: для продукции речи более «беглогоговорящим» на втором языке билингвам, в отличие от менее «беглогоговорящих», необходимо меньше когнитивных ресурсов [5].

В работе [6] исследовался процесс продукции гласных в словах, изученных с использованием второго языка. В качестве испытуемых выступали носители британского английского языка (все женщины-правши), которых

перед фМРТ-исследованием обучили произносить родные гласные («характерные» для английского языка гласные) и неродные гласные (гласные с не характерным для английского языка округлением). фМРТ-обследование проводилось при прослушивании или при прослушивании и последующей имитации изученных гласных, а также содержащих эти гласные в односложных псевдословах или трехсложных псевдословах. Проведенные исследования выявили большую активность левой нижней лобной извилины и передней части островка при произнесении «неродных» гласных, в отличие от «родных», тогда как правая медиальная префронтальная кора наоборот сильнее активировалась при воспроизведении «родных» гласных [6].

В коллективном фМРТ-исследовании изучалась роль моторной системы в процессах обработки языковой информации у билингвов [7]. Родным языком билингвов (все правши) являлся китайский, вторым освоенным – английский. В качестве стимулов выступали фразы, связанные с действиями (глагол + объект), представляющие собой буквальную, метафорическую или абстрактную речь. Стимулы предъявлялись визуально для последующего прочтения. В качестве языковых областей выбрали нижнюю лобную извилину, угловую извилину, среднюю височную извилину, заднюю часть нижней теменной доли, в качестве моторных – прецентральный кору, премоторную кору, дополнительную моторную область. На основании полученных данных авторы приходят к выводу, что большая активность двигательных областей мозга наблюдается для неродного языка по сравнению с родным [7].

Н. Liu, F. Сао провели мета-анализ данных о факторах, которые влияют на сходство и различие в сетях мозга, обеспечивающих речевые процессы на родном и неродном языках. В анализ вошли фМРТ- и ПЭТ-исследования, опубликованные с 1998 по 2014 гг. Данные исследования разделили на группы по используемым задачам (артикуляционные, фонологические, орфографические, семантические и синтаксические категории) и уровню владения вторым языком (высокий, умеренный, низкий). Основываясь на результатах проведенного анализа, авторы заключают, что обработка второго языка у билингвов осуществляется теми же сетями, что и родного, но с привлечением «дополнительных областей мозга» [8].

Группа авторов провела МЭГ- и МРТ-исследования произнесения существительных и глаголов билингвами (все правши), хорошо владеющими вторым языком (родной язык – испанский, второй освоенный – баскский). В качестве речевого задания предлагалось называние картинок, а глаголы и существительные входили в небольшое высказывание. Проведенные исследования выявили более быструю реакцию испытуемых при назывании существительных, чем глаголов, как на родном, так и на втором освоенном языке. На основе полученных данных авторы приходят к выводу, что при произнесении существительных и глаголов вовлекаются частично разные нейросети. Однако произнесение указанных частей речи на родном и неродным языках не различаются. По мнению авторов, это сходство отражает общность «основных принципов, управляющих организацией лексико-семантических репрезентаций и их поиском в двуязычном мозгу» [9].

Группа авторов, применив мета-анализ данных нейровизуализации, изучили области мозга, активирующиеся при осуществлении языковых процессов на родном и втором языках на различных уровнях: лексико-семантическом («способность связывать значение с языковыми структурами»), грамматическом («способность распознавать и воспроизводить отличительные грамматические структуры языка») или фонологическом («способность распознавать и воспроизводить характерные звуковые образы языка»). Дополнительно авторы исследовали процессы, связанные с переключением языка. Под билингвизмом авторы понимали регулярное использование двух языков, а под многоязычием – более двух языков. Для разделения билингвизма на поздний и ранний ими установлен возраст в 6 лет, тогда как строгий критерий для разделения билингвов с высоким и низким языковым уровнем отсутствовал. На основе проведенного анализа авторы заключают, что для обработки родного и неродного языков используется общая нейронная сеть (одни и те же нейронные структуры), которая имеет некоторые различия в зависимости от того, на каком уровне языка (лексикосемантика, грамматика, фонология) ведётся анализ данных [10].

М. Treutler, Р. Sörös изучали посредством фМРТ произнесение гласных и слогов на родном немецком и неродном английском языках последовательными билингвами (правши и амбидекстры; уровни владения вторым языком В1, В2 и С1). В качестве звуков определённого языка использовались такие, которые являлись неизвестными для второго исследуемого языка. Стимулы предъявлялись визуально. Проведенные исследования показали, что как произнесение звуков родной, так и неродной речи вызывало аналогичную и широко распространенную активацию в корковых и подкорковых областях, в том числе ответственных за речевой моторный контроль, фонологическую и визуальную обработку речевых сигналов. Вместе с тем продукция речи на неродном языке, в отличие от родного, характеризовалась повышенной активностью в левой первичной сенсомоторной коре, в обоих полушариях мозжечка (дольке VI), левой нижней лобной извилине, левом переднем островке. Авторы рассматривают перечисленные области как ключевые для речевого моторного контроля. Кроме того, во время визуальной обработки неродной речи обнаружена большая активность в области язычной и затылочной веретенообразной извилинах левого и правого полушарий по сравнению с визуальной обработкой родной речи. Авторы заключают, что продукция неродной речи последовательными билингвами в отличие от продукции речи на родном языке требует дополнительных нейронных ресурсов [11].

В работе [12] исследовалось влияния контекста на продукцию речи небалансированными билингвами, для чего применили фМРТ и анализ репрезентативного сходства. Китайский язык являлся родным для билингвов (все правши), тогда как английский – вторым освоенным. В качестве стимулов выступали картинки, которые испытуемые называли. На основе полученных данных авторы заключают, что у билингвов в двуязычном контексте, в отличие от одноязычного, сильнее активировались области когнитивного контроля (передняя поясная кора, дорсолатеральная префронтальная

кора, задняя теменная кора), а также области фонологической обработки речевого сигнала (нижняя лобная извилина, прецентральная извилина). Кроме того, продукция второго языка билингвами в двуязычном и в одноязычном контекстах показала сходные паттерны нейронной активации в дорсальной нижней лобной извилине обоих полушарий [12].

Таким образом, имеющиеся литературные данные свидетельствуют о том, что активность речевых структур у монолингвов, билингвов и мультилингвов существенно зависит от вида предъявляемого речевого задания, от степени усвоения неродного языка (языков) и других факторов. Продукция неродной речи билингвами и мультилингвами в отличие от продукции речи на родном языке требует дополнительных нейронных ресурсов.

Влияние билингвизма на когнитивные процессы

К настоящему времени сложились три разные точки зрения о влиянии билингвизма на когнитивные функции человека: 1) двуязычие и многоязычие оказывают негативное влияние на когнитивные процессы; 2) двуязычие и многоязычие оказывают положительное влияние на когнитивные процессы, что проявляется в ряде преимуществ лиц, владеющих несколькими языками, перед монолингвами; 3) отсутствие какой-либо связи между количеством языков и когнитивной успешностью [13]. На основе анализа собственных и литературных данных Е. Bialystok [14] показала, что при выполнении заданий, связанных с различными когнитивными процессами, в одних случаях преимущества обнаруживаются у двуязычных индивидов, а в других – у одноязычных. Проведенные автором исследования показали, что билингвы лучше справляются с заданиями, которые требуют селективного внимания и подавления исполнительного контроля, а также при решении задач, содержащих конфликтующие стимулы, или задач, требующих мысленного вращения различных фигур. Оказалось, что все эти задания билингвы выполняют быстрее и с меньшим количеством ошибок, чем монолингвы. Причем дети-билингвы способны выполнять эти задания в более раннем возрасте [15–18]. В то же время монолингвы, по сравнению с билингвами, лучше справляются с задачами на сопоставление, восприятие слов в присутствии шума, на беглость речи, скорость извлечения слов из памяти и другие вербальные задачи [19–22].

Ряд исследователей отмечали как у детей, так и у взрослых билингвов уменьшение словарного запаса в каждом из усвоенных языков [23–25]. Однако исследования, проведенные с участием детей, получающих образование в среде, активно поддерживающей многоязычие, выявили, что уже к 10-летнему возрасту двуязычные дети могут иметь равный словарный запас того же объема, что и их одноязычные сверстники, на каждом из языков [26].

К важным преимуществам билингвов относят замедление с возрастом нейродегенеративных процессов у людей, владеющих двумя или более языками [27]. При обследовании 184 пожилых людей, уже имевших диагноз «деменция» и наблюдавшихся в клинике для пациентов с проблемами памяти, выявили разницу в возрасте, в котором впервые проявились симптомы

деменции. Эта разница составила в среднем 4 года между билингвами (75,5 года) и монолингвами (71,4 года) [14]. Показано также, что для мозга билингвов характерна повышенная плотность серого вещества в нижней теменной коре, особенно для мозга ранних билингвов и билингвов с высоким уровнем компетентности во втором языке [28]. Изучение второго языка и во взрослом возрасте способно изменить нейронные связи и даже нейроанатомию [29].

Тем не менее некоторые авторы по-прежнему ставят под сомнение какую-либо взаимосвязь между билингвизмом и когнитивными процессами [30–33]. В частности, в результате анализа результатов 152 исследований и сравнения успешности выполнения различных когнитивных задач билингвами и монолингвами М. Lehtonen et al. пришли к выводу, что убедительных доказательств когнитивных преимуществ билингвов перед монолингвами во взрослом возрасте нет [32].

Таким образом, вопрос о том, какое влияние оказывает билингвизм на когнитивные функции человека, нельзя считать окончательно решенным, так как имеющиеся данные на этот счет трудно сопоставимы и нередко противоречивы.

Билингвизм и латерализация речи

Имеются данные о разнице в латерализации речевой функции у «ранних», находящихся на начальной стадии изучения иностранного языка, и «поздних» билингвов. Установлено, что «ранние» билингвы, которые способны к синтаксическому пониманию предложений, отличались участием обоих полушарий в обеспечении речевой функции при доминировании правого полушария. У «поздних» билингвов, которые в равной степени владели родным и неродным языками, наблюдалось доминирование левого полушария, и участие правого не являлось столь очевидным по сравнению с его большей активностью у «ранних» билингвов [34].

К настоящему времени предложено несколько гипотез о латерализации языка у билингвов [34].

«Гипотеза о втором языке»: у билингвов правое полушарие больше участвует в использовании второго языка по сравнению с первым языком (у монолингвов более активным является левое полушарие).

«Гипотеза о сбалансированном билингвизме»: у сбалансированных билингвов в сравнении с монолингвами правое полушарие более активно при использовании обоих языков.

«Гипотеза об уровне владения вторым языком»: на более ранних уровнях приобретения второго языка больше участвует правое полушарие. Индивиды, хорошо владеющие языком, показывают большее участие левого полушария. На ранних стадиях изучения второго языка лексические единицы идентифицируются напрямую через перевод на первый язык, а на более поздних стадиях понимание слов второго языка происходит более опосредованно.

«Гипотеза о способе усвоения второго языка»: в случае если второй язык усваивается естественным путем, то наблюдается большее участие правого

полушария по сравнению со случаями, когда второй язык усваивается искусственным путем.

«Гипотеза о возрасте усвоения второго языка»: чем раньше усвоен второй язык, тем ближе он должен располагаться в мозгу к первому языку. Следовательно, ранние билингвы будут показывать отсутствие различий в локализации двух языков, а у поздних билингвов можно будет обнаружить различия в локализации речи.

Таким образом, вопрос о латерализации языка у билингвов остается во многом открытым.

Активность зеркальных нейронов и пластичность «речевых» структур при освоении второго языка

В ряде работ исследовалась активность зеркальных нейронов, моторной коры и других мозговых структур при произнесении слов на родном и неродном языках. В частности, N. Vukovic и Y. Shtyrov [35] исследовали роль моторной коры в семантическом представлении языка действий при произнесении слов на родном (немецком) и неродном (английском) языках. Активность корковой моторной системы исследователи оценивали по связанной с событиями десинхронизации мю-ритма (снижению спектральной мощности). Участниками эксперимента являлись билингвы, у которых владение вторым языком (английским) соответствовало высокопрофессиональному уровню. В эксперименте регистрировалась ЭЭГ в ответ на слова, связанные с действиями. Испытуемым предложили для чтения про себя пары слов (первое слово в паре – абстрактное слово или слово, связанное с действием, второе – слово, связанное с действием), сгруппированные в тройки. Результаты эксперимента показали, что значительная десинхронизация мю-ритма наблюдалась при предъявлении всех слов, связанных с действиями, что, по мнению авторов, подтверждает гипотезу о роли моторной коры в понимании и обработке языка действий, причем как родного, так и неродного.

R. Mishra и A. Mohan в своей работе обнаружили, что электрическая активность, соответствующая активности зеркальных нейронов, регистрируется в премоторной коре, в дополнительной моторной области, в первичной соматосенсорной коре и в нижней теменной коре [36]. По мнению этих авторов, зеркальные нейроны обеспечивают представление понятий, что, как правило, связано с участием центральных зеркальных нейронов в представлении действий, совершаемых с помощью тела, в том числе разнообразных хватательных движений.

В работе E. Farina, F. Borgnis и T. Pozzo показано, что связанная с событиями десинхронизация на частоте 5–15 Гц в нижней лобной извилине оказалась сильнее в левом полушарии в случае обработки слов на родном языке, тогда как при обработке слов на неродном языке данный показатель являлся примерно одинаковым для обоих полушарий [37].

С целью изучения роли зеркальных нейронов в речевых процессах нами исследовалась активность мозга методом фМРТ при наблюдении и произнесении эмоционального и неэмоционального слов [38]. В исследованиях

участвовали добровольцы – 20 мужчин и 20 женщин (монолингвы) в возрасте от 19 до 27 лет, учащиеся вузов. Исследование включало несколько серий экспериментов, в ходе которых испытуемому вначале демонстрировали видеоролик, на котором оператор произносит слово «Раз» или «Боль» в моменты перехода стрелки секундомера на экране монитора через деления 0, 5, 10 и т.д. секунд. Затем испытуемый сам выполнял указанную деятельность. Проведенные исследования, в частности, показали, что наблюдение за оператором, который произносит слово «Раз» или «Боль», сопровождается у мужчин и женщин активацией различных областей мозга и среди них верхней лобной извилины, справа, средней лобной извилины, справа и слева, нижней лобной извилины, слева, верхней височной извилины, справа, средней височной извилины, справа и слева, височной площадки, справа, височного полюса, справа, угловой извилины, справа и слева, надкраевой извилины, справа и слева, угловой извилины, справа, прекунеуса, а также хвостатого ядра. Предполагается, что указанные структуры образуют функциональную систему, которая обеспечивает интерпретацию речевых действий другого человека. Установлено, что произнесение слова «Раз» или «Боль» вслух сопровождается у мужчин и женщин активацией ряда областей коры и подкорковых структур, и, в частности, верхней, средней и нижней лобной извилин, дополнительной моторной коры, инсулярной коры, прецентральной извилины, угловой извилины, предклинья, латеральной затылочной коры, верхней и средней височной извилин, а также миндалины, гиппокампа, базальных ганглиев, таламуса и отдельных зон мозжечка. Предполагается, что перечисленные мозговые структуры образуют функциональную систему, которая обеспечивает продукцию речи. Поскольку наблюдение за произнесением указанных слов сопровождается активацией не только тех зон коры, где расположены «коммуникативные» зеркальные нейроны (вентральная часть премоторной коры и зона Брока), но и других зон коры, а также базальных ганглиев, делается вывод о том, что сами по себе «коммуникативные» зеркальные нейроны не обеспечивают понимание речевых действий другого человека, хотя и участвуют в этом процессе. Предполагается, что эти нейроны выполняют функции посредника и обеспечивают взаимодействие между сенсорными, двигательными и фронтальными зонами коры, а также местами хранения в мозге двигательных речевых программ. Результатом этого взаимодействия и является понимание речевых действий другого человека.

Недавно выполненные томографические исследования продемонстрировали высокую пластичность «речевых» структур при освоении иностранного языка [39, 40]. В частности, до обучения иностранному языку и после 3 месяцев интенсивного обучения у группы курсантов, будущих военных переводчиков, проводилось МРТ-сканирование мозга [39]. Установлено, что через три месяца интенсивных занятий у них достоверно увеличилась толщина коры в нижней лобной извилине, верхней лобной извилине, верхней височной извилине и средней лобной извилине левого полушария. К тому же увеличился объем гиппокампа, причем сильнее всего у тех кур-

сантов, которые достигли наибольших результатов в освоении иностранного языка. В качестве контрольной группы выступали студенты, изучающие медицину и когнитивные науки. Проведенные исследования показали [39], что за тот же период (три месяца) у представителей контрольной группы перечисленные области мозга практически не изменились. Эти данные свидетельствуют о том, что освоение иностранного языка сопровождается значительными пластическими перестройками «речевых» структур.

Таким образом, освоение второго языка сопровождается пластическими перестройками «речевых» структур, а также изменениями активности зеркальных нейронов, что указывает на возможное участие этих нейронов в формировании билингвизма.

Заключение

Таким образом, анализ литературы свидетельствует о том, что активность речевых структур у монолингвов, билингвов и мультилингвов существенно зависит от вида предъявляемой речевой задачи, от степени усвоения неродного языка (языков) и других факторов. Показано, что продукция неродной речи билингвами и мультилингвами в отличие от продукции речи на родном языке требует дополнительных нейронных ресурсов.

Изучение второго языка сопровождается пластическими перестройками речевых структур и чаще всего оказывает положительное влияние на когнитивные способности учащихся. Вместе с тем вопрос о том, какое влияние оказывает билингвизм на когнитивные функции человека, нельзя считать окончательно решенным, так как имеющиеся данные на этот счет трудно сопоставимы и нередко противоречивы. Остается во многом открытым и вопрос о латерализации языка у билингвов.

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что сами по себе «коммуникативные» зеркальные нейроны не обеспечивают понимание речевых действий других людей, так как в этих процессах участвуют области мозга, в которых эти нейроны не обнаружены. Предполагается, что эти нейроны выполняют функции посредника и обеспечивают взаимодействие между сенсорными, двигательными и фронтальными зонами коры, а также местами хранения в мозге двигательных речевых программ. Результатом этого взаимодействия и является понимание речевых действий других людей. Вместе с тем роль «коммуникативных» зеркальных нейронов в формировании билингвизма и мультилингвизма остается неясной.

Список источников

1. Abutalebi J., Della Rosa P.A., Gonzaga A.K.C., Keim R., Costa A., Perani D. The role of the left putamen in multilingual language production // *Brain and language*. 2013. Vol. 125, № 3. PP. 307–315. doi: 10.1016/j.bandl.2012.03.009
2. Berken J.A., Gracco V.L., Chen J.-K., Watkins K.E., Baum S., Callahan M., Klein D. Neural activation in speech production and reading aloud in native and non-native languages // *Neuroimage*. 2015. Vol. 112. PP. 208–217. doi: 10.1016/j.neuroimage.2015.03.016
3. Palomar-Garcia M.A., Bueicheku E., Avila C., Sanjuan A., Strijkers K., Ventura-Campos N., Costa A. Do bilinguals show neural differences with monolinguals when processing

- their native language? // *Brain and language*. 2015. Vol. 142. PP. 36–44. doi: 10.1016/j.bandl.2015.01.004
4. Tu L., Wang J., Abutalebi J., Jiang B., Pan X., Li M., Gao W., Yang Y., Liang B., Lu Z., Huang R. Language exposure induced neuroplasticity in the bilingual brain: A follow-up fMRI study // *Cortex*. 2015. Vol. 64. PP. 8–19. doi: 10.1016/j.cortex.2014.09.019
 5. Shimada K., Hirotani M., Yokokawa H., Yoshida H., Makita K., Yamazaki-Murase M., Tanabe H. C., Sadato N. Fluency-dependent cortical activation associated with speech production and comprehension in second language learners // *Neuroscience*. 2015. Vol. 300. PP. 474–492. doi: 10.1016/j.neuroscience.2015.05.045
 6. Carey D., Miquel M.E., Evans B.G., Adank P., McGettigan C. Functional brain outcomes of L2 speech learning emerge during sensorimotor transformation // *NeuroImage*. 2017. Vol. 159. PP. 18–31. doi: 10.1016/j.neuroimage.2017.06.053
 7. Tian L., Chen H., Zhao W., Wu J., Zhang Q., De A., Leppänen P., Cong F., Parviainen T. The role of motor system in action-related language comprehension in L1 and L2: An fMRI study // *Brain and Language*. 2020. Vol. 201. P. 104714. doi: 10.1016/j.bandl.2019.104714
 8. Liu H., Cao F. L1 and L2 processing in the bilingual brain: A meta-analysis of neuroimaging studies // *Brain and language*. 2016. Vol. 159. PP. 60–73. doi: 10.1016/j.bandl.2016.05.013
 9. Geng S., Molinaro N., Timofeeva P., Quiñones I., Carreiras M., Amoroso L. Oscillatory dynamics underlying noun and verb production in highly proficient bilinguals // *Scientific Reports*. 2022. Vol. 12, № 1. P. 764. doi: 10.1038/s41598-021-04737-z
 10. Sulpizio S., Del Maschio N., Fedeli D., Abutalebi J. Bilingual language processing: A meta-analysis of functional neuroimaging studies // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2020. Vol. 108. PP. 834–853. doi: 10.1016/j.neubiorev.2019.12.014
 11. Treutler M., Sörös P. Functional MRI of Native and Non-native Speech Sound Production in Sequential German-English Bilinguals // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2021. Vol. 15. PP. 399–410. doi: 10.3389/fnhum.2021.683277
 12. Liu X., Qu J., Li H., Yang R., Mei L. Similar activation patterns in the bilateral dorsal inferior frontal gyrus for monolingual and bilingual contexts in second language production // *Neuropsychologia*. 2021. Vol. 156. PP. 107857. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2021.107857
 13. Шайгерова Л.А., Шилко Р.С., Зинченко Ю.П. Двужычие и многоязычие как междисциплинарный феномен: социокультурный контекст, проблемы и перспективы исследования // *Национальный психологический журнал*. 2019. № 1(33). С. 3–15. doi: 10.11621/npj.2019.0101
 14. Bialystok E. Bilingualism: The good, the bad, and the indifferent // *Bilingualism: Language and cognition*. 2009. Vol. 12, № 1. PP. 3–11. doi: 10.1017/S1366728908003477
 15. Bialystok E., Shapero D. Ambiguous benefits: The effect of bilingualism on reversing ambiguous figures // *Developmental Science*. 2005. Vol. 8, № 6. PP. 595–604. doi: 10.1111/j.1467-7687.2005.00451.x
 16. Bialystok E., Craik F., Luk G. Cognitive control and lexical access in younger and older bilinguals // *Journal of Experimental Psychology: Learning, memory, and cognition*. 2008. Vol. 34, № 4. PP. 859–873. doi: 10.1037/a0015638
 17. Costa A., Hernandez M., Sebastian-Galles N. Bilingualism aids conflict resolution: Evidence from the ANT task // *Cognition*. 2008. Vol. 106, № 1. PP. 59–86. doi: 10.1016/j.cognition.2006.12.013
 18. Zelazo P.D., Frye D., Rapus T. An age-related dissociation between knowing rules and using them // *Cognitive development*. 1996. Vol. 11, № 1. PP. 37–63. doi: 10.1016/S0885-2014(96)90027-1
 19. Gollan T.H., Montoya R.I., Cera C., Sandoval T.C. More use almost always means a smaller frequency effect: Aging, bilingualism, and the weaker links hypothesis // *Journal of memory and language*. 2008. Vol. 58, № 3. PP. 787–814. doi: 10.1016/j.jml.2007.07.001

20. Kaushanskaya M., Marian V. Bilingual language processing and interference in bilinguals: Evidence from eye tracking and picture naming // *Language Learning*. 2007. Vol. 57, № 1. PP. 119–163. doi: 10.1111/j.1467-9922.2007.00401.x
21. Portocarrero J.S., Burright R.G., Donovick P.J. Vocabulary and verbal fluency of bilingual and monolingual college students // *Archives of Clinical Neuropsychology*. 2007. Vol. 22, № 3. PP. 415–422. doi: 10.1016/j.acn.2007.01.015
22. Rogers C.L., Lister J.J., Febo D.M., Besing J.M., Abrams H.B. Effects of bilingualism, noise, and reverberation on speech perception by listeners with normal hearing // *Applied Psycholinguistics*. 2006. Vol. 27, № 3. PP. 465–485. doi: 10.1017/S014271640606036X
23. Bialystok E., Feng X. Language proficiency and its implications for monolingual and bilingual children. *Language and Literacy development in bilingual settings*. New York (NY) : The Guilford Press, 2011. PP. 121–138.
24. Mahon M., Crutchley A. Performance of typically-developing school-age children with English as an additional language on the British Picture Vocabulary Scales II // *Child Language Teaching and Therapy*. 2006. Vol. 22, № 3. PP. 333–353. doi: 10.1191/0265659006ct31
25. Oller D.K., Eilers R.E. Language and literacy in bilingual children. Clevedon : Multilingual Matters, 2002. 310 p.
26. Gathercole V.C.M., Thomas E.M. Bilingual first-language development: Dominant language takeover, threatened minority language take-up // *Bilingualism: Language and Cognition*. 2009. Vol. 12, № 2. PP. 213–237. doi: 10.1017/S1366728909004015
27. Valenzuela M.J., Sachdev P. Brain reserve and dementia: A systematic review // *Psychological medicine*. 2006. Vol. 36, № 4. PP. 441–454. doi: 10.1017/S0033291705006264
28. Mechelli A., Crinion J.T., Noppeney U. Structural plasticity in the bilingual brain // *Nature*. 2004. Vol. 431, № 7010. P. 757. doi: 10.1038/431757a
29. Li P., Legault J., Litcofsky K.A. Neuroplasticity as a function of second language learning: Anatomical changes in the human brain // *Cortex*. 2014. Vol. 58. PP. 301–324. doi: 10.1016/j.cortex.2014.05.001
30. De Bot K. The future of the bilingual advantage. Future research directions for applied linguistics. Bristol : Multilingual Matters, 2017. PP. 15–32. doi: 10.21832/9781783097135-003
31. Folke T., Ouzia J., Bright P., De Martino B., Filippi R. A bilingual disadvantage in meta-cognitive processing // *Cognition*. 2016. Vol. 150. PP. 119–132. doi: 10.1016/j.cognition.2016.02.008
32. Lehtonen M., Soveri A., Laine A., Järvenpää J., de Bruin A., Antfolk J. Is bilingualism associated with enhanced executive functioning in adults? A meta-analytic review // *Psychological Bulletin*. 2018. Vol. 144, № 4. PP. 394–425. doi: 10.1037/bul0000142
33. Pang E.W., MacDonald M.J. An MEG study of the spatiotemporal dynamics of bilingual verb generation // *Brain research*. 2012. Vol. 1467. PP. 56–66. doi: 10.1016/j.brainres.2012.05.054
34. Hull R. Clearing the cobwebs from the study of the bilingual brain: Converging evidence from laterality and electrophysiological research. *Handbook of bilingualism: psycholinguistic approaches*. Oxford ; New York, 2005. PP. 480–496.
35. Vukovic N., Shtyrov Y. Cortical motor systems are involved in second-language comprehension: Evidence from rapid mu-rhythm desynchronisation // *NeuroImage*. 2014. Vol. 102. PP. 695–703. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.08.039
36. Mishra R.K., Mohan A. Understanding the role of mirror neurons in learning language: a review of studies // *Journal of Indian Psychology*. 2016. Vol. 3, № 3. PP. 88–94.
37. Farina E., Borgnis F., Pozzo T. Mirror neurons and their relationship with neurodegenerative disorders // *Journal of neuroscience research*. 2020. Vol. 98, № 6. PP. 1070–1094. doi: 10.1002/jnr.24579

38. Бушов Ю.В., Ушаков В.Л., Светлик М.В., Карташов С.И., Орлов В.А. Зеркальные нейроны в восприятии времени и речевых процессах. 2-е изд. перераб. и доп. М. : РУСАЙНС, 2021. 212 с.
39. Mårtensson J., Eriksson J., Bodammer N.C., Lindgren M., Johansson M., Nyberg L., Lövdén M. Growth of language-related brain areas after foreign language learning // *Neuroimage*. 2012. Vol. 63, № 1. PP. 240–244. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.06.043

References

1. Abutalebi J, Della Rosa PA, Gonzaga AKC, Keim R, Costa A, Perani D. The role of the left putamen in multilingual language production. *Brain and language*. 2013;125(3):307-315. doi: 10.1016/j.bandl.2012.03.009
2. Berken JA, Gracco VL, Chen J-K, Watkins KE, Baum S, Callahan M, Klein D. Neural activation in speech production and reading aloud in native and non-native languages. *Neuroimage*. 2015;112:208-217. doi: 10.1016/j.neuroimage.2015.03.016
3. Palomar-Garcia MA, Bueicheku E, Avila C, Sanjuan A, Strijkers K, Ventura-Campos N, Costa A. Do bilinguals show neural differences with monolinguals when processing their native language? *Brain and language*. 2015;142:36-44. doi: 10.1016/j.bandl.2015.01.004
4. Tu L, Wang J, Abutalebi J, Jiang B, Pan X, Li M, Gao W, Yang Y, Liang B, Lu Z, Huang R. Language exposure induced neuroplasticity in the bilingual brain: A follow-up fMRI study. *Cortex*. 2015;64:8-19. doi: 10.1016/j.cortex.2014.09.019
5. Shimada K, Hirotani M, Yokokawa H, Yoshida H, Makita K, Yamazaki-Murase M, Tanabe HC, Sadato N. Fluency-dependent cortical activation associated with speech production and comprehension in second language learners. *Neuroscience*. 2015;300:474-492. doi: 10.1016/j.neuroscience.2015.05.045
6. Carey D, Miquel ME, Evans BG, Adank P, McGettigan C. Functional brain outcomes of L2 speech learning emerge during sensorimotor transformation. *NeuroImage*. 2017;159:18-31. doi: 10.1016/j.neuroimage.2017.06.053
7. Tian L, Chen H, Zhao W, Wu J, Zhang Q, De A, Leppänen P, Cong F, Parviainen T. The role of motor system in action-related language comprehension in L1 and L2: An fMRI study. *Brain and Language*. 2020;201:104714. doi: 10.1016/j.bandl.2019.104714
8. Liu H, Cao F. L1 and L2 processing in the bilingual brain: A meta-analysis of neuroimaging studies. *Brain and language*. 2016;159:60-73. doi: 10.1016/j.bandl.2016.05.013
9. Geng S, Molinaro N, Timofeeva P, Quiñones I, Carreiras M, Amoroso L. Oscillatory dynamics underlying noun and verb production in highly proficient bilinguals. *Scientific Reports*. 2022;12(1):764. doi: 10.1038/s41598-021-04737-z
10. Sulpizio S, Del Maschio N, Fedeli D, Abutalebi J. Bilingual language processing: A meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2020;108:834-853. doi: 10.1016/j.neubiorev.2019.12.014
11. Treutler M, Sörös P. Functional MRI of Native and Non-native Speech Sound Production in Sequential German-English Bilinguals. *Frontiers in Human Neuroscience*. 2021;15:399-410. doi: 10.3389/fnhum.2021.683277
12. Liu X, Qu J, Li H, Yang R, Mei L. Similar activation patterns in the bilateral dorsal inferior frontal gyrus for monolingual and bilingual contexts in second language production. *Neuropsychologia*. 2021;156:107857. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2021.107857
13. Shaigerova LA, Shilko RS, Zinchenko YuP. Bilingualism and multilingualism as an interdisciplinary phenomenon: socio-cultural context, research problems and perspectives. *Natsional'nyy psikhologicheskiiy zhurnal – National Psychological Journal*. 2019;1(33):3-15. In Russian, English summary. doi: 10.11621/npj.2019.0101
14. Bialystok E. Bilingualism: The good, the bad, and the indifferent. *Bilingualism: Language and cognition*. 2009; 12(1):3-11. doi: 10.1017/S1366728908003477
15. Bialystok E, Shapero D. Ambiguous benefits: The effect of bilingualism on reversing ambiguous figures. *Developmental Science*. 2005;8(6):595-604. doi: 10.1111/j.1467-7687.2005.00451.x

16. Bialystok E, Craik F, Luk G. Cognitive control and lexical access in younger and older bilinguals. *Journal of Experimental Psychology: Learning, memory, and cognition*. 2008;34(4):859-873. doi: 10.1037/a0015638
17. Costa A, Hernandez M, Sebastian-Galles N. Bilingualism aids conflict resolution: Evidence from the ANT task. *Cognition*. 2008;106(1):59-86. doi: 10.1016/j.cognition.2006.12.013
18. Zelazo PD, Frye D, Rapus T. An age-related dissociation between knowing rules and using them. *Cognitive development*. 1996;11(1):37-63. doi: 10.1016/S0885-2014(96)90027-1
19. Gollan TH, Montoya RI, Cera C, Sandoval TC. More use almost always means a smaller frequency effect: Aging, bilingualism, and the weaker links hypothesis. *Journal of memory and language*. 2008;58(3):787-814. doi: 10.1016/j.jml.2007.07.001
20. Kaushanskaya M, Marian V. Bilingual language processing and interference in bilinguals: Evidence from eye tracking and picture naming. *Language Learning*. 2007;57(1):119-163. doi: 10.1111/j.1467-9922.2007.00401.x
21. Portocarrero JS, Burright RG, Donovan PJ. Vocabulary and verbal fluency of bilingual and monolingual college students. *Archives of Clinical Neuropsychology*. 2007;22(3):415-422. doi: 10.1016/j.acn.2007.01.015
22. Rogers CL, Lister JJ, Febo DM, Besing JM, Abrams HB. Effects of bilingualism, noise, and reverberation on speech perception by listeners with normal hearing. *Applied Psycholinguistics*. 2006;27(3):465-485. doi: 10.1017/S014271640606036X
23. Bialystok E, Feng X. Language proficiency and its implications for monolingual and bilingual children. *Language and Literacy development in bilingual settings*. New York (NY): The Guilford Press.; 2011:121-138.
24. Mahon M, Crutchley A. Performance of typically-developing school-age children with English as an additional language on the British Picture Vocabulary Scales II. *Child Language Teaching and Therapy*. 2006;22(3):333-353. doi: 10.1191/0265659006ct31
25. Language and literacy in bilingual children. Oller DK, Eilers RE, editors. Clevedon: Multilingual Matters.; 2002. 310 p.
26. Gathercole VCM, Thomas EM. Bilingual first-language development: Dominant language takeover, threatened minority language take-up. *Bilingualism: Language and Cognition*. 2009;12(2):213-237. doi: 10.1017/S1366728909004015
27. Valenzuela MJ, Sachdev P. Brain reserve and dementia: A systematic review. *Psychological medicine*. 2006;36(4):441-454. doi: 10.1017/S0033291705006264
28. Mechelli A, Crinion JT, Noppeney U. Structural plasticity in the bilingual brain. *Nature*. 2004;431(7010):757. doi: 10.1038/431757a
29. Li P, Legault J, Litcofsky KA. Neuroplasticity as a function of second language learning: Anatomical changes in the human brain. *Cortex*. 2014;58:301-324. doi: 10.1016/j.cortex.2014.05.001
30. De Bot K. The future of the bilingual advantage. *Future research directions for applied linguistics*. Bristol: Multilingual Matters.; 2017:15-32. doi: 10.21832/9781783097135-003
31. Folke T, Ouzia J, Bright P, De Martino B, Filippi R. A bilingual disadvantage in metacognitive processing. *Cognition*. 2016;150:119-132. doi: 10.1016/j.cognition.2016.02.008
32. Lehtonen M, Soveri A, Laine A, Järvenpää J, de Bruin A, Antfolk J. Is bilingualism associated with enhanced executive functioning in adults? A meta-analytic review. *Psychological Bulletin*. 2018;144(4):394-425. doi: 10.1037/bul0000142
33. Pang EW, MacDonald MJ. An MEG study of the spatiotemporal dynamics of bilingual verb generation. *Brain research*. 2012;1467:56-66. doi: 10.1016/j.brainres.2012.05.054
34. Hull R. Clearing the cobwebs from the study of the bilingual brain: Converging evidence from laterality and electrophysiological research. *Handbook of bilingualism: psycholinguistic approaches*. Oxford: New York.; 2005:480-496.
35. Vukovic N, Shtyrov Y. Cortical motor systems are involved in second-language comprehension: Evidence from rapid mu-rhythm desynchronisation. *NeuroImage*. 2014;102:695-703. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.08.039

36. Mishra RK, Mohan A. Understanding the role of mirror neurons in learning language: a review of studies. *Journal of Indian Psychology*. 2016;3(3):88-94.
37. Farina E, Borgnis F, Pozzo T. Mirror neurons and their relationship with neurodegenerative disorders. *Journal of neuroscience research*. 2020;98(6):1070-1094. doi: 10.1002/jnr.24579
38. Bushov YuV, Ushakov VL, Svetlik MV, Kartashov SI, Orlov VA. Zerkal'nye neyrony v vospriyatii vremeni i rechevykh protsessakh [Mirror neurons in time perception and speech processes]. 2nd ed. Moscow: RUSAY Publ.; 2021. 212 p. In Russian
39. Mårtensson J, Eriksson J, Bodammer NC, Lindgren M, Johansson M, Nyberg L, Lövdén M. Growth of language-related brain areas after foreign language learning. *Neuroimage*. 2012;63(1):240-244. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.06.043

Информация об авторах:

Бушов Юрий Валентинович – проф., д-р биол. наук, проф. кафедры физиологии человека и животных Института биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

<https://orcid.org/0000-0002-0596-383X>

E-mail: bushov@bio.tsu.ru

Скрябина Анастасия Александровна – ассистент, учебный мастер, аспирант кафедры физиологии человека и животных Института биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

<https://orcid.org/0000-0003-2658-9119>

E-mail: skryabina.anastasiya1994@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Yuri V. Bushov, Professor, Dr. Sci. Biol., Professor of the Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, Ecology, Soil Science, Agriculture and Forestry, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

<https://orcid.org/0000-0002-0596-383X>

E-mail: bushov@bio.tsu.ru

Anastasia A. Skryabina, assistant, teaching master, graduate student of the Department of Human and Animal Physiology, Institute of Biology, Ecology, Soil Science, Agriculture and Forestry, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

<https://orcid.org/0000-0003-2658-9119>

E-mail: skryabina.anastasiya1994@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 02.05.2023;
одобрена после рецензирования 07.05.2023; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 02.05.2023;
approved after reviewing 07.05.2023; accepted for publication 18.03.2024.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 556.5+574.5(28)

doi: 10.17223/19988591/65/8

Динамика стока планктона в Верхней Оби

Антон Викторович Котовщikov¹, Ольга Сергеевна Бурмистрова²,
Александр Владимирович Дьяченко³

^{1, 2, 3} Федеральное государственное учреждение науки Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, Барнаул, Россия

¹ kotovschik@iwep.ru,

² burmolga@yandex.ru,

³ dychenko@iwep.ru

Аннотация. По результатам многолетних наблюдений исследованы сезонная динамика и характер межгодовых колебаний стока фитопланктона и зоопланктона в Верхней Оби. Показано, что сезонный максимум стока фитопланктона наблюдается в период летне-осенней межени, но в годы с непродолжительным половодьем он может смещаться на начало лета. В период весенне-летнего половодья сток фитопланктона определяется динамикой расходов воды, а в период летне-осенней межени – величиной биомассы. Сток фитопланктона в разные годы достаточно стабилен и составляет 47–65 тыс. т/год, его величина в большей степени зависит от температуры воздуха в начале лета. Максимум стока зоопланктона наблюдается в начале лета и обусловлен поступлением в русло пойменных вод. В эти периоды, на спаде половодья, сток зоопланктона определяется в большей степени его биомассой, а не объемами воды. Низкий сток зоопланктона в летне-осеннюю межень, несмотря на высокую биомассу, обусловлен низкими расходами воды. Годовые величины стока зоопланктона различаются более значительно, чем сток фитопланктона, за счет разницы в формировании июньских максимумов. Наибольший годовой сток зоопланктона наблюдается в годы с наименьшим годовым стоком фитопланктона.

Ключевые слова: биосток, фитопланктон, зоопланктон, сезонная и межгодовая динамика, гидрологический режим, метеорологические факторы

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания ИВЭП СО РАН.

Для цитирования: Котовщikov А.В., Бурмистрова О.С., Дьяченко А.В. Динамика стока планктона в Верхней Оби // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 148–165. doi: 10.17223/19988591/65/8

Dynamics of plankton runoff in the Upper Ob

Anton V. Kotovshchikov¹, Olga S. Burmistrova², Alexander V. Dyachenko³

*^{1, 2, 3} Institute of Water and Environmental Problems of the Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russia*

¹ kotovschik@iwep.ru,

² burmolga@yandex.ru,

³ dychenko@iwep.ru

Summary. River runoff is usually understood as runoff of water, suspended solids, and sediments. However, river runoff includes both abiotic and biotic components. Drifting living organisms appear in the riverbed or enter there from floodplain reservoirs and tributaries. They exist in runoff constantly (e.g. phyto- and zooplankton) or at certain stages of their life cycle (e.g. drifting larvae of benthic invertebrates). The quantitative assessment of volumes of river-transported biotic components as well as studying their dynamics contribute to the knowledge about the features of structural-functional organisation of aquatic ecosystems and their productivity, in particular. Nevertheless, modern studies on biotic runoff are scanty; they are mainly focused on studying river estuaries and assessing water and substances carryover to the World Ocean. Short-term studies of river runoff in the Upper Ob basin were implemented only in 1962-1963. It is obvious that these investigations can hardly give an idea of seasonal and long-term trends in flow changes as well as factors crucial for these dynamics. The aim of the work is to study the intra-annual dynamics of phytoplankton (in terms of chlorophyll content) and zooplankton runoff in the Upper Ob as well as to identify long-term fluctuations in annual plankton runoff.

In 2001-2002, the research on the Ob River was carried out every ten days, including the freeze-up period, in 2012-2018 – weekly during the open water period, and 2-3 times per season during freeze-up. Sampling was made by means of scooping from the surface water layer at three stations across the river. Phytoplankton was concentrated on membrane filters with a pore diameter of 0.8 microns. To analyse the chlorophyll content in acetone extract, we employed the spectrophotometric method. Zooplankton was concentrated by straining 100 liters of water through a small Apstein net (a mesh size is 62 microns) concurrently with the measurement of water temperature and transparency using a Secchi disk. For runoff quantification, we applied the data on daily water discharge. These data were preliminary adjusted with due regard for our own measurements. At the observation section, we revealed some differences in water characteristics at the site near the right bank, especially during flood recession. For instance, flows from the vast right-bank floodplain formed a water flow along the right bank during these periods. Therefore, instead of arithmetic averages for three stations, the values weighted average by the site width were calculated with consideration of the share of the right-bank flow in the total one. To calculate runoff of components, their concentrations (biomass) were restored (for every day between sampling days) based on linear interpolation. To identify the factors determining features of long-term dynamics of biotic runoff, some hydrometeorological characteristics were calculated for each year of the study (average air temperature, annual water runoff, average water discharge, duration of spring floods, and significant rain floods).

In the course of investigations, daily water runoff during the year had mainly two peaks during the first (April) and second (late May-June) waves of spring-summer flood. Seasonal dynamics of phytorunoff (in terms of chlorophyll a content) had several maxima. The first occurred in April during active snowmelt and intensive surface flush,

when mainly non-planktonic species and algal detritus prevailed. The second peak (from late May to early June) was usually owing to large volumes of water runoff, but not high phytoplankton concentrations. The third maximum took place almost annually during the greatest warming of water (from the end of June to the end of July), however, at a prolonged flood it may not be pronounced. In the studied river section, the formation of a late summer maximum of phytorunoff (from late August to mid-September) was common; in some years it could exceed the summer peak. In extremely low-water years, a high early-summer maximum of phytorunoff was, apparently, induced by the absence of a second wave of high water, which may be enhanced by favourable weather conditions providing earlier warming of the water. The share of phytorunoff during the open water period made up 97-98% of total annual flow. In general, seasonal dynamics of phytorunoff during high water depended on water discharge, whereas in a summer-autumn low-water period – on phytoplankton content. Dynamics of zooplankton biomass runoff also had several peaks (with the major one in the second and third decades of June at spring-summer flood recession) caused by abundant zooplankton inflow from floodplain reservoirs; in the years with extremely high flood, it can reach hundreds of tons per day. Insignificant peaks of zooplankton runoff in mid-, late-summer were specific only for some years. In different years, annual algae runoff was similar (305-405 tons of chlorophyll), thus indicating stability of autotrophic link development of the Upper Ob ecosystem in the long-term aspect. At the same time, the greatest phytorunoff was noted in the years with low- and medium-water content and the highest summer air temperature. Current annual flow of phytoplankton biomass in the Upper Ob is 2-3 times higher than 50 years ago that is evidence of the increase in productivity of this river ecosystem. As compared to algae, inter-annual fluctuations in zooplankton runoff in the Upper Ob are much more significant, i.e., annual indicators may differ by almost 20 times (0.5-5.8 thousand tons). Most annual zooplankton runoff is formed at flood recession during the June maximum due to its intake from floodplain reservoirs. Interestingly, maximum annual zooplankton runoff tends to appear in the years with minimum annual phytoplankton runoff.

Our study demonstrates the dependence of seasonal dynamics of biotic runoff on the features of hydrological river regime. Changes in values of zooplankton and phytoplankton runoff depend on different factors. During spring-summer flooding, phytoplankton runoff is determined by water discharge, and by phytoplankton content – during summer-autumn low water. Maxima of zooplankton runoff during the year, mainly caused by floodplain waters inflow to the river, takes place in early summer when zooplankton runoff is much more influenced by zooplankton content than water volume at flood recession. Despite high biomass, low runoff of zooplankton during summer-autumn low water is a result of low water discharge. As compared to phytoplankton, annual zooplankton runoff varies more significantly (0.5-5.8 thousand tons) because of different formation of June maxima. The presented findings suggest the importance of biotic runoff calculations in assessing the relationship between dynamics of plankton communities from large rivers with hydrological and hydrometeorological factors.

The article contains 4 Figures, 2 Tables, 32 References.

Keywords: biorunoff, phytoplankton, zooplankton, seasonal and interannual dynamics, hydrological regime, meteorological factors

Fundings: The work was carried out within the framework of the state assignment of the IWEP SB RAS.

For citation: Kotovshchikov AV, Burmistrova OS, Dyachenko AV. Dynamics of plankton runoff in the Upper Ob. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:148-165. doi: 10.17223/19988591/65/8

Введение

Речной сток в широком понимании – это процесс, определяющий взаимодействие между водами суши и океаном и связанный с геологическими, географическими, физическими, химическими и биологическими факторами. Этот процесс обуславливает круговорот веществ и энергии как на глобальном уровне, так и в конкретном водном объекте. Огромное значение в этом процессе имеют биологические факторы [1]. Речные системы отличаются от стоячих водоемов интенсивной турбулентностью вод, которая обуславливает гомогенность распределения организмов во всей водной толще [2]. Образующееся при данных условиях живое вещество непрерывно перемещается течением, поэтому возникает необходимость количественного учета этого переноса. Одномоментное содержание организмов фито- и зоопланктона в определенном объеме речной воды не дает полного представления об уровне и динамике развития планктонного звена экосистемы. Важно учитывать еще и сток организмов, т.е. их количество (массу), проходящее через данное сечение реки в единицу времени. Изучение формирования стока планктона в крупной равнинной реке важно для выявления как региональных, так и глобальных особенностей функционирования речных экосистем. Количественная оценка переносимых рекой биотических компонентов, а также выяснение характера внутри- и межгодовой динамики их стока является одной из фундаментальных задач гидробиологии при изучении рек.

В настоящее время работы по биотическому стоку практически отсутствуют. Очевидно, это связано с трудностями сбора данных постоянных режимных наблюдений, являющихся основой для расчета. Целью подобных современных исследований на крупных реках является в основном оценка влияния стока пресной воды, растворенных и взвешенных веществ на характеристики морских вод [3]. Исследования влияния речного стока на содержание различных веществ и продуктивность фитопланктона проводятся в устьях и эстуариях крупных рек, а также в морских заливах [4–6]. При изучении фитопланктона крупных рек важное значение имеют его структура и долговременная динамика [7], а также установление связи его развития с расходами воды. Водный сток определяет «время удержания» и количественное развитие водорослей [8]. Изменения климата, способствующие уменьшению водного стока крупных рек, увеличивают актуальность изучения факторов чрезмерного развития фитопланктона при снижении расходов воды [9].

Первые исследования стока фитопланктона в верхнем течении р. Оби были выполнены в 1962 г. и после этого проводились только в устье реки [10–13]. Из рек бассейна Оби годовой сток фитопланктона изучали в бассейне р. Чулым при проектировании водохранилищ КАТЭК [14]. Известны работы, посвященные стоку водорослей Среднего Дуная [15] и Волги в районе г. Самары [16], проводимые в периоды гидроэнергетического строительства на этих реках. Сток зоопланктона в сезонном и межгодовом аспектах изучали в 1980-е гг. только на Нижней Оби [13, 17–20].

Целью работы является изучение внутригодовой динамики стока фитопланктона и зоопланктона в Верхней Оби, а также выявление характера многолетних колебаний годовых объемов планктонного стока.

Река Обь у г. Барнаула характеризуется как типично равнинная; уклоны дна изменяются в пределах 0,07–0,11‰. Средний многолетний водный сток (км³/год) – 46,6, наибольший – 72,5, наименьший – 32,2 [21]. Скорость течения в период осенней межени составляет 0,7–1,0 м/с, возрастая во время половодья до 1,5 м/с. Пойма значительно развита и представляет собой заболоченную равнину, расчлененную протоками и старицами. В период весеннего половодья пойма почти ежегодно заливается водой. Ледостав на данном участке реки длится в среднем около пяти месяцев (с 10 ноября до 15 апреля).

Материалы и методы

Исследования проводили в 2001–2002 гг. ежедекадно, включая период ледостава; в 2012–2018 гг. еженедельно в период открытой воды и 2–3 раза за сезон во время ледостава. Пробы отбирали зачерпыванием из поверхностного слоя воды на трех станциях створа в черте г. Барнаула (53°19'20" с.ш., 83°48'15" в.д.). Створ расположен на 234-м км р. Оби, ниже городских водозаборов и выше поступления сточных вод. Фитопланктон концентрировали на мембранных фильтрах «Владипор» с диаметром пор 0,8 мкм. Биомассу рассчитывали по содержанию хлорофилла, которое определяли спектрофотометрическим методом в ацетоновом экстракте [22]. Согласно собственным данным за предыдущие годы, в периоды интенсивного развития фитопланктона в Верхней Оби биомасса составляла 3–6 г/м³. Содержание хлорофилла *a* в биомассе в разные сезоны варьировало в пределах 0,55–0,77% с минимумом в период половодья, максимумом – в летне-осеннюю межень. Зоопланктон концентрировали процеживанием 100 л воды через малую сеть Апштейна с размером ячеек 62 мкм. Одновременно измеряли температуру воды и прозрачность по диску Секки. Для расчета стока использовали данные Росгидромета о ежедневных расходах воды в створе водомерного поста, которые были скорректированы для створа наблюдений с учетом собственных измерений. Для измерения расходов воды был использован аппаратно-программный комплекс Sontek RiverSurveyor Live, который включает в себя акустический доплеровский измеритель скорости течения Sontek ADP M9, а также программное обеспечение. Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета программ STATISTICA 10.0. Для корреляционного анализа использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

В створе наблюдения существенно различались характеристики воды на правобережной и левобережной станции, особенно на спаде половодья. В эти периоды у правого берега присутствовала струя воды, сформированная поступлениями с обширной правобережной поймы. В таких случаях вместо среднеарифметических для трех станций рассчитывали средневзвешенные значения по ширине створа, учитывающие долю правобережной струи в общем расходе воды.

При расчете биостока восстанавливали значения биомассы для каждого суток между днями отбора проб методом линейной интерполяции. Расчет стока компонентов проводили по формуле

$$R = 8,64 \times 10^{-5} \times Q \times C,$$

где R – сток планктона (т/сут), Q – расход воды (м³/с), C – биомасса планктона (мг/м³), $8,64 \times 10^{-5}$ – коэффициент, учитывающий количество секунд в сутках и м³ в 1 км³.

Ежемесячный и годовой сток компонентов получали суммированием суточных значений.

Результаты исследования

Для анализа были рассчитаны некоторые гидрометеорологические характеристики для каждого года исследования (табл. 1). Кроме средней температуры воздуха за вегетационный период (апрель–октябрь), анализировали среднюю температуру воздуха в июне, имеющую наибольшую межгодовую вариабельность.

Таблица 1 [Table 1]

Гидрометеорологические характеристики р. Оби у г. Барнаула в исследованные годы

[The hydrometeorological characteristics of the river Ob near Barnaul in the studied years]

Год, водность [Year, river flow]	Средняя температура воздуха в апреле–октябре [Average air temperature in April–October], °C	Средняя температура воздуха в июне [Average air temperature in June], °C	Годовой водный сток [Annual water flow], km ³	Средний расход воды за апрель–октябрь [Average water flow for April–October], m ³ /s	Продолжительность весеннего половодья [Duration of spring flood], days	Продолжительность значительных дождей паводков [Duration of major rain floods], days
2001, многоводный [high-water]	12,7	18,5	55,6	2 660	68	0
2002, средний по водности [mid-water]	12,3	17,6	50,3	2 390	62	4
2012, очень маловодный [very low-water]	14,2	22,1	33,4	1 558	0	5
2013, многоводный [high-water]	11,7	15,8	63,2	2 958	100	9
2014, средний по водности [mid-water]	12,1	18,0	50,3	2 265	41	6

Год, водность [Year, river flow]	Средняя температура воздуха в апреле–октябре [Average air temperature in April–October], °C	Средняя температура воздуха в июне [Average air temperature in June], °C	Годовой водный сток [Annual water flow], km ³	Средний расход воды за апрель–октябрь [Average water flow for April–October], m ³ /s	Продолжительность весеннего половодья [Duration of spring flood], days	Продолжительность значительных дождевых паводков [Duration of major rain floods], days
2015, средний по водности [mid-water]	13,2	19,6	47,8	2 222	65	4
2016, многоводный [high-water]	12,8	19,6	53,3	2 504	66	0
2017, средний по водности [mid-water]	12,6	19,8	48,4	2 237	55	3
2018, средний по водности [mid-water]	12,4	20,1	49,9	2 367	76	5

Динамика водного стока в исследованном створе характеризовалась в большинстве случаев двухвершинной кривой с максимумами во время первой (апрель) и второй (конец мая – июнь) волны весенне-летнего половодья. Первый максимум суточного стока составлял в разные годы от 0,18 (маловодный 2012 г.) до 0,39 км³/сут (многоводный 2001 г.). Второй максимум, как правило, превышал первый и составлял от 0,37 до 0,69 км³/сут. В некоторые годы второй пик мог быть не выражен (2012 г.), выражен слабо (2015 г.) или равен первому (2017 г.). Сток воды в период ледостава был стабилен в межгодовом аспекте и составлял 0,03–0,04 км³/сут.

Сезонная динамика стока фитопланктона существенно различалась в разные годы, но также имела и общие черты (рис. 1). Первый небольшой максимум стока фитопланктона (250–450 т/сут) отмечали в апреле (реже – в начале мая), вскоре после освобождения реки ото льда. В этот период активного снеготаяния и интенсивного поверхностного смыва преобладают в основном случайно планктонные виды водорослей. По числу видов наиболее разнообразны донные формы и обрастатели, по биомассе доминируют в основном крупные пеннатные диатомеи [23]. Второй более выраженный максимум (700–1100 т/сут) отмечали обычно во время второй волны весенне-летнего половодья в конце мая – начале июня. Он обусловлен в основном большим объемом водного стока, а не биомассой фитопланктона. Исключение составлял аномально маловодный 2012 г., когда в июне в отсутствие второй волны половодья на реке наблюдали меженные гидрологические условия (низкий уровень и высокую прозрачность воды), а жаркая антициклональная погода обеспечила прогрев воды на 5°C выше среднееголетнего значения [24], что спровоцировало интенсивное развитие фитопланктона.

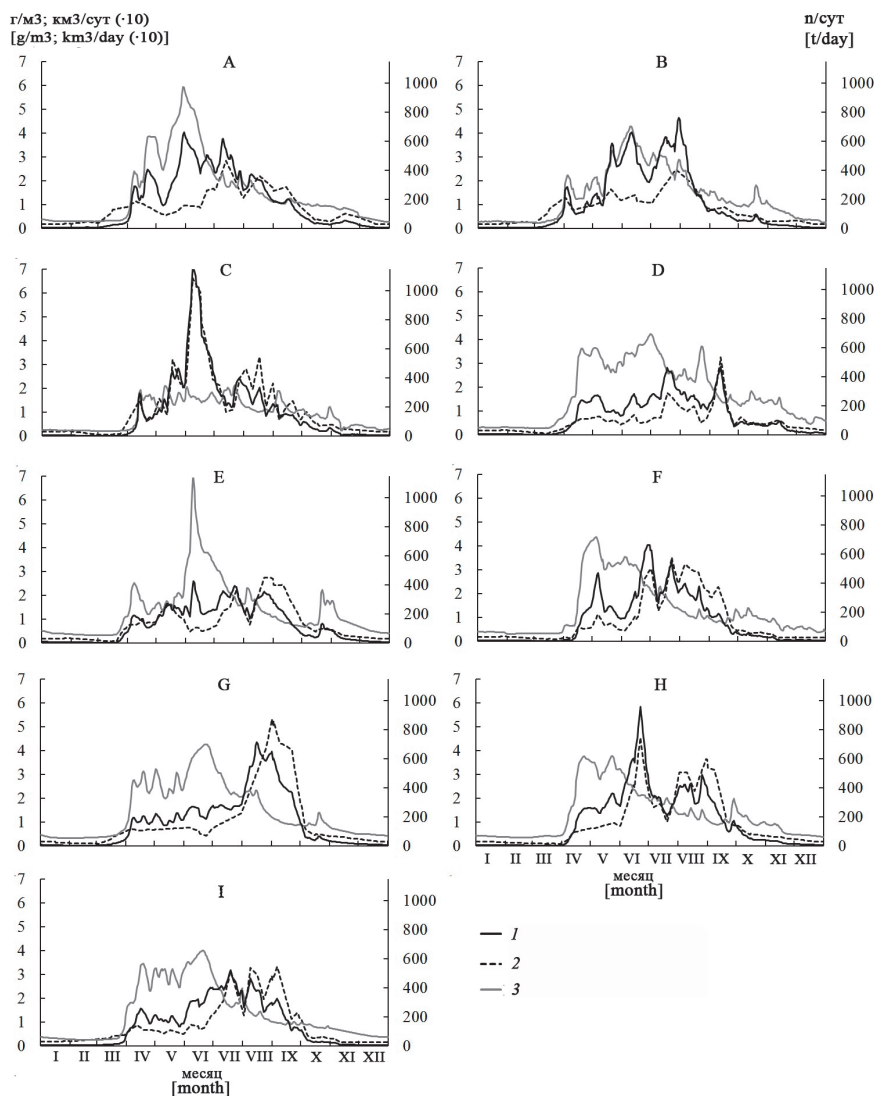


Рис. 1. Сезонная динамика показателей стока фитопланктона в 2001, 2002, 2012–2018 гг. (А–І соответственно): 1 – сток биомассы (правая ось); 2 – биомасса (левая ось); 3 – сток воды (левая ось)

[Fig. 1. Seasonal dynamics of phytoplankton runoff indicators in 2001, 2002, 2012–2018 (A–I, respectively): on the X-axis – month, 1 – phytoplankton runoff (right Y-axis, t/day; 2 – phytoplankton biomass (left Y-axis), g/m³; 3 – water runoff, (left Y-axis), km³/day · 10⁻¹]

Раннелетний пик отсутствовал в годы с очень длительным стоянием (до начала июля) высокого уровня половодья (2013 и 2016 гг.). Летний максимум наблюдали практически ежегодно во время наибольшего прогрева воды с конца июня до конца июля (500–750 т/сут). В годы с длительным половодьем этот максимум выражен не был (2016 г.). К своеобразию сезонной

динамики фитостока исследованного участка р. Оби относится формирование летне-осеннего максимума, который составлял в разные годы около 500 т/сут. В предыдущих исследованиях пик развития фитопланктона в это время или не наблюдался, или был незначительным [25, 26]. В последнее время он отмечался почти ежегодно.

Суточный сток зоопланктона также менялся как в сезонном, так и в меж-годовом аспектах (рис. 2).

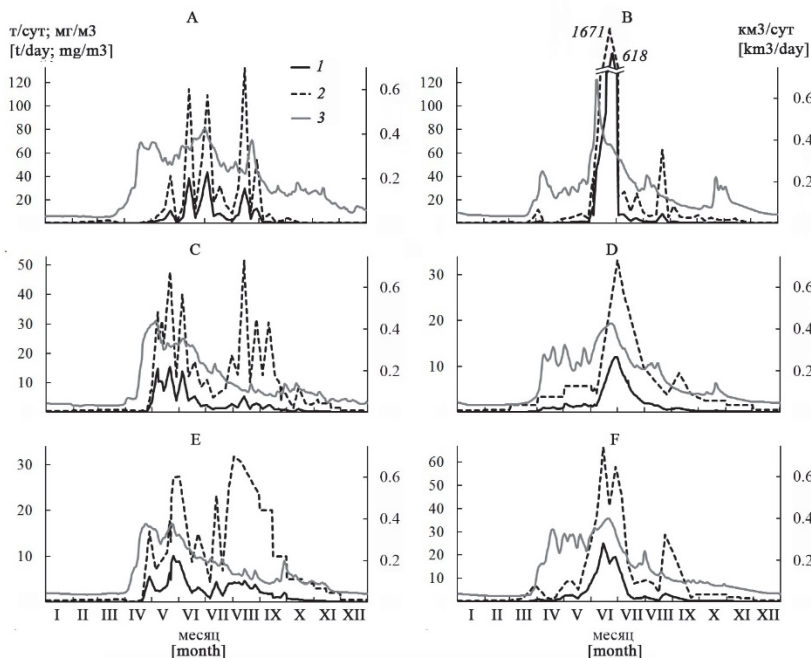


Рис. 2. Сезонная динамика показателей стока зоопланктона в 2013–2018 гг. (A–F соответственно): 1 – сток биомассы (левая ось); 2 – биомасса (левая ось); 3 – сток воды (правая ось)

[Fig. 2. Seasonal dynamics of zooplankton runoff indicators in 2013–2018 (A–F, respectively): on the X-axis – month, on the left Y-axis – zooplankton biomass runoff, t/day; zooplankton biomass, mg/m³, on the right Y-axis – water runoff, km³/day]

Первый небольшой максимум (10–15 т/сут) отмечен только в мае 2015 и 2017 гг. Более типичным был первый летний пик с величинами от 11 до 39 т/сут, который наблюдался почти ежегодно во второй и третьей декаде июня. Он проявлялся на спаде второй волны весенне-летнего половодья и был обусловлен поступлением в русло Оби зоопланктона из хорошо прогреваемых пойменных водоемов во время разлива в начале июня. В 2013 г. при длительном половодье с его затяжным спадом июньский пик продолжался до начала июля и достигал 43 т/сут. Аномально высокий суточный сток зоопланктона (618 т/сут) наблюдался в конце июня 2014 г. вследствие экстремального паводка в начале месяца [27]. Огромные массы воды с богатым пойменным планктоном выносило в русло реки во время длительного спада

уровня, при этом биомасса зоопланктона достигала 12 г/м^3 . В периоды наибольшего прогрева воды (вторая половина июля) пик стока зоопланктона (до 8–14 т/сут) отмечали только в отдельные годы. В 2013 и 2018 гг. наблюдали позднелетний максимум стока в августе–сентябре.

При оценке вклада рек в общую биологическую продуктивность водных экосистем важно оценить годовые объемы стока фито- и зоопланктона, а также выявить их межгодовые колебания. Изученный створ р. Оби характеризовался величинами годового водного стока от 33,4 до 63,2 (в среднем 50,2) $\text{км}^3/\text{год}$. Годовой сток фитопланктона был достаточно стабилен в многолетнем аспекте и изменялся от 47 до 65 тыс. т (рис. 3). Наибольший сток водорослей наблюдали в маловодные и средние по водности годы с высокой средней температурой воздуха, наименьший – в многоводные и средние по водности годы с низкой температурой воздуха (2013 и 2014 гг.). Годовые величины стока зоопланктона различались более чем в 10 раз – от 0,5 до 5,8 тыс. т (см. рис. 3) с максимумом в 2014 г. – средним по водности годом с экстремальным паводком в начале лета, вызвавшим поступление зоопланктона из поймы. Межгодовые колебания стока зоопланктона в Верхней Оби значительно превосходили колебания стока фитопланктона.

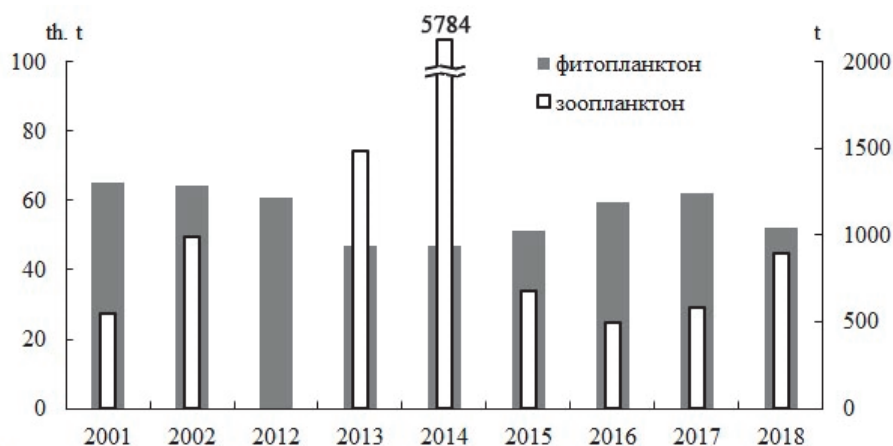


Рис. 3. Многолетняя динамика планктонного стока в Верхней Оби: левая ось – сток фитопланктона, тыс. т/год; правая ось – сток зоопланктона, т/год
 [Fig. 3. The long-term dynamics of plankton runoff in the Upper Ob: left axis – phytoplankton runoff, th. t/year; right axis – zooplankton runoff, t/year]

Обсуждение результатов

Известно, что лимитирующими факторами развития фитопланктона в крупных реках являются доступность света и время удержания воды [28, 29]. Для Верхней Оби выявлена положительная связь сезонной динамики хлорофилла *a* с температурой воды в период летне-осенней межени и с прозрачностью в период половодья. Угнетение развития фитопланктона наблюдается во время паводков при уменьшении прозрачности, увеличении ско-

рости течения и расходов воды [30]. Именно особенности сезонной динамики фитопланктона вместе с динамикой расходов воды определяют внутригодовую динамику его стока. В периоды половодья или паводков максимумы стока фитопланктона зависят не от развития водорослей, а от объема водного стока. Обратная картина наблюдается в меженный период, когда высокий фитосток обуславливается высоким обилием фитопланктона.

Согласно предыдущим данным, годовой сток фитопланктона в створе г. Барнаула в 1963 г. составлял 23 тыс. т, а в створе г. Камень-на-Оби в 1962 и 1963 гг. – 31 и 16 тыс. т соответственно [10, 11]. В годы наших исследований годовой фитосток у г. Барнаула увеличился до 47,0–65,2 тыс. т, а в створе г. Камень-на-Оби в 2020 г. достиг 109 тыс. т. Таким образом, по прошествии 50 лет произошло увеличение стока фитопланктона в Верхней Оби в 2–3 раза. Водность реки за этот период существенно не изменилась, поэтому значительно возросший сток водорослей связан, очевидно, с увеличением их обилия и продолжительности вегетации.

Предыдущие исследования позволяют проследить многолетний характер нарастания стока фитопланктона в р. Оби. В Средней Оби его величина в 1986–1988 гг. колебалась от 65 до 161 тыс. т [31]. То есть минимальный годовой сток фитопланктона в Средней Оби 35 лет назад был сопоставим с современным стоком в Верхней Оби. Исследования, проведенные на Нижней Оби, показали значительные вариации годового стока фитопланктона, который составлял в разные годы 238–592 тыс. т. [13, 21]. Установлено, что сток фитопланктона в Нижней Оби зависит от водности года, прогрева водных масс и концентрации планктонных организмов. Водный сток имел при этом большое, но не определяющее значение [19]. Такой же вывод был сделан при изучении стока водорослей в малых реках бассейна р. Чулым [14].

Среди других крупных сибирских рек сток фитопланктона был изучен в р. Енисей ниже плотины Красноярской ГЭС [32]. Расположение этого участка ниже водохранилища обусловило повышенное обилие фитопланктона по сравнению с состоянием до зарегулирования. В нижнем бьефе наблюдали более интенсивное развитие истинно планктонных видов водорослей и увеличение роли цианопрокариот. Годовой сток фитопланктона здесь составлял 499–521 тыс. т/год, т.е. на порядок больше, чем в р. Оби у г. Барнаула в годы наших исследований, и в пять раз больше, чем в нижнем бьефе Новосибирской ГЭС в 2020 г. (101 тыс. т/год). Поскольку биомасса фитопланктона в р. Енисей не превышала $1,5 \text{ г/м}^3$, то высокий фитосток был обусловлен большими величинами водного стока ($70\text{--}74 \text{ км}^3$). Сезонные максимумы последнего совпадали с наибольшим обилием водорослей, чего не происходит в Верхней Оби.

Современных исследований стока фитопланктона в реках европейской части страны не проводилось. Работы предыдущих лет показали, что сток фитопланктона Волги и Днепра выше, чем в Оби [15, 16], что связано с более продолжительным вегетационным периодом и более высоким обилием водорослей, чем в реках Сибири.

Изучение стока зоопланктона р. Оби в предыдущие годы проводилось только в ее нижнем течении. Годовой сток на этом участке в разные годы

варьировал от 15 до 74 тыс. т и был наибольшим в средний по водности год [13, 18]. Эти значения на 1–2 порядка выше полученных нами для Верхней Оби. Вместе с тем минимальный сток зоопланктона в Нижней Оби всего в три раза превышает аномально высокий сток в верхнем течении (6 тыс. т).

Для выявления связей многолетних колебаний показателей биотического стока и гидрометеорологических условий был проведен корреляционный анализ (табл. 2). Отрицательная связь среднегодовой биомассы фитопланктона с величинами водного стока и особенно с продолжительностью дождевых паводков определяется ухудшением условий для развития фитопланктона в многоводные годы.

Таблица 2 [Table 2]

Коэффициенты корреляции многолетних колебаний показателей речного стока и гидрометеорологических условий в Верхней Оби (2001, 2002, 2012–2018 гг.)
[The correlation coefficients of multi-annual fluctuations in river runoff and hydrometeorological conditions in the Upper Ob (2001, 2002, 2012–2018)]

Показатели [Indicators]	Годовой водный сток [Annual water flow]	Годовой сток фитопланктона [Annual runoff of phytoplankton]	Среднегодовая биомасса фитопланктона [Average annual phytoplankton biomass]	Годовой сток зоопланктона [Annual runoff of zooplankton]
Годовой сток фитопланктона [Annual runoff of phytoplankton]	–0,05			
Среднегодовая биомасса фитопланктона [Average annual phytoplankton bio- mass]	–0,51	0,58		
Годовой сток зоопланктона [Annual runoff of zooplankton]	0,11	–0,46	–0,86	
Средний расход воды за апрель–октябрь [Average water flow for April–October]	0,97	0,04	–0,45	0,11
Продолжительность весен- него половодья [Duration of spring flood]	0,65	–0,16	–0,38	0,29
Продолжительность значи- тельных дождевых паводков [Duration of major rain floods]	–0,04	–0,73	–0,57	0,93
Средняя температура воздуха в апреле–октябре [Average air temperature in April–October]	–0,59	0,36	0,78	–0,79
Средняя температура воздуха в июне [Average air temperature in June]	–0,76	0,20	0,83	–0,41

Примечание. Жирным шрифтом указаны коэффициенты корреляции, значимые при $p \leq 0,05$.

[Note. Correlation coefficients that are significant at $p \leq 0.05$ are indicated in bold].

Температура воды является важнейшим фактором для развития фитопланктона и определяется температурой воздуха. Нами выявлено, что

наибольшее влияние на годовой уровень развития фитопланктона в Верхней Оби оказывает температура воздуха в июне (рис. 4, А), которая определяет наличие и величину раннелетнего максимума водорослей.

Зоопланктон, развивающийся непосредственно в русле Оби, сравнительно беден. Положительное влияние на величину стока зоопланктона оказывает поступление из поймы, которое определяется в том числе продолжительностью дождевых паводков. Эта зависимость косвенно объясняет отрицательную связь стока зоопланктона с температурой воздуха, так как в годы с обильными паводками наблюдалась более низкая температура.

Пойменные воды не оказывают положительного влияния на развитие фитопланктона в русле Оби. Низкое содержание фитопланктона в пойменных водах, очевидно, обусловлено его выеданием зоопланктоном. Поэтому наибольшее обилие и сток водорослей в русле Оби наблюдаются в периоды минимального поступления из поймы. Эта особенность находит свое отражение в отрицательной связи среднегодовой биомассы фитопланктона и величин годового стока зоопланктона (рис. 4, В), исключая год с аномальным паводком.

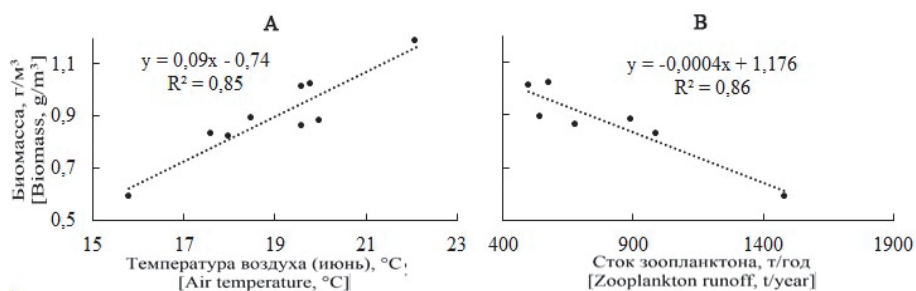


Рис. 4. Связь многолетних колебаний среднегодовой биомассы фитопланктона в Верхней Оби с температурой воздуха в июне (А) и величиной годового стока зоопланктона (В)

[Fig. 4. Relationship between multi-annual fluctuations of phytoplankton biomass (Y-axis) in the Upper Ob with air temperature in June (А) and zooplankton runoff (В) (X-axis)]

Заключение

Таким образом, анализ сезонной динамики и межгодовых колебаний водного и планктонного стока Верхней Оби выявил следующие особенности. Суточный водный сток в течение года в основном характеризуется двумя максимумами во время первой (апрель) и второй (конец мая – июнь) волны весенне-летнего половодья. В сезонной динамике стока фитопланктона прослеживается несколько максимумов. Первый отмечается в апреле в период активного снеготаяния и интенсивного поверхностного смыва, когда преобладают в основном непланктонные виды и водорослевый детрит. Второй максимум в конце мая – начале июня обусловлен в основном большими величинами водного стока, а не развитием фитопланктона. Третий максимум наблюдается практически ежегодно во время наибольшего прогрева воды с конца июня до конца июля, но может быть не выражен при очень

длительном половодье. На исследованном участке реки обычным является формирование позднелетнего максимума стока фитопланктона (конец августа – середина сентября), который в отдельные годы может превышать летний. В экстремально маловодные годы может отмечаться высокий раннелетний максимум, обусловленный отсутствием второй волны половодья, который может быть усилен благоприятными погодными условиями, обеспечивающими более ранний прогрев воды. Доля стока фитопланктона за период открытой воды составляет 97–98% от годовых величин. В целом его сезонная динамика в период половодья определяется величинами расходов воды, а в период летне-осенней межени – биомассой фитопланктона. В динамике стока зоопланктона также прослеживается несколько максимумов. Основной из них проявляется во второй и третьей декаде июня на спаде весенне-летнего половодья. Он обусловлен поступлением в русло реки зоопланктона пойменных водоемов и в годы с экстремально высоким паводком может достигать сотен тонн в сутки. Небольшие пики стока зоопланктона в середине лета, а также позднелетние максимумы отмечаются только в отдельные годы. Величины годового стока водорослей близки для разных лет (47–65 тыс. т), что свидетельствует о стабильности уровня развития автотрофного звена экосистемы Верхней Оби в многолетнем аспекте. Вместе с тем наибольший сток фитопланктона наблюдается в маловодные и средние по водности годы с высокой летней температурой воздуха. Современные значения годового стока фитопланктона в Верхней Оби в 2–3 раза превышают таковые, полученные 50 лет назад, что свидетельствует об увеличении продуктивности речной экосистемы.

Межгодовые показатели стока зоопланктона в Верхней Оби различаются почти в 20 раз (от 0,5 до 5,8 тыс. т), что намного выше, чем различия стока водорослей. Основной объем годового стока зоопланктона формируется во время июньского максимума на спаде половодья за счет поступления из пойменных водоемов. Наибольший годовой сток зоопланктона наблюдается в годы с наименьшим годовым стоком фитопланктона.

Список источников

1. Муравейский С.Д. Реки и озера: гидробиология, сток. М.: Гос. изд-во геогр. литературы, 1960. 388 с.
2. Wheeler J.D., Secchi E., Rusconi R., Stocker R. Not Just Going with the Flow: The Effects of Fluid Flow on Bacteria and Plankton // *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 2019. Vol. 35(1). PP. 1–25. doi: 10.1146/annurev-cellbio-100818-125119.
3. Stein R., Fahl K., Fütterer D.K., Galimov E.M. and Stepanets O.V. (Editors) *Siberian River Run-off in the Kara Sea: Characterisation, Quantification, Variability and Environmental Significance*. Amsterdam: Elsevier, 2003. 488 p.
4. Malone T.C., Crocker L.H., Pike S.E., Wendler B.W. Influences of river flow on the dynamics of phytoplankton production in a partially stratified estuary // *Marine Ecology – Prog. Ser.* 1988. Vol. 48. PP. 235–249.
5. Chase Z., Strutton P.G., Hales B. Iron links river runoff and shelf width to phytoplankton biomass along the U.S. West Coast // *Geophysical research letters*. 2007. Vol. 34. P. L04607.
6. Shulkin V.M., Orlova T.Yu., Shevchenko O.G., Stonik I.V. The effect of river runoff and phytoplankton production on the seasonal variation of the chemical composition of coastal

- waters of the Amursky Bay, Sea of Japan // Russian Journal of Marine Biology. 2013. Vol. 39, № 3. PP. 197–207.
7. Dokulil M.T., Donabaud U. Phytoplankton of the Danube River: Composition and Long-Term Dynamics // Acta zoologica Bulgarica. 2014. Suppl. 7. PP. 147–152.
8. Fulton R.S., Hendrickson J.C. Appendix 8.A. Relationships of Water Flows with Plankton and Water Quality. Palatka, Florida, 2011. 16 p.
9. Shawn M.G., Gretchen G. Environmental factors controlling phytoplankton dynamics in a large floodplain river with emphasis on cyanobacteria // River Research and Applications. 2020. Vol. 36(3). doi: 10.1002/rra.3658
10. Солоневская А.В. Динамика сезонного развития и сток фитопланктона Верхней Оби на участке г. Камень – с. Дубровино // Водоросли и грибы Западной Сибири. Ч. 1.: Тр. ЦСБС. Вып. 8. Новосибирск, 1964. С. 69–81.
11. Солоневская А.В. Сток фитопланктона Верхней Оби за 1963 г. // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1965. Ч. 2. С. 16–23.
12. Солоневская А.В. Сток фитопланктона Нижней Оби // Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. Тюмень : Изд-во СибНИИРХ, 1966. С. 77–91.
13. Семенова Л.А., Лелеко Т.И., Алексюк В.А. Сток планктона Нижней Оби // Изучение реки Оби и ее притоков в связи с хозяйственным освоением Западной Сибири. Л. : Изд-во Росрыбхоз, 1989. Вып. 305. С. 56–65.
14. Чайковская Т.С. Фитопланктон и сапробиологическая оценка качества вод р. Урюп и ее притоков // Комплексные исследования водных ресурсов Сибири : Тр. Зап.-Сиб. регион. НИИ. Вып. 56. М. : Гидрометеиздат, 1983. С. 131–137.
15. Ролл Я.В., Марковский Ю.М. Планктосток среднего Днепра в связи с прогнозом будущего Кременчугского водохранилища // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 3. С. 506–517.
16. Кузнецова А.А. Динамика и сток фитопланктона р. Волги в районе г. Куйбышева // Тр. проблемных и тематических совещаний. Вып. 7: Проблемы гидробиологии внутренних вод. 1957. № 3. С. 108–110.
17. Крохалевская Н.Г., Алексюк В.А., Семенова Л.А. Видовой состав зоопланктона водоемов Нижней Оби // Рыбное хозяйство на водоемах Западной Сибири. Л. : ГосНИОРХ, 1981. Вып. 171. С. 100–105.
18. Крохалевская Н.Г., Алексюк В.А. Зоопланктон, его продукция и сток биомассы в нижнем течении Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск : Изд-во УНЦ АН СССР, 1983. С. 3–11.
19. Семенова Л.А., Лелеко Т.И., Алексюк В.А. Многолетние исследования стока водорослей и зоопланктона Нижней Оби // Тез. докл. VI съезда ВГБО. Мурманск: Поморная правда, 1991. Т. 2. С. 208–209.
20. Семенова Л.А., Алексюк В.А. Зоопланктон Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2010. № 10. С. 156–169.
21. Ресурсы поверхностных и подземных вод, их использование и качество. 2011 год. СПб. : ART-Xpress, 2012.
22. Jeffry S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in algae, phytoplankton and higher plants // Physiol. Pflanz. 1975. Vol. 167, № 2. P. 191–195.
23. Митрофанова Е.Ю. Фитопланктон р. Оби как индикатор качества ее вод // Экология пойм сибирских рек и Арктики. Новосибирск, 1999. С. 57–62.
24. Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 1, вып. 10. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 492 с.
25. Котовщиков А.В., Кириллова Т.В. Сезонная динамика пигментных характеристик фитопланктона разнотипных рек бассейна Верхней Оби // Проблемы региональной экологии. 2008. № 6. С. 72–77.
26. Mitrofanova E.Y. Seasonal patterns of potamoplankton in a large lowland river of temperate zone (Upper Ob as a case study, Russia) // International Journal of Environmental Research. 2015. Т. 9, № 2. PP. 697–710.

27. Люцигер А.О. Аномальный паводок 2014 года на Алтае // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: Тр. Всерос. науч. конф. с междунар. уч.: в 2 т. Барнаул, 2014. Т. 1. С. 118–129.
28. Sellers T., Bukaveckas P.A. Phytoplankton production in a large, regulated river: A modeling and mass balance assessment // *Limnol. Oceanogr.* 2003. № 48(4). PP. 1476–1487.
29. Desortová B., Puncochár P. Variability of phytoplankton biomass in a lowland river: Response to climate conditions // *Limnologica*. 2011. № 41. P. 160–166.
30. Kotovshchikov A.V., Dolmatova L.A. Dynamics of Chlorophyll a Content in the Ob River and its Relationship with Abiotic Factors // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11, № 1. PP. 21–28.
31. Науменко Ю.В. Сток фитопланктона Средней Оби // *Сибирский биологический журнал*. 1992. Вып. 6. С. 30–35.
32. Чайковская Т.С. Динамика и сток фитопланктона Енисея ниже Красноярского водохранилища в первые три года его заполнения // *Растительные богатства Сибири. Новосибирск : Наука*, 1971. С. 277–286.

References

1. Muraveyskiy SD. Reki i ozero: gidrobiologiya, stok [Rivers and lakes: hydrobiology, flow]. Moscow: Gos. izd-vo geogr. literatury; 1960. 388 p. In Russian
2. Wheeler JD, Secchi E, Rusconi R, Stocker R. Not Just Going with the Flow: The Effects of Fluid Flow on Bacteria and Plankton. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 2019;35(1):1-25. doi: 10.1146/annurev-cellbio-100818-125119
3. Siberian River Run-off in the Kara Sea: Characterisation, Quantification, Variability and Environmental Significance. Stein R, Fahl K, Fütterer DK, Galimov EM and Stepanets OV, editors. Amsterdam; 2003. 488 p.
4. Malone TC, Crocker LH, Pike SE., Wendler BW. Influences of river flow on the dynamics of phytoplankton production in a partially stratified estuary. *Marine Ecology – Prog. Ser.* 1988;48:235-249.
5. Chase Z., Strutton PG., Hales B. Iron links river runoff and shelf width to phytoplankton biomass along the U.S. West Coast. *Geophysical research letters*. 2007;34:L04607
6. Shulkin VM, Orlova TYu, Shevchenko OG, Stonik IV. The effect of river runoff and phytoplankton production on the seasonal variation of the chemical composition of coastal waters of the Amursky Bay, Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*. 2013;39(3):197-207.
7. Dokulil MT, Donabaum U. Phytoplankton of the Danube River: Composition and Long-Term Dynamics. *Acta zoologica Bulgarica*. 2014;7:147-152.
8. Fulton RS, Hendrickson JC. Appendix 8.A. Relationships of Water Flows with Plankton and Water Quality. Palatka, Florida; 2011. 16 p.
9. Shawn MG, Gretchen G. Environmental factors controlling phytoplankton dynamics in a large floodplain river with emphasis on cyanobacteria. *River Research and Applications*. 2020;36(3). doi: 10.1002/rra.3658
10. Solonevskaya AV. Dinamika sezonnogo razvitiya i stok fitoplanktona Verkhney Obi na uchastke g. Kamen' – s. Dubrovino [Dynamics of seasonal development and runoff of phytoplankton in the Upper Ob in the area between the town of Kamen and the village. Dubrovino. Vodorosli i griby Zapadnoy Sibiri. Ch. 1.: Tr. TsSBS. Vyp. 8. Novosibirsk; 1964. pp. 69-81. In Russian
11. Solonevskaya AV. Stok fitoplanktona Verkhney Obi za 1963 g. [Phytoplankton runoff in the Upper Ob for 1963]. Vodorosli i griby Zapadnoy Sibiri. Novosibirsk: Nauka; 1965. Ch. 2. pp. 16-23. In Russian
12. Solonevskaya AV. Stok fitoplanktona Nizhney Obi [Phytoplankton runoff in the Lower Ob]. Hidrostroitel'stvo i rybnoe khozyaystvo v Nizhney Obi. Tyumen: Izd-vo SibNIIRH; 1966. pp. 77-91. In Russian

13. Semenova LA, Leleko TI, Alekseyuk VA. Stok planktona Nizhney Obi [Plankton runoff of the Lower Ob]. *Izuchenie reki Obi i ee pritokov v svyazi s khozyaystvennym osvoeniem Zapadnoy Sibiri*. L.: Izd-vo Rosrybkhooz; 1989:305. pp. 56-65. In Russian
14. Chaykovskaya TS. Fitoplankton i saprobiologicheskaya otsenka kachestva vod r. Uryup i ee pritokov [Phytoplankton and saprobiological assessment of water quality of the Uryup River and its tributaries]. *Kompleksnyye issledovaniya vodnykh resursov Sibiri*: tr. Zap.-Sib. region NII; 56. M.: Gidrometeoizdat; 1983. pp. 131-137. In Russian
15. Roll YV, Markovskiy YM. Planktostok srednego Dnepra v svyazi s prognozom budushchego Kremenchugskogo vodokhranilishcha [Plankton runoff in the middle Dnieper in connection with the forecast for the future of the Kremenchug reservoir]. *Zool. zhurn.*; 1955;34(3):506-517. In Russian
16. Kuznetsova AA. Dinamika i stok fitoplanktona r. Volgi v rayone g. Kuybysheva [Dynamics and runoff of phytoplankton of the Volga River in the area of the city of Kuibyshev]. Tr. problemnykh i tematicheskikh soveshchaniy. Vol. 7. *Problemy gidrobiologii vnutrennikh vod*; 1957;3. pp. 108-110. In Russian
17. Krokhaevskaya NG, Alekseyuk VA, Semenova LA. Vidovoy sostav zooplanktona vodoemov Nizhney Obi [Species composition of zooplankton in water bodies of the Lower Ob]. *Rybnoe khozyaystvo na vodoemakh Zapadnoy Sibiri*. L.: GosNIORH; 1981;171. pp. 100-105. In Russian
18. Krokhaevskaya NG, Alekseyuk VA. Zooplankton, ego produktsiya i stok biomassy v nizhnem techenii Obi [Zooplankton, its production and biomass runoff in the lower reaches of the Ob]. *Biologiya i ekologiya gidrobiontov ekosistemy Nizhney Obi*. Sverdlovsk: Izd-vo UNT AN SSSR; 1983. pp. 3-11. In Russian
19. Semenova LA, Leleko TI, Alekseyuk VA. Mnogoletnie issledovaniya stoka vodorosley i zooplanktona Nizhney Obi [Long-term studies of algae and zooplankton runoff in the Lower Ob]. *Tez. dokl. VI s"ezda VGBO*. Murmansk: Pomornaya Pravda; 1991; 2. pp. 208-209. In Russian
20. Semenova LA, Alekseyuk VA. Zooplankton Nizhney Obi [Zooplankton of the Lower Ob]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 2010;10:156-169.
21. Resursy poverkhnostnykh i podzemnykh vod, ikh ispol'zovanie i kachestvo [Surface and groundwater resources, their use and quality]. SPb: ART-Xpress; 2012. 170 p.
22. Jeffry SW, Humphrey GF. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in algae, phytoplankton and higher plants. *Physiol. Pflanz.* 1975;167(2):191-195.
23. Mitrofanova EY. Fitoplankton r. Obi kak indikator kachestva ee vod [Phytoplankton river Ob as an indicator of the quality of its waters]. *Ekologiya poym sibirskikh rek i Arktiki*. Novosibirsk; 1999. pp. 57-62. In Russian
24. Gosudarstvennyy vodnyy kadastr. Mnogoletnie dannye o rezhime i resursakh poverkhnostnykh vod sushi [Water cadastre. Long-term data on the regime and resources of land surface waters]. L.: Gidrometeoizdat; 1984. 492 p. In Russian
25. Kotovshchikov AV, Kirillova TV. Sezonnaya dinamika pigmentnykh harakteristik fitoplanktona raznotipnykh rek basseyna Verkhney Obi [Seasonal dynamics of pigment characteristics of phytoplankton of different types of rivers in the Upper Ob basin]. *Problemy regional'noy ekologii*. 2008;6:72-77. In Russian
26. Mitrofanova EY. Seasonal patterns of potamoplankton in a large lowland river of temperate zone (Upper Ob as a case study, Russia). *International Journal of Environmental Research*. 2015;9(2):697-710.
27. Lyutsiger AO. Anomal'nyy pavodok 2014 goda na Altae [Anomalous flood of 2014 in Altai]. *Vodnye i ekologicheskie problemy Sibiri i Tsentral'noy Azii*: tr. Vseross. nauch. konf. s mezhdunar. uch. Barnaul; 2014;2(1):118-129. In Russian
28. Sellers T, Bukaveckas PA. Phytoplankton production in a large, regulated river: A modeling and mass balance assessment. *Limnol. Oceanogr.* 2003;48(4):1476-1487.
29. Desortová B, Puncochár P. Variability of phytoplankton biomass in a lowland river: Response to climate conditions. *Limnologica*. 2011;41:160-166.

30. Kotovshchikov AV, Dolmatova LA. Dynamics of chlorophyll a content in the Ob River and its relationship with abiotic factors. *Inland Water Biology*. 2018;11(1):21-28. In Russian, English summary
31. Naumenko YuV. Stok fitoplanktona Sredney Obi [Phytoplankton runoff in the middle Ob]. *Sibirskiy biologicheskiy zhurnal*. 1992;6:30-35.
32. Chaykovskaya TS. Dinamika i stok fitoplanktona Eniseya nizhe Krasnoyarskogo vodokhranilishcha v pervye tri goda ego zapolneniya [Dynamics and runoff of Yenisei phytoplankton below the Krasnoyarsk reservoir in the first three years of its filling]. *Rastitel'nye bogatstva Sibiri*. Novosibirsk: Nauka; 1971. PP. 277-286.

Информация об авторах:

Котовищиков Антон Викторович – старший научный сотрудник лаборатории гидробиологии Института водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (Барнаул, Россия)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8427-3329>

E-mail: kotovschik@iwp.ru

Бурмистрова Ольга Сергеевна – научный сотрудник лаборатории гидробиологии Института водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (Барнаул, Россия)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3256-9766>

E-mail: burmolga@yandex.ru

Дьяченко Александр Владимирович – научный сотрудник лаборатории гидрологии и геоинформатики Института водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (Барнаул, Россия)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4178-8415>

E-mail: dyachenko@iwp.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Anton V. Kotovshchikov, senior researcher at the Laboratory of Hydrobiology, Institute of Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Barnaul, Russia)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8427-3329>

E-mail: kotovschik@iwp.ru

Olga S. Burmistrova, researcher at the Laboratory of Hydrobiology of the Institute of Water and Environmental Problems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Barnaul, Russia)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3256-9766>

E-mail: burmolga@yandex.ru

Alexander V. Dyachenko, researcher at the Laboratory of Hydrology and Geoinformatics, Institute of Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Barnaul, Russia)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4178-8415>

E-mail: dyachenko@iwp.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 14.03.2023;
одобрена после рецензирования 29.06.2023; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 14.03.2023;
approved after reviewing 29.06.2023; accepted for publication 18.03.2024.*

Научная статья
УДК 599.742.21: 591.58
doi: 10.17223/19988591/65/9

Объекты маркировки бурого медведя на Восточном Сахалине

Иван Владимирович Серёдкин

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Россия,
<https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>, seryodkinivan@inbox.ru

Аннотация. Большое значение в коммуникации бурых медведей (*Ursus arctos* L.) имеет их маркировочная деятельность. В 2010–2012 гг. в заказнике «Восточный» на восточном побережье о-ва Сахалин описано 218 маркировочных деревьев медведей, дана характеристика сигнальных меток на деревьях и вблизи них. Обнаружено пять видов деревьев, маркируемых медведями, из которых они предпочитали пихту сахалинскую (*Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.), составившую 84,4% от всех маркировочных деревьев. Диаметры маркировочных деревьев бурых медведей оказались достоверно больше диаметров деревьев, доступных для мечения животными, но не имевших сигнальных меток (в среднем 29 и 25 см соответственно). Обтёртости присутствовали на меченых деревьях чаще, чем сдиры, прорезающие царапины и закусы животных. У девяти маркировочных деревьев находились следовые метки медведей. Большинство маркировочных деревьев располагалось в долинах рек на тропах. Линейная частота мечения деревьев медведями на используемых ими тропах составила 3,2 дерева на 1 км.

Ключевые слова: дендроактивность животных, маркировочное дерево, популяция, следовая метка, *Ursus arctos*

Для цитирования: Серёдкин И.В. Объекты маркировки бурого медведя на Восточном Сахалине // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 166–180. doi: 10.17223/19988591/65/9

Original article
doi: 10.17223/19988591/65/9

Brown bear marking objects on the Eastern Sakhalin

Ivan V. Seryodkin

Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Science,
Vladivostok, Russian Federation,
<https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>, seryodkinivan@inbox.ru

Summary. Marking activity is important for intraspecific communication of carnivorans, and brown bear (*Ursus arctos* L.), in particular. Marking, together with olfactory and visual signals, contribute to the spatial distribution of individuals, reduces the likelihood of unwanted encounters with representatives of same and other species, informs about the social status of individuals, facilitates the meeting of sexual partners during the rut, and accomplish the functions of territorial protection. Bears mainly choose trees as marking objects. To study brown bear communication system is important for understanding natural population processes whose disruption caused by human activities requires targeted conservation measures.

The study site was located in the Vostochny Reserve on the eastern coast of Sakhalin Island (50°30'-50°42'N, 143°33'-143°42'E) in 2010-2012. The study area is characterized by mountainous relief with dark coniferous taiga as the dominant plant formation. We described 218 bear marking trees along routes in the basins of the Vengeri and Pursh-Pursh rivers and registered tree species and its trunk diameter, forest type, and terrain. To compare marking trees with unmarked, but available for bears' marking, we described all unmarked trees ($n = 1479$) within a 10 m radius from the marking trees, indicating their species and diameter. We registered and measured fresh (of the current year) and old signal marks on the trees: rubbing sings, debarking, and bear bites (See Fig. 1) and scratches. Brown bear pedal marks near marking trees were also registered.

We found five species of trees marked by brown bears: Sakhalin fir (*Abies sachalinensis* F. Schmidt) Mast.) (See Fig. 2), Ayan spruce (*Picea ajanensis* (Scibold & Zucc.) Carriere), Cajander larch (*Larix cajanderi* Mayr), goat willow (*Salix caprea* L.), and Erman's birch (*Betula ermanii* Cham.). Most of the marking trees were Sakhalin fir (84.4% of all marking trees), which, according to the selection analysis were the only species preferred by bears (Jacobs' index = 0.23; see Fig. 3). Brown bears preferred to mark trees with a larger trunk diameter than available in the environment (average 29 and 25 cm, respectively; $W = 191904$; $p < 0.001$; see Table 1). Among the marking trees 90% were alive. Among the fresh marking signs on a marking trees rubbing signs were the most often (45.4%) and located at a height of 20 to 268 cm. The debarking of the current year was registered on 7.8% of marking trees, and the maximum damage height was 341 cm. Fresh bear claw scratches were on 35.2% of the marking trees. The average upper limit of scratches was 222.9 cm, with a maximum of 390 cm. Fresh bear bites were on 13.8% of the tree trunks, ranging up to a height of 321 cm. Many marking trees are permanent for bears and used annually; some of those are used most intensively. Repeated marking of the same objects by different individuals over a long period of time makes them communication centers of brown bears at the population level. We found bear pedal marks (depressions in the ground left by the bear's paws) around nine trees. They comprised 5-25 holes from paw prints. The nature of the marking signs left by the bears had similar features to those in the other parts of the species' area. Most of the marking trees (89.4%) were located in the floodplains and on the terraces, the rest were on the slopes of different exposure. Bears marked trees in the forests dominated by Sakhalin fir (73.9%), less often with dominance of Cajander larch (12.5%), Erman's birch (7.4%), Ayan spruce (5.1%), and in floodplain deciduous forests (1.1%). The vast majority of marking trees were located on bear trails (210 trees, 96.3%). The location of marking trees along the trails increases the effectiveness of trees involved in animals' communication activities, facilitating their detection. The marking complexes included two trees (27 times), three trees (10 times), four trees (5 times), five trees (2 times), and six and seven trees (1 time). The linear frequency of tree marking by bears on forest trails was 3.2 trees per 1 km. Such density of marked objects is relatively high, which is due to the relatively low anthropogenic pressure on the Reserve territory. The relative density of marking trees varies from site to site and depends on the bears number, the availability of trees suitable for marking, trails, anthropogenic pressure, and other factors. The frequency of tree-marking is a parameter that can be successfully used in determining the relative population density of brown bear and monitoring of its population state.

The paper contains 3 Figures, 1 Tables, 33 References.

Keywords: animal dendroactivity, marking tree, population, pedal marking, *Ursus arctos*

For citation: Seryodkin IV. Brown bear marking objects on the Eastern Sakhalin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:166-180. doi: 10.17223/19988591/65/9

Введение

Маркировочная деятельность имеет для бурого медведя (*Ursus arctos* L.) внутривидовое коммуникативное значение [1–3]. Функции маркировочной деятельности медведей многообразны. Среди них – распределение животных в пространстве, территориальная защита, снижение рисков нежелательных встреч с представителями своего и других видов, оповещение о социальном статусе особей и увеличение вероятности встречи половых партнеров в период гона [1, 4–7]. Маркирование особенно важно для животных, ведущих одиночно-семейный образ жизни и осваивающих большие участки обитания [8, 9], каковыми являются бурые медведи. Некоторые следы активности медведей, например обтёртости и царапины на деревьях могут носить не социальный, а комфортный или игровой характер [3].

Маркировочные объекты бурых медведей, по утверждению В.С. Пажетнова [1], несут опосредованные ольфакторные, визуальные и тактильные сигналы. Большое значение в коммуникации млекопитающих имеют поведенческие акты, связанные с взаимодействием особей посредством индивидуальных запахов [10]. Имеются исследования, показывающие, что стратегия маркирования запахом увеличивает вероятность обнаружения сигналов, но сокращает затраты животными времени и энергии на обмен информацией [11, 12].

Маркировочная деятельность проявляется у бурых медведей по большей части в мечении деревьев [1, 12–17]. К элементам маркировки животных относятся также следовые метки – продавленные вращательными движениями конечностей лунки в грунте при подходах к деревьям и другим маркировочным объектам [1].

Изучение объектов маркировки позволяет неинвазивно оценивать состояние популяций бурого медведя [18, 19]. Понимание коммуникативных систем бурого медведя перспективно для совершенствования мониторинга популяций этого вида как на особо охраняемых природных территориях, так и на территориях, не имеющих такого статуса [3].

В задачи данного исследования входило выявление объектов маркировки бурого медведя на Восточном Сахалине; описание маркировочных деревьев и сигнальных меток на них, а также следовых меток медведей; установление особенностей распределения маркировочных объектов на местности.

Материалы и методики исследования

Район исследования расположен на территории заказника регионального значения «Восточный» в бассейнах рек Пурш-Пурш и Венгери, впадающих в Охотское море на восточном побережье о-ва Сахалин. Координаты района исследования: 50°30'–50°42' с.ш., 143°33'–143°42' в.д.

Сложный рельеф, чередование горных хребтов и межгорных впадин обуславливают значительную пестроту ландшафтов исследуемого района. Здесь присутствуют следующие ландшафты: низменные террасированные морские равнины, складчатые и складчато-глыбовые низко- и среднегорья [20]. Растительность относится к южноохотскому типу [21]. Господствующей растительной формацией является темнохвойная тайга, образованная елью аянской

(*Picea ajanensis* (Scibold & Zucc.) Carriere) и пихтой сахалинской (*Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.). Реки являются нерестилищами лососевых рыб.

В поисках маркировочных объектов в 2010–2012 гг. пройдено 48 км по тропам и 20 км – вне троп (по водораздельным хребтам и склонам). На маршрутах описывали все маркировочные деревья и следы маркировки, оставленные животными. Всего обнаружили 218 деревьев, несущих следы маркировки медведей.

Маркировочные деревья описывали по определенной схеме, представленной нами в предыдущих публикациях [16, 17]. При помощи GPS-навигатора фиксировали координаты каждого дерева, в месте его нахождения отмечали рельеф (пойма реки или ключа, терраса, склоны различной экспозиции, хребет) и наличие тропы. Указывали тип леса и основные лесообразующие породы деревьев. Под типом леса подразумевали единицу классификации лесной растительности, выделение которой основано на доминирующих видах древесного яруса. Указывали вид дерева, его состояние (живое или сухое), диаметр на уровне груди. Измерения диаметра производили с точностью до 1 см. У наклоненных деревьев измеряли угол наклона относительно вертикали.

Все следы маркировки деревьев, оставленные животными в текущем году (свежие) и в предыдущие годы (несвежие), фиксировали отдельно. В соответствии с выделенными С.В. Пучковским метками на деревьях [22] отмечали обтёртости (полированная или загрязненная поверхность коры с шерстью животных), сдиры (оторванные когтями участки коры, рис. 1, а), закусы (следы от зубов и вырванные зубами участки коры, рис. 1, б) и прорезающие царапины (врезавшиеся в кору следы от когтей). Для всех элементов маркировки измеряли высоту, на которой они расположены, а для сдилов и укусов – длину (по вертикали) и ширину (по горизонтали) повреждения коры [16, 17].

Вблизи маркировочных деревьев отмечали наличие следовых меток. Расположенные в непосредственной близости друг от друга меченные медведями деревья объединяли в группы, названные А.П. Берзаном маркировочными комплексами [23].

Линейную частоту мечения [19] выражали в количестве маркировочных объектов медведей на 1 км тропы, используемой животными.

Для сравнения выборок маркировочных деревьев с деревьями, не имеющими следов маркировки, но доступными для мечения медведями, регистрировали все немеченные деревья диаметром 10 см и более (1 479 деревьев) в радиусе 10 м от всех обнаруженных маркировочных деревьев. Для немеченных деревьев указывали их вид и диаметр. В данную выборку не включили деревья менее 10 см в диаметре, поскольку максимальный диаметр обнаруженного на территории исследования маркировочного дерева составил 10 см.

В соответствии с критерием Пирсона соотношение видов меченных медведями деревьев к видам деревьев, доступных для мечения в среде, оказалось неравномерным ($\chi^2 = 126,7$; $df = 8$; $p < 0,001$). В связи с этим, дальнейший анализ проведен с помощью индекса избирательности Якобса [24], который позволил оценить степень предпочтения или избегания использования определенных видов деревьев в качестве объектов маркировки, сравнивая долю доступных деревьев в среде и долю маркированных медведями по формуле

$$D = (r_i - p_i) / (r_i + p_i - 2r_i p_i),$$

где r_i – доля вида i от общего числа меченых деревьев, p_i – доля вида i среди всех доступных для мечения деревьев. Данный индекс находится в диапазоне значений от +1 (дерево крайне предпочтительно в качестве объекта маркировки) до –1 (дерево крайне избегается в качестве объекта маркировки). Доверительные 95%-ные интервалы рассчитаны с помощью бутстрэпа с 10 000 повторений.

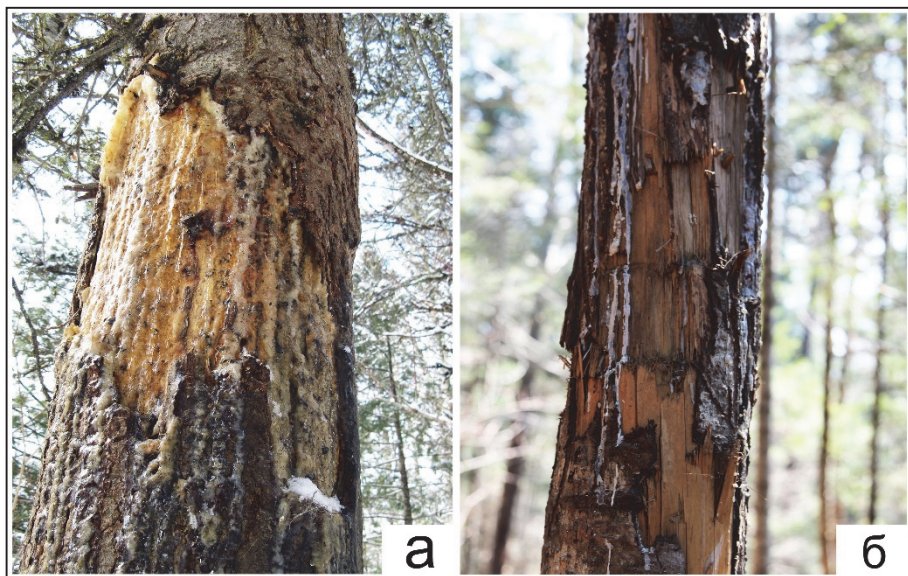


Рис. 1. Сдиры (а) и закусы (б) бурых медведей на маркировочных деревьях.

Фото И.В. Серёдкина

[Fig. 1. Debarking (a) and bites (b) on marking trees by brown bears. Photo by I.V. Seryodkin]

Для сравнения диаметров маркировочных деревьев и диаметров деревьев, не имеющих метки медведей, обосновано применение непараметрических статистических критериев: критерий Шапиро–Уилка ($W = 0,75–0,95$; $p < 0,05$) и построение гистограмм не показали нормального распределения выборок, а критерий Бартлетта (Bartlett's $K^2 = 56,631$; $df = 8$; $p < 0,001$) не выявил равенство их дисперсий. Исходя из этого, сравнение диаметров деревьев провели U-критерием Манна–Уитни.

Результаты исследования

Характеристика маркировочных деревьев. Маркировочные деревья были представлены в основном пихтами сахалинскими (таблица, рис. 2). Из 218 деревьев 214 (98,2 %) являлись хвойными породами. Из других хвойных пород присутствовали ель аянская и лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr).

Видовой состав и диаметр деревьев, меченных бурыми медведями и не имеющих следов маркировки, на Восточном Сахалине
[Species composition and diameter of trees marked by brown bears and without any mark signs in the East Sakhalin]

Вид дерева [Species of tree]	Наличие следов меченения [Availability of markings]	N	Доля деревьев данного вида, % [The proportion of tree species, %]	Диаметр ствола, см [Tree trunk diameter, cm]		
				$\bar{X}$ (SD)	Min	Max
Пихта сахалинская [Sakhalin fir] <i>Abies sachalinensis</i> (F. Schmidt) Mast.	Да [Yes]	184	84,4	30 (11)	10	67
	Нет [No]	672	45,4	23 (10)	10	65
Ель аянская [Ayan spruce] <i>Picea ajanensis</i> (Scibold & Zucc.) Carriere	Да [Yes]	15	6,9	23 (8)	10	37
	Нет [No]	352	23,8	29 (12)	10	92
Лиственница Каяндера [Cajander larch] <i>Larix cajanderi</i> Mayr	Да [Yes]	15	6,9	18 (10)	10	46
	Нет [No]	107	7,2	27 (12)	10	57
Ива козья [goat willow] <i>Salix caprea</i> L.	Да [Yes]	3	1,4	40 (20)	17	52
	Нет [No]	15	1,0	20 (10)	12	50
Береза Эрмана [Erman's birch] <i>Betula ermanii</i> Cham.	Да [Yes]	1	0,5	–	–	–
	Нет [No]	255	17,2	24 (10)	10	74
Ольха волосистая [Manchurian alder] <i>Alnus hirsute</i> (Spach) Rupr.	Да [Yes]	0	–	–	–	–
	Нет [No]	41	2,8	17 (6)	10	35
Тополь Максимовича [Japanese poplar] <i>Populus maximowiczii</i> A. Henry	Да [Yes]	0	–	–	–	–
	Нет [No]	14	0,9	48 (5)	37	57
Тополь дрожащий [Eurasian aspen] <i>Populus tremula</i> L.	Да [Yes]	0	–	–	–	–
	Нет [No]	10	0,7	23 (5)	16	30
Береза плосколистная [Asian white birch] <i>Betula platyphylla</i> Sukaczew	Да [Yes]	0	–	–	–	–
	Нет [No]	10	0,7	26 (9)	11	45
Ильм японский [Japanese elm] <i>Ulmus japonica</i> (Rehder), Sarg.	Да [Yes]	0	–	–	–	–
	Нет [No]	2	0,1	16 (4)	13	18
Ильм лопастный [lobed elm] <i>Ulmus laciniata</i> (Trautv.) Mayr	Да [Yes]	0	–	–	–	–
	Нет [No]	1	0,1	13	–	–
Все деревья [All trees]	Да [Yes]	218	100	29 (11)	10	67
	Нет [No]	1 479	100	25 (11)	10	92

Примечание. N – количество деревьев, $\bar{X}$ – среднее, SD – стандартное отклонение, min – минимальный диаметр ствола, max – максимальный диаметр ствола.

[Note. N - number of trees, $\bar{X}$ - mean, SD - standard deviation, min - minimum tree trunk diameter, max - maximum tree trunk diameter].



Рис. 2. Пихта сахалинская – маркировочное дерево бурого медведя.

Фото И.В. Серёдкина

[Fig. 2. Sakhalin fir - brown bear marking tree. Photo by I.V. Seryodkin]

Анализ избирательности деревьев в качестве объектов для мечения показал, что пихта сахалинская являлась единственным предпочитаемым медведями видом. Ива козья (*Salix caprea* L.) и лиственница Каяндера метились пропорционально их наличию в среде. Береза Эрмана (*Betula ermanii* Cham.) и ель аянская использовались в качестве объектов маркировки значительно реже относительно их наличия в среде (рис. 3).

Наибольший средний диаметр из хвойных пород имела пихта сахалинская (см. таблицу). Большинство деревьев (83,5%) имело диаметр в диапазоне от 11 до 40 см. В частности, по категориям диаметра ствола маркировочные деревья распределены следующим образом: 10 см – 2,8%, 11–20 см – 24,3%, 21–30 см – 32,6%, 31–40 см – 23,9%, 41–50 см – 13,3%, 51–60 см – 2,8%, 61–70 см – 0,5%.

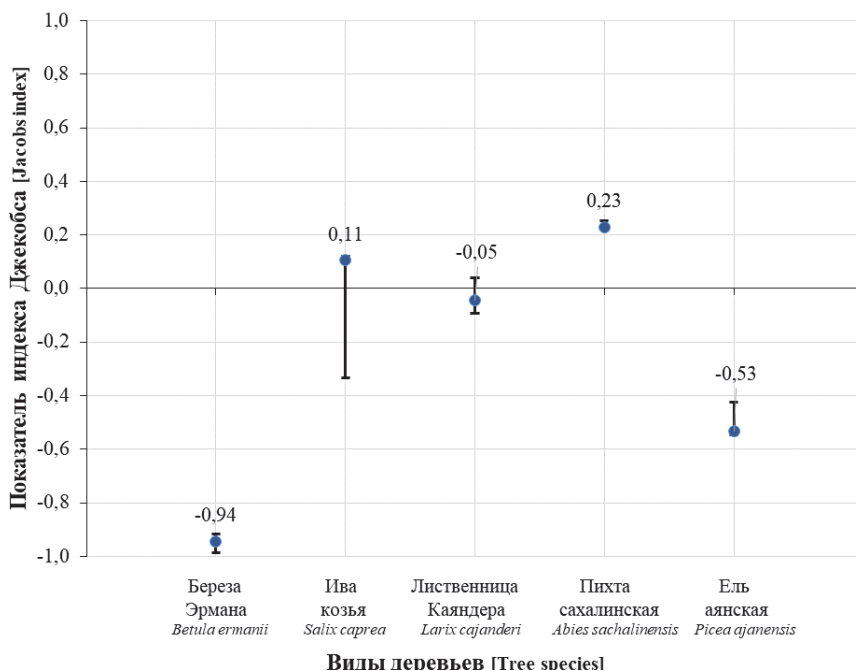


Рис. 3. Значения индекса избирательности Якобса для выбора медведями определенных видов деревьев в качестве объектов мечения

[Fig. 3. Jacobs selectivity index values for the bears preference of certain tree species as marking objects]

Диаметры маркировочных деревьев оказались достоверно больше ($W = 191904$; $p < 0,001$; таблица) диаметров деревьев, доступных для мечения медведями, но не имевших сигнальных меток. Данное заключение актуально и отдельно для пихты сахалинской ($W = 83652$; $p < 0,001$). Тем не менее диаметр стволов у маркировочных деревьев оказался достоверно меньше, чем у немеченых деревьев у ели аянской и лиственницы Каяндера ($W = 1845$; $p < 0,05$ и $W = 406$; $p < 0,01$ соответственно).

Только 10 маркировочных деревьев являлись сухими, остальные – живыми. Угол наклона от 5 до 10° имели 7 деревьев.

Характеристика сигнальных меток на деревьях. Обтёртости присутствовали на 169 маркировочных деревьях (77,5%), из них свежие обтёртости – на 99 деревьях (45,4%), а прошлых лет – на 144 (66,1%). Свежие обтёртости вместе со старыми имелись на 74 деревьях (33,9%), только свежие – на 25 (11,5%) и только старые – на 70 деревьях (32,1%). Обтёртости располагались на высоте 20–268 см.

Сдиры присутствовали на 153 деревьях (70,2%), из них текущего года – на 17 деревьях (7,8%), а прошлых лет – на 143 деревьях (65,6%). Свежие сдиры вместе со старыми присутствовали на 7 деревьях (3,2%), только свежие – на 10 (4,6%) и только старые – на 136 деревьях (62,4%). На 51 дереве имелось по два разобращенных между собой сдира, на 18 – по три, на 2 – по четыре и на 2 – по пять. Сдиры располагались на высоте 0–341 см. Нижняя граница раневой поверхности находилась в среднем на высоте 114,9 см

(SD = 61,7 см), а верхняя – 213,8 см (SD = 44,7 см). По 254 измерениям средняя длина сдвиг составила 49,8 см (SD = 37,3 см), а средняя ширина – 17,6 см (SD = 12,4 см). Площадь раневой поверхности составила в среднем 1 027,7 см² (SD = 1 232,0 см²) при минимуме 32 см² и максимуме 7 904 см².

Прорезающие царапины от когтей медведей присутствовали на 208 деревьях (95,4%), из них свежие царапины – на 77 деревьях (35,2%), а прошлых лет – на 182 (83,5%). Свежие царапины вместе со старыми присутствовали на 51 дереве (23,4%), только свежие – на 26 (11,9%) и только старые – на 131 дереве (60,1%). По 259 измерениям средняя нижняя граница царапин располагалась на высоте 96,3 см (14–236 см, SD = 46,1 см), а средняя верхняя граница – на высоте 222,9 см (82–390 см, SD = 39,8 см).

Закусы присутствовали на 109 деревьях (50,0%), из них свежие закусы – на 30 деревьях (13,8%), а прошлых лет – на 93 (42,7%). Свежие закусы вместе со старыми имелись на 14 деревьях (6,4%), только свежие – на 16 (7,3%) и только старые – на 79 деревьях (36,2%). На 43 деревьях находилось по два разобренных между собой закуса, на 7 – по три и на 2 – по четыре. Закусы располагались на высоте 25–321 см. Нижняя граница закусов располагалась в среднем на высоте 170,4 см (SD = 49,9 см), а верхняя – 204,0 см (SD = 46,2 см). По 172 измерениям средняя длина закуса составила 10,8 см (SD = 4,5 см), а средняя ширина – 11,1 см (SD = 3,3 см). Площадь раневой поверхности составила в среднем 128,9 см² (30–1050 см², SD = 122,5 см²).

Из других повреждений, нанесенных медведями на маркировочные деревья, в трех случаях присутствовали обломанные ветви. Еще в двух случаях животные надкусили и заломили стволы пихт диаметром на уровне груди 10 и 15 см на высоте 207 и 300 см соответственно. В результате повреждений, нанесенных медведями, два маркировочных дерева усохли.

Размещение маркировочных деревьев. Маркировочные деревья были расположены на террасах или в поймах рек 195 раз (89,4%) и 23 раза (10,6%) на склонах различной экспозиции (восточной – 17 раз, северо-восточной – 4 раза, западной и южной – по 1 разу). Меченные медведями деревья чаще всего располагались в лесах с преобладанием пихты сахалинской (73,9%), реже – с доминированием лиственницы Каяндера (12,5%), березы Эрмана (7,4%), ели аянской (5,1%) и в пойменных лесах с лиственными породами (1,1%).

Подавляющее большинство маркировочных деревьев было расположено на звериных тропах (210 деревьев, 96,3%). Вне троп обнаружено восемь деревьев.

Общая частота мечения на тропах, используемых медведями, составила 3,2 дерева на 1 км. Наибольшая частота маркировочных деревьев (15 деревьев на 1,5 км) отмечена на тропе, проходящей по приморской террасе в лесу с преобладанием пихты сахалинской между устьями рек Венгери и Пурш-Пурш.

В состав маркировочных комплексов 27 раз входило по два дерева, 10 раз – по три, 5 раз – по четыре, 2 раза – по пять, по 1 разу – по шесть и семь деревьев.

Сигнальные метки вне деревьев. Следовые метки отмечены рядом с девятью маркировочными деревьями. Они состояли из 5–25 лунок (в среднем 13,7 лунки на одну следовую дорожку, SD = 6,3). Средняя ширина маркировочного следа (расстояние между средними линиями отпечатков левых и правых лап) составила 41,2 см (SD = 5,8 см).

Обсуждение результатов исследования

Количественный и качественный состав видов маркировочных деревьев зависит от видового разнообразия дендрофлоры в конкретном районе, тем не менее у медведей имеются предпочтения в выборе определенных пород.

Выбор для мечения деревьев хвойных пород, особенно пихты и ели, как это наблюдается на Восточном Сахалине, характерен для бурых медведей [1, 5, 6, 16, 25]. Исследователи выдвигают предположение, что предпочтению медведями хвойных пород лиственным способствует живица [6, 7, 25], а при «считывании» ольфакторного сигнала животными запах живицы выступает как добавочный раздражитель [7].

С.В. Пучковский [13], рассчитав коэффициенты выборочности (доли деревьев разных пород среди маркировочных деревьев и в древостое), показал, что ель и в большей степени пихта привлекательны для бурых медведей. Предпочтение медведями пихты сахалинской (см. рис. 2) показано в нашем исследовании. Кроме Восточного Сахалина, пихта сахалинская является наиболее часто используемым среди деревьев объектом маркировки бурых медведей на Курильских островах: Кунашире [23] и Итурупе [26], где она распространена. У пихты относительно легко по сравнению с другими хвойными деревьями отделяется кора от древесины; соответственно, медведям проще оставлять на них заметные сдиры и закусы. Это может являться для животных дополнительным стимулом при выборе дерева для мечения.

Кроме деревьев хвойных пород, медведи в качестве объектов маркировки могут использовать березы и другие лиственные породы. На Среднем Сихотэ-Алине на долю берез трех видов пришелся 21,1% всех меченых деревьев [16], а на Восточной Камчатке доля березы Эрмана среди маркировочных деревьев составила 91,6% за счет ее преобладания в древостое [17]. Медведи маркируют березу в восточной части Джунгарского Алатау, где нет хвойного леса [27]. В районах с низкой долей в древостое хвойных деревьев или невысокой лесистостью мечение медведями лиственных пород более обычно [4, 28]. Тем не менее С.В. Пучковский [13] указывает, что в Удмуртии бурые медведи явно избегают маркировать березы, что согласуется с результатами нашего исследования.

Бурые медведи склонны выбирать для мечения деревья с относительно большим диаметром ствола. На это указывают как результаты сравнения выборок маркировочных деревьев с деревьями, доступными для мечения, так и то, что меченых деревьев с диаметром менее 10 см обнаружено не было. Уменьшение количества маркировочных деревьев с диаметром более 40 см по сравнению с диаметрами от 11 до 40 см связано с общей малой долей деревьев, имеющих такие размерные характеристики в районе исследования. Выбор бурыми медведями для мечения деревьев с относительно большим диаметром, чем в окружающей среде, отмечен также для других регионов [12, 17, 29].

Из деревьев, ствол которых расположен под углом относительно поверхности земли, медведи выбирают для маркирования чаще те, которые нависают в сторону тропы, а метят их в основном со стороны острого угла наклона

[16]. Считается, что животные, в частности тигры, используют свойство наклоненных деревьев защищать запаховую метку от дождевой воды [30].

Доля маркировочных деревьев, несущих на себе следы обтёртостей, оказалась больше, чем доля деревьев со сдирами и закусками как в целом, так и в отношении только свежих меток. В.С. Пажетнов [1] на основании изучения маркировочной деятельности медведей в Центральном-Лесном заповеднике пришел к выводу, что сдиры и закусы звери оставляют на деревьях гораздо реже, чем обтёртости.

Исследования показали, что многие маркировочные деревья метятся медведями повторно. Часть маркировочных деревьев используется медведями наиболее интенсивно. Повторное мечение разными особями одних и тех же объектов в течение длительного периода времени делает из них коммуникационные центры на популяционном уровне [31].

Долины рек являются для животных ландшафтными ориентирами при перемещениях, кроме того, по ним удобнее и легче передвигаться, чем по склонам. По этой причине тропы бурых медведей и связанные с ними коммуникативные объекты, в первую очередь маркировочные деревья, приурочены по большей части к поймам и террасам речных долин. Такое распределение маркировочных объектов характерно и для других регионов Дальнего Востока, например, Северного Приохотья [32], Среднего Сихотэ-Алиня [16] и о-ва Итуруп [26].

Распределение маркировочных деревьев по типам леса в определенной степени отражает распределение бурого медведя. На территории исследования маркировочные деревья располагались в зоне хвойных лесов с доминированием пихты и лиственницы – типичных местообитаний бурого медведя.

Мечение животными деревьев, расположенных на тропах, наблюдается в разных частях ареала бурого медведя [1, 4–6, 13, 25, 33]. Большинство троп расположено в местах, удобных для перемещения медведей. Расположение маркировочных деревьев вдоль троп увеличивает вероятность их обнаружения животными [33].

Различия в частоте мечения медведями деревьев отражают различия в плотности населения медведей [13]. Частота обнаруженных меченых деревьев в районе исследования (3,2 дерева на 1 км) является относительно высокой. Для сравнения, в Печоро-Илычском заповеднике (Республика Коми) частота мечения в среднем составляет 0,6 дерева на 1 км маршрута [19]. Частота мечения деревьев – параметр, который может быть с успехом использован при определении относительной плотности населения бурого медведя и в мониторинге состояния его популяций [13, 16, 22].

Заключение

Важную роль во внутривидовых взаимодействиях, связанных с регуляцией пространственного размещения особей и территориальной защитой в популяциях бурого медведя, играет маркировочная деятельность. Как и в других регионах, на Восточном Сахалине она осуществляется животными посредством мечения деревьев и следовых меток.

Медведи выбирали для мечения деревья, частота обнаружения которых другими особями наиболее вероятна (расположенные на тропах и с относительно большим диаметром ствола). Звери предпочитали пихту сахалинскую, на которой относительно легко отделяется кора, метки заметны и дольше сохраняются, что связано со свойствами коры и наличием живицы. Эти особенности выбора объектов маркировки согласуются с признаками, характеризующими надежность опосредованной коммуникации животных.

Список источников

1. Пажетнов В.С. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos*) // Зоологический журнал. 1979. Т. 58, вып. 10. С. 1536–1542.
2. Colmenares F., Rivero H. Displays occurring during conflict situations convey chemical and visual intimidation messages in bears living under captive group conditions // Acta Zoologica Fennica. 1983. № 174. PP. 145–148.
3. Пучковский С.В. Экологические и этологические аспекты дендроактивности бурого медведя (*Ursus arctos*) // Успехи современной биологии. 2005. Т. 125, № 3. С. 328–342.
4. Флеров К.К. Очерки жизни бурого медведя на Северном Урале // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. 1929. Т. 30, вып. 3. С. 351–358.
5. Seton E.T. Lives of game animals. Vol. 2. New York : The literary guild of America. Ync, 1937. 746 p.
6. Руковский Н.Н. Некоторые аспекты поведения медведя в Вологодской области // Экология медведей. Новосибирск : Наука, 1987. С. 134–139.
7. Пажетнов В.С. Территориальность у бурого медведя и определяющие ее факторы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. 1990. Т. 95, вып. 2. С. 3–11.
8. Begg C.M., Begg K.S., Du Toit J.T., Mills M.B.L. Scent-marking behaviour of the honey badger, *Mellivora capensis* (Mustelidae), in the southern Kalahari // Animal Behavior. 2003. Vol. 66. PP. 917–929. doi: 10.1006/anbe.2003.2223
9. Vogt K., Zimmerman F., Kolliker M., Breitenmoser U. Scent-marking behavior and social dynamics in a wild population of Eurasian lynx *Lynx lynx* // Behavioural Processes. 2014. Vol. 106. PP. 98–106. doi: 10.1016/j.beproc.2014.04.017
10. Соколов В.Е., Зинкевич Э.П. Химическая сигнализация млекопитающих. М. : Знание, 1978. 63 с.
11. Gosling L.M., Roberts S.C. Scent-marking by male mammals: cheat-proof signals to competitors and mates // Advances in the Study of Behavior. Vol. 30 / ed. by P.J.B. Slater, et al. San Diego : Academic Press, 2001. PP. 169–218.
12. Clapham M., Nevin O.T., Ramsey A.D., Rosell F. The function of strategic tree selectivity in the chemical signalling of brown bears // Animal Behaviour. 2013. Vol. 85, № 6. PP. 1351–1357. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.03.026
13. Пучковский С.В. Роль человека в формировании коммуникативной системы бурого медведя (*Ursus arctos* L.) и проблема мониторинга // Экология. 1998. № 5. С. 390–395.
14. Green G.I., Mattson D.J. Tree rubbing by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos* // Wildlife Biology. 2003. Vol. 9. PP. 1–9. doi: 10.2981/wlb.2003.002
15. González-Bernardo E., Bagnasco C., Bombieri G., Zarzo-Arias A., Ruiz-Villar H., Morales-González A., Lamamy C., Ordiz A., Cañedo D., Díaz J., Chamberlain D.E., Penteriani V. Rubbing behavior of European brown bears: factors affecting rub tree selectivity and density // Journal of Mammalogy. 2021. Vol. 102, № 2. PP. 468–480. doi: 10.1093/jmammal/gyaa170
16. Серёдкин И.В., Костыря А.В., Гудрич Д.М. Маркировочная деятельность бурого медведя на Сихотэ-Алине // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, № 5. С. 694–702. doi: 10.7868/S0044513414050079

17. Seryodkin I.V. Marking activity of the Kamchatka brown bear (*Ursus arctos piscator*) // Achievements in the Life Sciences. 2014. Vol. 8. № 2. PP. 153–161. doi: 10.1016/j.als.2015.04.006
18. Kendall K.C., Metzger L.H., Patterson D.A., Steele B.M. Power of sign surveys to monitor population trends // Ecological Applications. 1992. Vol. 2, № 4. PP. 422–430. doi: 10.2307/1941877
19. Пучковский С.В., Копысов П.В., Поздеева Н.С., Филимонцева Н.А. Линейная частота мечения (ЛЧМ) и избирательность бурыми медведями сигнальных деревьев Печоро-Илычского заповедника // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териологического общества). М. : Издательско-полиграфическое предприятие «Гриф и К», 2003. С. 283.
20. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л. : Издательство Ленинградского университета, 1985. 320 с.
21. Толмачев А.И. О флоре острова Сахалин. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1959. 102 с.
22. Пучковский С.В. Сигналы и метки в составе биологического сигнального поля // Вестник Удмуртского университета. 2014. Вып. 1. С. 93–99.
23. Берзан А.П. Маркировочное поведение бурого медведя на южных Курильских островах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. 1996. Т. 101, вып. 5. С. 30–38.
24. Jacobs J. Quantitative measurement of food selection – a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index // Oecologia. 1974. Vol. 14, № 4. PP. 413–417. doi: 10.1007/BF00384581
25. Jamnický J. Formy komunikace medveda hnědého (*Ursus arctos* L.) // Folia venatoria. 1987. №. 17. PP. 151–167.
26. Серёдкин И.В., Табалыкин Е.А. Объекты маркировочной деятельности бурого медведя в заказнике «Островной» (о. Итуруп, Курильские острова) // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М. : ЛАРИО / РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022. С. 190–192.
27. Грачев Ю.А. Семейство Медвежьи – Ursidae // Млекопитающие Казахстана. Т. 3, ч. 1. Алма-Ата, 1981. С. 148–191.
28. Плешак Т.В. Необычная маркировочная деятельность бурого медведя (*Ursus arctos*) // Экология. 1990. № 2. С. 80–82.
29. Пучковский С.В., Буйновская М.С., Воронцовская Д.К., Неустроев Г.В. К изучению избирательности маркировочного поведения бурого медведя по диаметру деревьев // Сибирский экологический журнал. 2012. Т. 19, № 1. С. 141–147.
30. Smith J.L.D., McDougal C., Miquelle D. Scent marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris* // Animal Behaviour. 1989. Vol. 37. PP. 1–10. doi: 10.1016/0003-3472(89)90001-8
31. King T.W., Salom-Pérez R., Shipley L.A., Quigley H.B., Thornton D.H. Ocelot latrines: communication centers for Neotropical mammals // Journal of Mammalogy. 2017. Vol. 98. PP. 106–113. doi: 10.1093/jmammal/gyw174
32. Чернявский Ф.Б., Кречмар М.А. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) на Северо-Востоке Сибири. Магадан : ИБПС СВНЦ ДВО РАН, 2001. 93 с.
33. Burst T.L., Pelton M.R. Black bear mark trees in the Smoky Mountains // International Conference on Bear Research and Management. 1983. Vol. 5. PP. 45–53.

References

1. Pazhetnov V.S. Signal'nye metki v povedenii burych medvedey (*Ursus arctos*) [Signal marks in the behavior of brown bears (*Ursus arctos*)]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1979;58(10):1536-1542. In Russian
2. Colmenares F, Rivero H. Displays occurring during conflict situations convey chemical and visual intimidation messages in bears living under captive group conditions. *Acta Zoologica Fennica*. 1983;174:145-148.
3. Puchkovskiy S.V. Ecological and ethological aspects of dendroactivity in brown bear (*Ursus arctos*). *Uspehi Sovremennoj Biologii*. 2005;125(3):328-342. In Russian, English summary

4. Flerov KK. Ocherki zhizni burgoo medvedya na Severnom Urale [Sketches of the brown bear life in the Northern Urals]. *Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya AN SSSR*. 1929;30(3):351-358. In Russian
5. Seton ET. Lives of game animals. V. 2. New York: The literary guild of America. Ync; 1937. 746 p.
6. Rukovskiy NN. Nekotoryye aspekty povedeniya medvedya v Vologodskoy oblasti [Some aspects of bear behavior in the Vologda region]. In: *Ekologiya medvedey* [Ecology of bears]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1987. pp. 134-139. In Russian
7. Pazhetnov VS. Territorial'nost' u burogo medvedya i opredelyayushchie eyo factory [Brown bear territoriality and its determining factors]. *Bulleten' Moskovskogo obschestva ispytateley prirody. Otdeleniya biologii*. 1990;95(2):3-11. In Russian
8. Begg CM, Begg KS, Du Toit JT, Mills MBL. Scent-marking behaviour of the honey badger, *Mellivora capensis* (Mustelidae), in the southern Kalahari. *Animal Behavior*. 2003;66:917-929. doi: 10.1006/anbe.2003.2223
9. Vogt K, Zimmerman F, Kolliker M, Breitenmoser U. Scent-marking behavior and social dynamics in a wild population of Eurasian lynx *Lynx lynx*. *Behavioural Processes*. 2014;106:98-106. doi: 10.1016/j.beproc.2014.04.017
10. Sokolov VE, Zinkevich EP. Khimicheskaya signalizatsiya mlekoopitayushchikh [Chemical signaling in mammals]. Moscow: Znanie Publ.; 1978. 63 p. In Russian
11. Gosling LM, Roberts SC. Scent-marking by male mammals: cheat-proof signals to competitors and mates. In: *Advances in the Study of Behavior*. V. 30. Slater PJB et al., editors. San Diego: Academic Press; 2001. pp. 169-218.
12. Clapham M, Nevin OT, Ramsey AD, Rosell F. The function of strategic tree selectivity in the chemical signalling of brown bears. *Animal Behaviour*. 2013;85(6):1351-1357. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.03.026
13. Puchkovskiy SV. Rol' cheloveka v formirovanii kommunikativnoy sistemy burogo medvedya (*Ursus arctos* L.) i problema monitoringa [The role of humans in the formation of the communication system of the brown bear (*Ursus arctos* L.) and the problem of monitoring]. *Ekologiya*. 1998;5:390-395. In Russian
14. Green GI, Mattson DJ. Tree rubbing by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos*. *Wildlife Biology*. 2003;9:1-9. doi: 10.2981/wlb.2003.002
15. González-Bernardo E, Bagnasco C, Bombieri G, Zarzo-Arias A, Ruiz-Villar H, Morales-González A, Lamamy C, Ordiz A, Cañedo D, Díaz J, Chamberlain DE, Penteriani V. Rubbing behavior of European brown bears: factors affecting rub tree selectivity and density *Journal of Mammalogy*. 2021;102(2):468-480. doi: 10.1093/jmammal/gyaa170
16. Seryodkin IV, Kostyria AV, Goodrich JM. Marking activity of brown bear (*Ursus arctos*) in the Sikhote-Alin Mountains. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2014;93(5):694-702. doi: 10.7868/S0044513414050079. In Russian, English summary
17. Seryodkin IV. Marking activity of the Kamchatka brown bear (*Ursus arctos piscator*). *Achievements in the Life Sciences*. 2014;8(2):153-161. doi: 10.1016/j.als.2015.04.006
18. Kendall KC, Metzger LH, Patterson DA, Steele BM. Power of sign surveys to monitor population trends. *Ecological Applications*. 1992;2(4):422-430. doi: 10.2307/1941877
19. Puchkovskiy SV, Kopysov PV, Pozdeeva NS, Filimontseva NA. Lineynaya chastota mecheniya (LChM) i izbiratel'nost' buryimi medvedyami signal'nykh derev'yev Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Linear tagging frequency (LTF) and selectivity of signal trees of the Pechora-Ilych Nature Reserve by brown bears]. In: *Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territoriy (VII s'yezd teriologicheskogo obshchestva)* [Theriofauna of Russia and adjacent territories (VII Congress of the Theriological Society)]. Moscow: Izdatel'sko-poligraficheskoye predpriyatiye "Grif i K"; 2003. p. 283. In Russian
20. Isachenko AG. Landshafty SSSR [Landscapes of the USSR]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1985. 320 p. In Russian
21. Tolmachov AI. O flore ostrova Sakhalin [About the flora of Sakhalin Island]. Moscow - Leningrad: AN USSR Publ.; 1959. 102 p. In Russian
22. Puchkovskiy SV. Signals and marks in biological signal field composition of brown bear. *Vestnik Udmurtskogo universiteta*. 2014;1:93-99. In Russian, English summary

23. Berzan AP. Markirovochnoe povedenie burogo medvedya na yuzhnykh Kuril'skikh ostrovakh [Marking behavior of a brown bear on the southern Kuril Islands]. *Bulleten' Moskovskogo obschestva ispytateley prirody. Otdeleniya biologii*. 1996;101(5): 30-38. In Russian
24. Jacobs J. Quantitative measurement of food selection - a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*. 1974; 14(4):413-417. doi: 10.1007/BF00384581
25. Jamnický J. Formy komunikacie medveda hnedeho (*Ursus arctos* L.). *Folia venatoria*. 1987;17:151-167.
26. Seryodkin IV, Tabalykin EA. Ob'yekty markirovochnoy deyatel'nosti burogo medvedya v zakaznike "Ostrovnoy" (o. Iturup, Kuril'skiye ostrova) [Objects of brown bear marking activity in the Ostrovnoy Reserve (Iturup Island, Kuril Islands)]. In: *Sokhraneniye raznoobraziya zhivotnykh i okhotnich'ye khozyaystvo Rossii* [Conservation of animal diversity and hunting in Russia]. Moscow: LARGO / RGAU - MSKHA imeni K.A. Timiryazeva; 2022. pp. 190-192. In Russian
27. Grachev YA. Semeystvo Medvezh'i – Ursidae [Family Bears - Ursidae]. In: *Mlekopitayushchiye Kazakhstana* [Mammals of Kazakhstan]. V. 3(1). Almaty; 1981. pp. 148-191. In Russian
28. Pleshak TV. Neobychnaya markirovochnaya deyatel'nost' burogo medvedya (*Ursus arctos*) [Unusual marking activity of a brown bear (*Ursus arctos*)]. *Ecologiya*. 1990;2:80-82. In Russian
29. Puchkovskiy SV, Buynovskaya MS, Voronetskaya DK, Neustroev GV. On the studies of marking behavior of brown bear in terms of tree diameter selectivity. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5:104-109. doi: 10.1134/S1995425512010146
30. Smith JLD, McDougal C, Miquelle D. Scent marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris*. *Animal Behaviour*. 1989;37:1-10. doi: 10.1016/0003-3472(89)90001-8
31. King TW, Salom-Pérez R, Shipley LA, Quigley HB, Thornton DH. Ocelot latrines: communication centers for Neotropical mammals. *Journal of Mammalogy*. 2017;98:106-113. doi: 10.1093/jmammal/gyw174
32. Chernyavskiy FB, Krechmar MA. Buryy medved' (*Ursus arctos* L.) na Severo-Vostoke Sibiri [Brown bear (*Ursus arctos* L.) in the North-East Siberia]. Magadan: IBPS SVNTH DVO RAN; 2001. 93 p. In Russian
33. Burst TL, Pelton MR. Black bear mark trees in the Smoky Mountains. *International Conference on Bear Research and Management*. 1983;5:45-53.

Информация об авторе:

Серёдкин Иван Владимирович – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории экологии и охраны животных Тихоокеанского института географии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

E-mail: seryodkinivan@inbox.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Ivan V. Seryodkin – Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher of the Laboratory of Ecology and Animal Conservation, Pacific Geographical Institute FEB RAS (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

E-mail: seryodkinivan@inbox.ru

The Author declares no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 09.12.2022;
одобрена после рецензирования 17.04.2023; принята к публикации 18.03.2024.

The article was submitted 09.12.2022;
approved after reviewing 17.04.2023; accepted for publication 18.03.2024.