

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

---

# ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

## БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

---

---

*Научный журнал*

---

---

2014

№ 3 (27)

Свидетельство о регистрации: ПИ № ФС 77-29499  
от 27 сентября 2007 г.

Журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология»  
входит в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов  
и изданий, в которых должны быть опубликованы  
основные научные результаты диссертаций  
на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»  
Высшей аттестационной комиссии



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. К публикации принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации в журнале осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Включен в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»

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.

Внесен в Ulrich's Periodicals Directory.

Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters).

**Адрес редакции:** 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: [www.journal.tsu/biology](http://www.journal.tsu/biology).

#### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

**Кулижский С.П.** – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия). E-mail: [kylizhskiy@yandex.ru](mailto:kylizhskiy@yandex.ru)

**Акимова Е.Е.** – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия). E-mail: [biotsu@rambler.ru](mailto:biotsu@rambler.ru), [biotsu@mail.ru](mailto:biotsu@mail.ru)

**Воробьев Д.С.** (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Зверев А.А.** (Томский государственный университет, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск); **Штерншис М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск)

#### РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

**Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Бобровский М.В.** (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомазей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Кузнецов Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Кушк П.** (Центр исследования окружающей среды им. Гельмгольца, Лейпциг, Германия); **Лупашин В.В.** (Университет Арканзаса Медицинских наук, Арканзас, США); **Покровский О.С.** (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Хебда Р.** (Виктория, Британская Колумбия, Канада); **Чжанг Д.** (Синц-зянский Институт экологии и географии КАН, Урумчи, Китай); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

**Издательство:** Издательский дом ТГУ

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

Подписано в печать 23.09.2014. Формат 70x108<sup>1/16</sup>. Усл. печ. л. 16,3. Тираж 500 экз. Заказы № 540, 541.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия

Тел. 8+(382-2)-53-15-28

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

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

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

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

**Language:** Russian, English

**Publications are on non-commercial basis (FREE)**

**Open access**

**Term of publication:** 3-6 months

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

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

**Contact the Journal**

Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., Tomsk, 634050, Russian Federation

[www.journal.tsu/biology](http://www.journal.tsu/biology)

**Editor-in-Chief - Sergey P. Kulizhskiy**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Tomsk State University (Tomsk, Russia) [kylizhskiy@yandex.ru](mailto:kylizhskiy@yandex.ru)

### EDITORIAL COUNCIL

**Executive secretary** - Elena E. Akimova, Cand. Sci. (Biol.), Tomsk State University (Tomsk, Russia) [biojournaltsu@gmail.com](mailto:biojournaltsu@gmail.com), [biotsu@mail.ru](mailto:biotsu@mail.ru)

**Vorobiev D.S.** (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Dukarev A.G.** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Zverev A.A.** (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Krivets S.A.** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Sazonov A.E.** (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), **Stepanov V.A.** (The Research Institute of Medical Genetics SB RAMS, Tomsk, Russia), **Shternshis M.V.** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

### EDITORIAL BOARD [Russian Alphabet wise]

**Ananjeva N.B.** Zoological Institute, RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas L.I.** State Research Institute of Physiology, SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Bobrovsky M.V.** Institute of Physical Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS (Pyschino, Russia); **Vasil’eva E.D.** Zoological Museum, Moscow State University (Moscow, Russia); **Dubois A.** National Museum of Natural History in Paris (Paris, France); **Zeller B.** The French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Kingma H.** Maastricht University (Maastricht area, Netherlands); **Kuznetsov V.I.V.** Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS (Moscow, Russia); **Kuschik P.** Helmholtz Centre for Environmental Research - UFZ (Leipzig, Germany); **Lupashin V.V.** University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Pokrovsky O.S.** National Centre for Scientific Research (Toulouse, France); **Smirnova O.V.** Center of Ecology and Productivity of Forests, RAS (Moscow, Russia); **Sokolova Yuliya (Julia) Y.** Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Hebda R.J.** Royal British Columbia Museum (Victoria, BC, Canada); **Zhang D.** Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS (Urumqi, China); **Sharakhov I.V.** Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

### PUBLISHER:

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

Editor K.G. Shilko; proofreader A.N. Vorobieva; editor-translator M.B. Kuzmenko; camera-ready copy A.I. Leloyur; cover design L.V. Krivtsova.

Passed for printing 23.09.2014. Format 70x108<sup>1/16</sup>. Conventional printed sheets 16,3. Circulation - 500 copies. Orders N 540, 541.

634050, 36 Lenina St., Tomsk, Russian Federation. Тел. +7 (382-2)-53-15-28

## СОДЕРЖАНИЕ

### АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Веретенникова Е.Э., Курьина И.В., Ильина А.А., Савельев В.В.** Реконструкция гидротермических условий формирования грядово-мочажинного комплекса в голоцене на юге Западной Сибири..... 6
- Конарбаева Г.А., Якименко В.Н.** Изменение содержания галогенов в системе почва – растение в условиях агроценозов..... 23
- Соколов Д.А., Кулижский С.П., Лойко С.В., Доможакова Е.А.** Использование сканирующей электронной микроскопии для диагностики процессов почвообразования на поверхности отвалов каменноугольных разрезов Сибири ..... 36

### БОТАНИКА

- Андрейшкина Н.И.** Изменение основных характеристик фитоценозов с участием *Larix sibirica* Ledeb. в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале ..... 53
- Бочарников М.В., Данилина Д.М., Пономарев А.В.** Межвидовые ценогические связи орляка (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) на горном профиле в Западном Саяне ..... 68
- Королук А.Ю., Тищенко М.П.** Новая ассоциация низинных лугов Западной Сибири – *Cirsio cani*–*Calamagrostietum epigeii*..... 84
- Селиверстова А.А., Зибарева Л.Н., Еремина В.И.** Закономерности распространения экдистероидов в растениях секции *Otites* Otth рода *Silene* L.: хемотаксономический подход ..... 101

### ЗООЛОГИЯ

- Трефилова О.В., Екимов Е.В., Шишкин А.С.** Влияние узкочерепной полёвки (*Microtus gregalis* Pall.) на свойства реплантозёмов Канской лесостепи ..... 115

### КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

- Снегин Э.А., Артемчук О.Ю.** Оценка состояния популяционных генофондов виноградной улитки (*Helix pomatia* L.) урбанизированных территорий с помощью *ISSR*-маркеров ДНК..... 130

### ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Иванов Ю.В., Иванова А.И., Каргашов А.В., Федулова А.Д., Савочкин Ю.В.** Минеральное питание сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия цинка..... 142

### ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

- Бушов Ю.В., Светлик М.В.** Интеллект и восприятие времени..... 158
- Назаренко А.С., Хаснутдинов Н.Ш., Чинкин А.С.** Влияние ступенчато-возрастающей нагрузки на статокINETическую систему хоккеистов и футболистов ..... 176

## CONTENTS

## AGROCHEMISTRY AND SOIL SCIENCE

- Veretennikova EE, Kurina IV, Il'ina AA, Savel'ev VV.** Palaeoenvironmental reconstruction of a Holocene peat bog ridge-hollow complex in the south of West Siberia.....6
- Konarbaeva GA, Yakimenko VN.** Halogen content modification in the soil-plant system under agrocenosis conditions.....23
- Sokolov DA, Kulizskiy SP, Loyko SV, Domozhakova EA.** Using electronic scanning microscopy for diagnostics of soil-forming processes on the surface of coal-mine dumps in Siberia.....36

## BOTANY

- Andreyashkina NI.** Changes in principle characteristics of the phytocenoses with participation of *Larix sibirica* Ledeb. in the upper treeline ecotone in the Polar Urals .....53
- Bocharnikov MV, Danilina DM, Ponomarev AV.** Interspecies coenotic communications of the bracken (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) on a mountain gradient in the Western Sayan.....68
- Korolyuk AYu, Tishchenko MP.** New association of the West Siberian lowland meadows – *Cirsio cani*–*Calamagrostietum epigeii*.....84
- Seliverstova AA, Zibareva LN, Eremina VI.** Patterns of phytoecdysteroids distribution in the plants of the section *Otites* Otth genus *Silene* L.: chemotaxonomic approach.....101

## ZOOLOGY

- Trefilova OV, Ekimov EV, Shishikin AS.** Influence of *Microtus gregalis* Pall. on the properties of the Kansk basin replantozems .....115

## CELL BIOLOGY AND GENETICS

- Snegin EA, Artemchuk OY.** Study of the population gene pool of the Roman snail (*Helix pomatia* L.) in urban areas using *ISSR*-DNA markers.....130

## PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

- Ivanov YuV, Ivanova AI, Kartashov AV, Fedulova AD, Savochnik YuV.** Mineral nutrition of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions.....142

## HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY

- Bushov YV, Svetlik MV.** Intelligence and perception of time.....158
- Nazarenko AS, Khasnutdinov NSh, Chinkin AS.** Influence of stepwise increasing load on statokinetic system of hockey and soccer players .....176

## АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 551.481.2:551.796:571.51

Е.Э. Веретенникова<sup>1</sup>, И.В. Курьина<sup>1</sup>, А.А. Ильина<sup>2</sup>, В.В. Савельев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,  
г. Томск, Россия

<sup>2</sup> Институт химии нефти СО РАН, г. Томск, Россия

### Реконструкция гидротермических условий формирования грядово-мочажинного комплекса в голоцене на юге Западной Сибири

*На основании комплексных исследований различных биологических и геохимических индикаторов проведена реконструкция гидротермических условий формирования торфяных залежей на грядово-мочажинном комплексе, расположенном в северо-восточных отрогах Васюганского болота. Результаты качественного анализа сообществ раковинных амёб и растительных остатков в совокупности с данными по гумификации торфов позволили реконструировать и количественно оценить гидрологический режим торфяных залежей на гряде и мочажине. Водный палеорежим торфяных залежей имел асинхронный характер, свидетельствующий о разном режиме увлажнения в одни временные интервалы. Анализ структурных особенностей и свойств гуминовых кислот (Е4/Е6,  $C_{alf}/C_{ar}$ , Н/С) позволил судить об общей направленности колебаний, отражающих изменения тепла и влаги на разных этапах развития торфяных залежей грядово-мочажинного комплекса. В периоды с более холодными климатическими условиями (2 500–1 800, 800–600 и 200 л.н.) процессы гумификации, формирования ароматических структур в молекулах гуминовых кислот были выражены слабее, чем в более теплые климатические интервалы (1 700–1 000 л.н.).*

**Ключевые слова:** грядово-мочажинный комплекс; торфяные залежи; раковинные амёбы; степень гумификации; гуминовые кислоты.

#### Введение

Палеореконструкции очень важны для понимания эволюции природных условий. Одним из классических объектов палеореконструкций являются торфяные архивы болот, при изучении которых получают обширную и надёжную информацию как о глобальных, так и о региональных климатических событиях и условиях голоцена [1, 2].

Для палеоэкологических реконструкций используют различного рода биологические и геохимические индикаторы, каждый из которых несет

информацию об изменении того или иного компонента биоты, ландшафта или климата. К числу биологических индикаторов относятся растительные остатки, споры и пыльца, диатомовые водоросли, раковинные амебы и пр. Среди геохимических индикаторов наибольшее распространение получили химические элементы, их распределение и отношения, строение и свойства гуминовых кислот. Разнообразные свойства торфяных залежей неравномерно отражают действия различных факторов окружающей среды, однако их комплексное изучение с применением совокупности индикаторов позволяет получить наиболее полную и достоверную информацию о хронологии голоцена.

Западная Сибирь с ее обширными болотными массивами (заболоченность территорий от 30 до 70%) является уникальным регионом и представляет прекрасную возможность для проведения палеоклиматических и палеоэкологических исследований. На основе палеореконструкций торфяных архивов болот получены наиболее полные летописи палеоэкологических событий голоцена: установлена длительность существования болот, охарактеризованы основные палеоклиматические рубежи голоцена [2–7]. В то же время при хорошей изученности ботанического состава торфяных отложений болот зачастую отсутствуют данные детальных реконструкций или, напротив, не хватает репрезентативных данных, а имеющиеся сведения (позволяющие решить лишь общие вопросы реконструкции) необоснованно распространяются на обширные территории Западной Сибири [3].

Особый интерес представляют грядово-мочажинные комплексы, единого мнения о формировании которых до сих пор не сложилось [8–11].

Цель работы: провести реконструкцию гидротермических условий формирования торфяных залежей грядово-мочажинного комплекса в северо-восточных отрогах Васюганского болота на основе изучения различных биологических и геохимических индикаторов.

### **Материалы и методики исследования**

Материалом для исследований послужили торфяные залежи грядово-мочажинного комплекса (ГМК). Исследованный ГМК относится к Бакчарскому болотному массиву (56° 58' с. ш., 82° 36' в. д.), который является частью северо-восточных отрогов Васюганского болота. Степень заболоченности данной территории достигает 50%. Определение абсолютного возраста отдельных слоев проведено с применением метода радиоуглеродного датирования и описано в [12]. Полученные даты откалиброваны при помощи программного приложения Calib 7.0html (<http://calib.qub.ac.uk/calib/>) в системе ВР. Реконструкция сукцессии болотных фитоценозов ГМК проведена на основе ботанического состава торфов (рис. 1). Торфяные залежи позволяют рассмотреть историю их развития в суббореальном (SB) и субатлантическом (SA) периодах голоцена согласно периодизации Блитта–Сернандера [2].

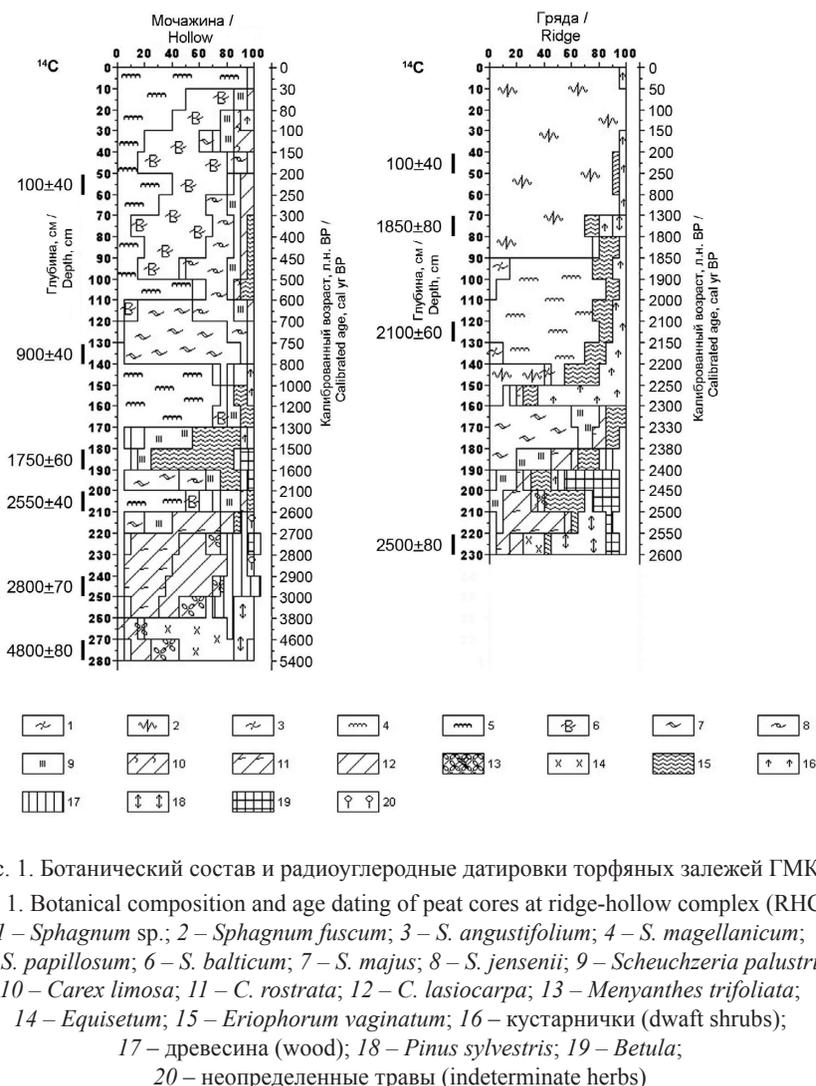


Рис. 1. Ботанический состав и радиоуглеродные датировки торфяных залежей ГМК / Fig. 1. Botanical composition and age dating of peat cores at ridge-hollow complex (RHC):

1 – *Sphagnum* sp.; 2 – *Sphagnum fuscum*; 3 – *S. angustifolium*; 4 – *S. magellanicum*; 5 – *S. papillosum*; 6 – *S. balticum*; 7 – *S. majus*; 8 – *S. jensenii*; 9 – *Scheuchzeria palustris*; 10 – *Carex limosa*; 11 – *C. rostrata*; 12 – *C. lasiocarpa*; 13 – *Menyanthes trifoliata*; 14 – *Equisetum*; 15 – *Eriophorum vaginatum*; 16 – кустарнички (dwarf shrubs); 17 – древесина (wood); 18 – *Pinus sylvestris*; 19 – *Betula*; 20 – неопределенные травы (indeterminate herbs)

*Краткое описание стратиграфии торфяных залежей ГМК.* Мощность торфяной залежи на мочажине в месте бурения составляет 290 см. Торфяные отложения подстилаются минеральной почвой. Ботанический состав и радиоуглеродные датировки свидетельствуют о том, что заболачивание на данном участке началось 5 400 кал. л.н. в понижении дна на месте сосняка разнотравно-осоково-хвощового. Стадия развития (290–210 см), согласно полученным датировкам, охватывает весь SB период, в течение которого сформировался низинный торф двух видов – хвощовый и осоковый. Остальная часть торфяной залежи (210–0 см) сформирована в SA период. Согласно стратиграфии торфяной залежи на болоте господствовали группировки то-

пяной растительности олиготрофного типа, которая на данном временном отрезке претерпела шесть серий смен.

Мощность торфяной залежи на гряде составляет 230 см; начало болотообразовательного процесса соответствует SA периоду (рис. 1) и датируется возрастом 2600 кал. л.н. В это время в понижении рельефа торфяная залежь на мочажине находилась на мезотрофном этапе развития, когда уже было сформировано 80 см торфа. Заболачивание началось на месте березово-соснового разнотравного фитоценоза. В формировании торфяной залежи на гряде выделено два этапа: первый соответствует времени 2 600–2 200 кал. л.н. и отличается интенсивным торфонакоплением. За достаточно короткий период была сформирована почти метровая толща торфа (230–140 см), болотная (в основном евтрофная) растительность прошла шесть серий смен. Во время второго этапа, наиболее продолжительного (2 200 кал. л.н. по н. в.), выявлено три серии смен олиготрофной растительности. В настоящее время верховой ГМК представлен сосново-кустарничково-сфагновыми растительными сообществами на грядах и травяно-сфагновыми – на мочажинах.

Скорость торфонакопления, рассчитанная на основании имеющихся дат, в разные периоды существенно изменялась. На рис. 2 показана зависимость прироста торфа от возраста торфяных залежей, которая в обоих случаях описывает полиномиальный тренд. Средняя скорость накопления торфа в торфяных залежах мочажины и гряды составила  $1,14 \pm 0,65$  и  $1,72 \pm 0,73$  мм/год соответственно. В SB период мощность торфяной залежи на мочажине увеличивалась с относительной скоростью  $0,68 \pm 0,48$  мм/год; минимальная скорость в первой половине SB составила 0,12 мм/год, а во второй – резко возросла до 1,1 мм/год. В SA период средняя скорость торфонакопления на мочажине составила  $1,29 \pm 0,61$  мм/год, при этом более низкая скорость торфонакопления отмечается в начале SA периода, потом постепенно возрастает и на современном этапе составляет 2,0 мм/год. Обратная картина динамики торфонакопления – в торфяной залежи на гряде. Для нее, напротив, высокая скорость (2,42 мм/год) характерна на начальном этапе формирования, который приходится на первую половину SA. Примерно к 1 500 кал. л.н. она снизилась до 0,19 мм/год, в то время как на мочажине, напротив, начала возрастать. Примерно 250 кал. л.н. скорость торфонакопления на мочажине и гряде приблизительно сравнялась – 2,0 и 1,67 мм/год соответственно.

Таким образом, скорость торфонакопления в торфяных залежах ГМК в одни и те же временные интервалы была различной. Такой характер развития может свидетельствовать и об эндогенном развитии, и о влиянии экзогенных факторов [10].

Отбор образцов торфа на болоте произведен ручным геологическим буром ТБГ–1 послыно, с интервалом 10 см, в сентябре 2013 г. Применение комплекса методов позволило изучить гидротермические условия формирования торфяных залежей ГМК.

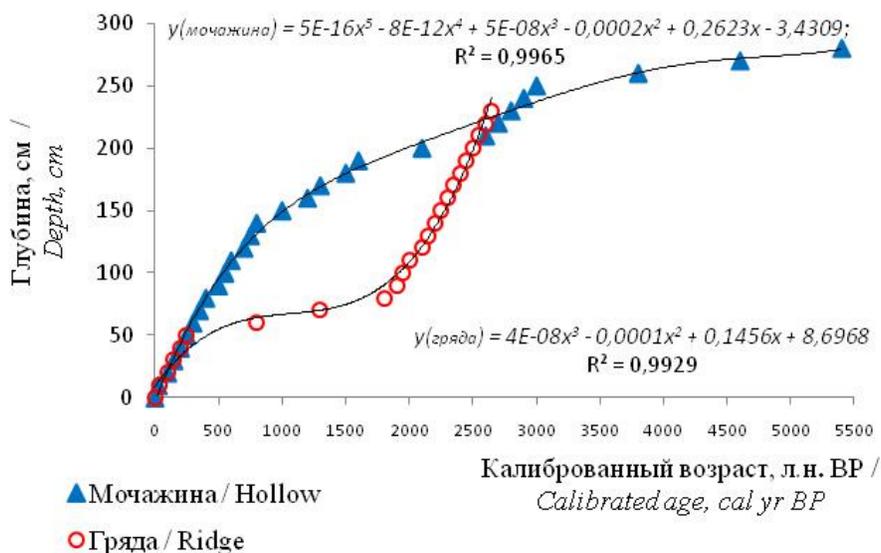


Рис. 2. Динамика торфонакопления в торфяных залежах ГМК /  
 Fig. 2. Dynamics of peat accumulation rate in the peat cores at RHC

Отобранные образцы торфа подверглись ряду анализов. Количественная оценка гидрологического режима ГМК произведена на основе расчета индекса влажности ( $I_w$ ) [13]. Локальная динамика увлажнения торфяных залежей ГМК оценивалась по степени гумификации торфов ( $I_h$ ) [14] с использованием спектрофотометра UV-1601 (PC) Shimadzu (пр-во Япония; длина волны 540 нм). Расчет уровня болотных вод (УБВ) произведен на основе экологических оптимумов видов раковинных амёб по отношению к УБВ, полученных для района исследования [15], при помощи переходной функции [16] (программное приложение PAST 1.87). Подготовка проб к анализу сообществ раковинных амёб проведена по стандартной методике [17] (шаг 10, размер 5 см).

Для индикации палеоэкологических условий был использован комплекс диагностических признаков гуминовых кислот (ГК). Извлекали ГК 0,1 н раствором NaOH без нагревания, осаждали из экстракта 10%-ным раствором HCl, отмывали водой до нейтральной реакции и высушивали при комнатной температуре. Регистрацию электронных спектров поглощения 0,001%-ных водных растворов ГК проводили на УФ-спектрофотометре UVIKON 943 (Kontron Instruments, Италия) в диапазоне длин волн 190–700 нм в кварцевой кювете толщиной 1 см при значениях pH = 7,1–7,2. Из полученных спектров определяли показатели оптической плотности при 465 ( $E_{465}$ ) и 665 нм ( $E_{665}$ ) и вычисляли коэффициент экстинкции  $E_4/E_6$ . Отношения  $C_{\text{аиf}}/C_{\text{ар}}$  рассчитывали по результатам ИК-спектроскопии. Регистрацию ИК-спектров ГК проводили на ИК-Фурье-спектрометре Nicolet 5700 (Thermo Electron corp., США);

анализ образцов проводили по методу прессования с КВг в отношении 1:100 соответственно в интервале значений частоты от 500 до 4000 см<sup>-1</sup>. Отношения Н/С и N/C определяли с использованием данных о содержании водорода, углерода и азота в молекулах ГК, полученных с помощью элементного анализатора Vario El Cube (Elementar, Германия).

Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены в программе SigmaStat 3.1, кроме того, графики были построены в программах PeatGraph, MS Excel для Windows XP.

Результаты анализа индикаторов гидротермических условий (индекс влажности, УБВ, индекс гумификации, а также свойства и структурные особенности ГК: коэффициент экстинкции, отношения  $C_{\text{алиф}}/C_{\text{ар}}$ , Н/С, N/C) представлены на графиках в виде вертикальных кривых, иллюстрирующих изменения их значений во времени.

### Результаты исследования и обсуждение

Водный палеорежим торфяной залежи на мочажине характеризуется частыми сменами увлажнения (рис. 3). Выделяют несколько периодов сильной обводненности. Первый соответствует началу SB периода (5 400–3 700 кал. л.н.) и характеризуется довольно постоянными условиями водного режима:  $I_w$  изменяется от 6,5 до 6,8, УБВ колеблется от –13,9 до –23,6 см. Второй период обводненности совпадает с переходом торфяной залежи на мезотрофный тип питания и соответствует началу SA периода (2 600–2 100 кал. л.н.):  $I_w$  – 6,7, УБВ от –16 до –20 см. Третий интервал соответствует второй половине SA (750–600 кал. л.н.), характеризуется максимальной увлажненностью за всю историю формирования торфяной залежи:  $I_w$  8,8–8,9, УБВ варьирует от –7 до –9 см. Максимально дренированные условия ( $I_w$  – от 4,2 до 4,4, УБВ – от –25 до –30 см) отмечаются в периоды 3 800–2 700 кал. л.н. и 2 500 и 1 500 кал. л.н. соответственно. Таким образом, вторая половина SB была значительно суше по сравнению с SA.

Следует отметить, что, несмотря на вариации режима увлажнения торфяной залежи в SB периоде, процесс гумификации торфов был довольно постоянным ( $I_h$  изменяется от 0,72 до 1,1), с некоторым усилением во второй половине SB (0,86–1,1). В SA период, в отличие от периода SB, наиболее ярко выражены колебания  $I_h$ . Величина гумификации достигла наивысших значений в периоды 2 500, 1 500, 900 кал. л.н., что отражает ксероморфные условия [18]. В интервалы 2 300–1 600 и 800–600 кал. л.н., значения индекса  $I_h$  были низкими, что указывает на повышение уровня обводненности на болоте [18].

Водный палеорежим торфяной залежи на гряде характеризуется наибольшей амплитудой варьирования гидрологических параметров в первой половине SA (2 500–1 800 кал. л.н.) (рис. 3). Внутри этого интервала выделяют два периода: максимальное увлажнение, соответствующее возрасту

2 300 кал. л.н. ( $I_w = 7,6-8,1$ , УБВ от  $-7$  до  $-9$  см), за которым последовало резкое осушение ( $I_w = 2,4$ , УБВ  $-27$  см,  $I_h = 0,74$ ), датированное возрастом 2 200 кал. л.н. Вторая половина SA периода на гряде характеризуется более низким варьированием значений палеогидрологических параметров, которые свидетельствуют о менее влажных условиях:  $I_w$  от 2,8 до 4,0, УБВ от  $-21$  до  $-23$  см. Высокая интенсивность степени гумификации торфов характерна только на начальной стадии формирования гряды, в период переменного режима увлажнения, после чего гумификация стабилизировалась на более низком уровне.

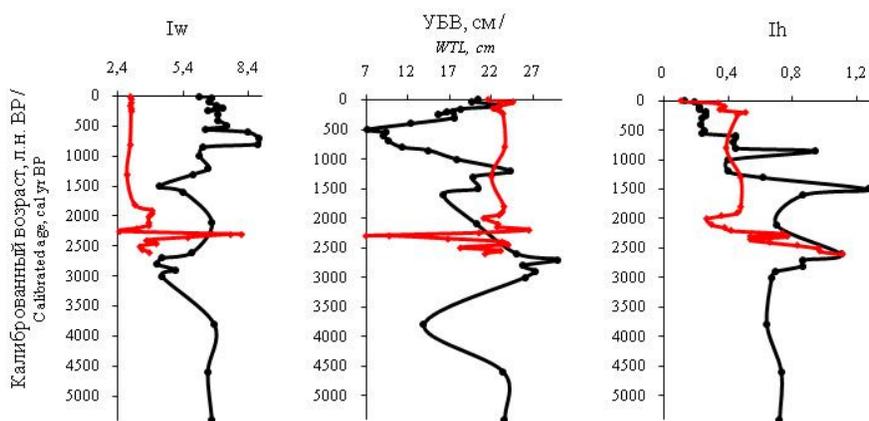


Рис. 3. Динамика значений показателей водного палеорежима торфяных залежей ГМК (черная линия – мочажина, красная линия – гряда) /

Fig. 3. Change of palaeohydrological data in the peat cores at RHC (black line - at hollow, red line - at ridge). WTL - water table level

Корреляционный анализ по двум торфяным залежам не выявил значимых связей между изменениями гидрологических показателей в течение всего периода их совместного развития (2 600 лет) ( $r = -0,05$  при  $p < 0,05$  для параметра  $I_w$ ;  $r = -0,49$  при  $p < 0,05$  для параметра УБВ;  $r = -0,13$  при  $p > 0,05$  для параметра  $I_h$ ). Таким образом, можно констатировать, что водный палеорежим торфяных залежей был в большей степени асинхронным; амплитуда изменений гидрологических параметров в торфяной залежи на мочажине выше, чем на гряде. Асинхронность отклика и разная степень его выраженности на гряде и мочажине обусловлена, по нашему мнению, их разной чувствительностью к изменениям внешних условий. Мочажина более чувствительна, поскольку в разные периоды формирования, по-видимому, испытывала влияние гряды за счет сброса избыточной влаги последней. К тому же болотные растения, слагающие торф, на мочажине развивались в более экстремальных условиях по обводненности и потому оказались более чувствительными к изменениям водного режима по сравнению с растениями на гряде.

В процессе изучения структурных особенностей гуминовых кислот (ГК) можно получить информацию относительно особенностей палеоклимата. Индикаторная значимость ГК различных природных объектов в целях палеореконструкций описана в литературе и уже не вызывает сомнений. Известно, что некоторые свойства и структурные особенности ГК, специфичные по отношению к природной среде, такие, например, как элементный состав, доля углерода в алифатических и ароматических структурах, оптические свойства и др., сохраняются во времени [19–21]. Это положение хорошо иллюстрируется материалами обобщения литературных данных о составе и структурных особенностях гуминовых кислот почв [19–25]. Исследования показали перспективность такого подхода для палеореконструкций по торфяным архивам [26–31].

Одним из признаков ГК, специфичных по отношению к климату и природной обстановке в целом, адекватно отражающих состояние природной среды в период формирования, является оптическая плотность ГК, измеренная при разных длинах волн (коэффициент экстинкции ( $E_4/E_6$ ) [25]. Коэффициент экстинкции часто используется для описания степени конденсации ароматических структур: низкое отношение коэффициента отражает более высокую степень конденсированности ароматических фрагментов и степень их сформированности, в то время как высокое отношение коэффициента означает наличие большего количества алифатических структур в молекуле ГК и низкую величину конденсированности ароматического ядра [32]. В сухих и теплых условиях образуются ГК, имеющие хорошо сформированную ароматическую часть, составляющую большую долю макромолекул, и небольшую алифатическую часть. В холодных и влажных условиях формируются ГК с большей долей периферической части, что отражается на изменении абсолютных величин коэффициентов, характеризующих оптические свойства этого компонента почв [33].

В обеих торфяных залежах отмечают три области увеличения коэффициента экстинкции, которые по времени совпадают и соответствуют интервалам 2 500–1 700, 800–600 и 200 кал. л. н., что указывает на уменьшение степени конденсированности ароматических структур в молекулах ГК торфов, сформированных в эти временные интервалы (рис. 4).

Данные ИК-спектроскопии свидетельствуют об увеличении алифатических фрагментов в структуре ГК торфов, сформированных в эти периоды, что видно из отношения оптических плотностей полос поглощения  $A_{2925}/A_{1640}$ , характеризующего валентные колебания алифатического ( $C_{alif}$ ) и ароматического углерода ( $C_{ar}$ ) соответственно в молекуле ГК (рис. 4). Таким образом, можно предположить, что в это время торфяная залежь формировалась в более суровых климатических условиях. Уменьшение значений коэффициента экстинкции, свидетельствующее об увеличении конденсированности молекул, выявлено в ГК торфов, соответствующих возрасту 1 700–1 000 кал. л.н. (рис. 4). Согласно данным ИК спектроскопии в молекулах

ГК торфов данного временного отрезка увеличивается доля ароматических структур, о чем свидетельствует уменьшение значения отношения  $C_{\text{alif}}/C_{\text{ar}}$ . Структурные особенности ГК свидетельствуют о том, что процесс аккумуляции торфов происходил в более теплых условиях по сравнению с предыдущими. В SB период (5 400–2 600 кал. л.н.) значения коэффициента экстинкции сильных изменений не претерпевают, однако отмечается некоторое увеличение отношения  $C_{\text{alif}}/C_{\text{ar}}$  3 800 кал. л.н.

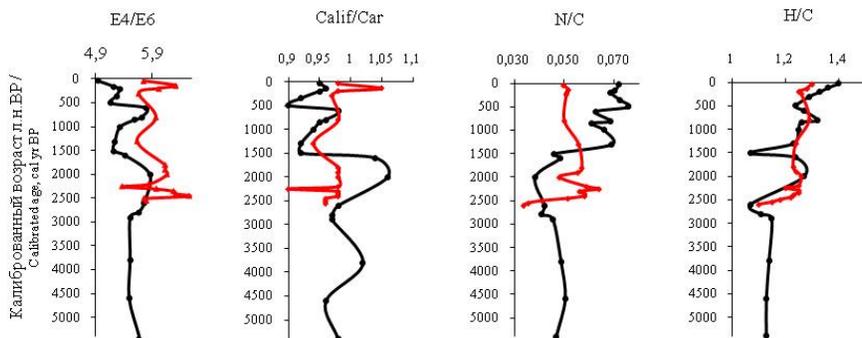


Рис. 4. Изменения коэффициента экстинкции ( $E_4/E_6$ ), величин отношения  $C_{\text{alif}}/C_{\text{ar}}$ ,  $H/C$  и  $N/C$  в гуминовых кислотах торфяных залежей ГМК (черная линия – мочажина, красная линия – гряда) /

Fig. 4. Changes of  $E_4/E_6$ ,  $C_{\text{alif}}/C_{\text{ar}}$ ,  $H/C$  and  $N/C$  ratios in humic acids of the peat cores (black line - at hollow, red line - at ridge)

Индекс  $H/C$ , используемый в целях диагностики и палеореконструкции природной среды, является климатогенно обусловленным и сохраняет свои параметры во времени [19, 20, 34], его зависимость от степени ароматичности ядра ГК была показана в [29, 32, 34]. Согласно полученным данным по элементному составу ГК колебания индекса  $H/C$  находятся в узких пределах: от 1,1 до 1,4 – на мочажине и от 1,1 и 1,3 – на гряде. В обеих торфяных залежах изменение значений  $H/C$  во времени практически синхронно с ходом кривой  $C_{\text{alif}}/C_{\text{ar}}$  (см. рис. 4), что вполне закономерно и согласуется с литературными данными [29, 30].

Индекс  $N/C$  отражает условия гумификации торфов [30], а также свидетельствует об изменении условий обводненности. В работе [27] показана зависимость изменения индекса  $N/C$  от положения уровня болотных вод в торфяных залежах. При повышении уровня болотных вод значение индекса увеличивается и наоборот: низким значениям УБВ соответствуют низкие значения индекса. Сопоставление индекса  $N/C$  с данными по реконструированным УБВ торфяных залежей показало, что наибольший отклик данный индикатор получил в торфяной залежи на мочажине, меньше сила корреляционной связи в торфяной залежи на гряде. Уравнения регрессии, отражающие связь с параметрами, имеют следующий вид:

$$[N/C]_{\text{мочажина}} = 0,0831 - (0,00138 \text{ УБВ}); r = 0,621, p < 0,001;$$

$$[N/C]_{\text{гряды}} = 0,0581 - (0,000332 \text{ УБВ}); r = 0,21, p < 0,001.$$

Сравнивая результаты идентичных параметров, характеризующих палеоэкологические условия по двум торфяным залежам на ГМК, можно отметить, что наиболее синхронно изменяется коэффициент экстинкции ( $r = 0,56, p < 0,05$ ), менее синхронно – значения индексов  $C_{\text{alif}}/C_{\text{ar}}$  ( $r = 0,26, p < 0,05$ ) и  $N/C$  ( $r = 0,26, p < 0,05$ ) и совсем не синхронно –  $N/C$  ( $r = -0,13, p < 0,05$ ). В основном несинхронность значений проявляется в интервале 2 600–2 200 кал. л.н., в период активного роста торфяной залежи на гряде, хотя и в этот период можно отметить общий направленный тренд изменений параметров. Очевидно, что несинхронное изменение индекса  $N/C$  обусловлено его зависимостью от параметров гидрологического режима, значения которых в торфяных залежах в одни временные интервалы часто имеют противоположные тенденции.

Таким образом, полученные сведения об изменении структурных особенностей и свойств ГК (коэффициент экстинкции, отношение  $C_{\text{alif}}/C_{\text{ar}}$ , величины индексов  $N/C$  и  $N/C$ ) в совокупности с палеогидрологическими параметрами ( $I_w, I_h, \text{УБВ}$ ) позволили нам судить о локальной динамике условий, в которых шло формирование торфяных залежей ГМК.

По нашим данным, теплые и влажные условия соответствуют датировкам 2 600–2 500 л.н., которые сменились на холодные и влажные 2 400–1 800 кал. л.н., с максимально холодными условиями, приходящимися на период 2 000 кал. л.н. Согласно [5] примерно в это же время отмечается похолодание, соответствующее периоду 2 300–2 000 л.н., во время которого произошло резкое усиление процессов олиготрофизации болот. Согласно полученным нами данным, в период с 2 000 до 1 000 кал. л.н. динамика кривых на графиках свидетельствует об изменении условий в сторону потепления с постепенным снижением влажности на мочажине. Примерно в это же время отмечается потепление [6], которое пришлось на период 2015±40–1760±40 л.н. Наиболее ксероморфные условия соответствуют периоду 900 и 1500 кал. л.н., более ярко они проявились на мочажине. Данные палеоэкологических реконструкций на Обь-Васюганском водоразделе [7] свидетельствуют, что в период с 1435±35 по 1280±30 л.н. было значительное потепление. Период 700–600 кал. л.н. отмечен похолоданием с максимально обводненными условиями на мочажине; на гряде в это время было значительно суше. Данный этап может быть отражением похолодания, известного в литературе под названием «Малая ледниковая эпоха» [5].

Таким образом, есть основания полагать, что проведенная реконструкция локальных условий палеосреды на основании рассматриваемых индикаторов вполне адекватно согласуется с уже известными палеоэкологическими реконструкциями на территории Западной Сибири.

## Заключение

Комплексные исследования и сравнительный анализ различных индикаторных признаков позволили реконструировать гидротермические условия, в которых протекал процесс торфонакопления залежей ГМК. Водный палеорежим на гряде и мочажине был в разные временные интервалы различным и имел асинхронный характер. Наиболее вероятно, он был в значительной степени обусловлен эндогенными факторами болотообразовательного процесса. При изучении структурных особенностей и свойств ГК выявлены различные по теплообеспеченности временные интервалы, которые в обеих торфяных залежах совпадают, что, вероятно, является отражением воздействия внешних факторов (влияние климата). Разная теплообеспеченность (смена климатической обстановки) в разные временные интервалы оказывает существенное влияние на структурные особенности ГК. Установлено, что в периоды, когда торфообразование шло по более «холодным» сценариям, процессы гумификации, формирование ароматических структур в молекулах ГК, степень их обуглероженности были выражены слабее. Напротив, в менее жестких климатических условиях процесс гумификации сопровождался образованием ГК, молекулы которых более обуглерожены и имеют ядро с явным преобладанием ароматических структур. Реконструированные характеристики условий среды, полученные с применением различных индикаторов, довольно хорошо согласуются между собой, подтверждая и дополняя результаты друг друга. Комплексный анализ исследованных торфяных залежей на ГМК показал их тесное взаимодействие в течение истории формирования, а реконструированные условия вполне адекватно согласуются с результатами уже известных палеоэкологических реконструкций на территории Западной Сибири.

## Литература

1. *Aaby B.* Cyclic climatic variations in climate over the past 5500 years reflected in raised bogs // *Nature*. 1976. № 63. P. 281–284.
2. *Хотинский Н. А.* Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 197 с.
3. *Бляхарчук Т.А.* Торфяные отложения болот как летопись палеогеографической информации // *Материалы четвертой научной школы Болота и Биосфера*. 12–15 сентября 2005 г. Томск : Изд-во ЦНТИ, 2005. С. 133–136.
4. *Архинов С.А., Волкова В.С.* Глобальная история. Ландшафты и климаты плейстоцена и голоцена Западной Сибири // *Тр. ОИГГМ СО РАН*. Новосибирск, 1994. Вып. 823. 106 с.
5. *Волкова В.С., Бахарева В.А., Левина Т.П.* Растительность и климат голоцена Западной Сибири // *Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена*. М. : Наука, 1989. С. 90–95.
6. *Глебов Ф.З., Карпенко Л.В.* Динамика болотной и суходольной растительности и климата междуречья Оби и Васюгана в голоцене // *Лесоведение*. 1999. № 5. С. 35–40.
7. *Глебов Ф.З., Карпенко Л.В., Климанов В.А., Миндеева Т.Н.* Палеоэкологический анализ торфяного разреза «Назино» (среднетаежная подзона Западной Сибири) // *Сибирский экологический журнал*. 2001. № 6. С. 683–688.

8. Ниценко А.А. О происхождении грядово-мочажинного рельефа на болотах // Вестник Ленинградского университета. Сер. Биология. 1964. № 21. Вып. 4. С. 75–87.
9. Бахнов В.К. Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса. Новосибирск : Наука, 1986. 193 с.
10. Васильев С.В. Лесные и болотные ландшафты Западной Сибири. Томск : Изд-во НТЛ, 2007. 276 с.
11. Прейс Ю.И., Карпенко Л.В. Особенности стратиграфии, динамики и генезиса олиготрофного грядово-мочажинного комплекса в междуречье Оби и Васюгана (среднетаежная подзона Западной Сибири) // Известия Томского политехнического университета. 2005. Т. 308. № 1. С. 48–53.
12. Веретенникова Е.Э., Курьина И.В. Эволюция грядово-мочажинного комплекса южнотаежной подзоны Западной Сибири // География и природные ресурсы. 2014. № 2. С. 91–99.
13. Елина Г.А., Юрковская Т.К. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. 1992. Т. 77, № 7. С. 120–124.
14. Chambers F.M., Blackford D.W., Yu Z. Methods for determining peat humification and for quantifying peat bulk density, organic matter and carbon content for palaeostudies of climate and peatland carbon dynamics // Mires and Peat. 2011. Vol. 7 (2010/11). P. 1–10.
15. Курьина И.В. Экология раковинных амёб олиготрофных болот южной тайги Западной Сибири как индикаторов водного режима // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 368–375.
16. ter Braak C. J. F., van Dam H. Inferring pH from diatoms: a comparison of old and new calibration methods // Hydrobiologia. 1989. 178. P. 209–223.
17. Рахлеева А.А., Корганова Г.А. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 12. С. 1427–1436.
18. Payne R.J., Blackford J.J. Peat humification and Climate change: a multy-site comparison from mires in south-east Alaska // Mires and peat. 2008. Vol. 3. P. 1–11.
19. Дергачева М.И. Гумусовые вещества как источник информации о природной среде формирования // Известия аграрной науки. 2011. Т. 9, № 2. С. 57–61.
20. Дергачева М.И., Некрасова О.А., Оконешиникова М.В., Васильева Д.И., Гаврилов Д.А., Очур К.О., Ондар Е.Э. Соотношение элементов в гуминовых кислотах как источник информации о природной среде формирования почв // Сибирский экологический журнал. 2012. № 5. С. 667–676.
21. Дергачева М.И., Рябова Н.Н. Коррелятивные связи состава гумуса и климатических показателей в условиях горных территорий юга Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2005. № 15. С. 68–71.
22. Дергачева М.И., Очур К.О. Реконструкция изменений природной среды в течение голоцена педогумусовым методом на территории Центрально-Тувинской котловины // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 1 (17). С. 5–17.
23. Фоминых Л.А., Золотарева Б.Н., Пинский Д.Л. Сравнительный анализ палеопочв в древних ландшафтах севера России // Криосфера Земли. 2010. Т. XIV, № 2. С. 56–68.
24. Ковалева Н.О. Почвы как индикатор изменений климата последних 30 тысяч лет в горных регионах Средней Азии // Доклады по экологическому почвоведению. 2006. Т. 2, № 2. С. 1–20.
25. Chen Y., Senesi N., Schnitzer M. Information provided on humic substances by E4/E6 ratios // Soil Science Society American Journal. 1977. № 41. P. 352–358.
26. Ларин С.И., Ларина Н.С., Меркушина Г.А., Рябогина Н.Е. Реконструкция палеоклиматических условий на юге Западной Сибири в голоцене (по данным геохимического и палинологического изучения торфяников) // Материалы Третьей всероссийской науч-

- ной конференции (с международным участием) «Динамика современных экосистем в голоцене» 12–15 марта 2013 г. Казань, Республика Татарстан, Россия. С. 228–231.
27. *Ortiz J.E., Torres T., Delgado A., Julia R., Lucini M., Llamas F.J., Reyes E., Soler V., Valle M.* The palaeoenvironmental and palaeohydrological evolution of Padul Peat Bog (Granada, Spain) over one million years, from elemental, isotopic and molecular organic geochemical proxies // *Organic Geochemistry*. 2004. № 35. P. 1243–1260.
  28. *Zaccone C., Miano T.M., Shotyk W.* Qualitative comparison between raw peat and related humic acids in an ombrotrophic bog profile // *Organic Geochemistry*. 2007. № 38. P. 151–160.
  29. *Zaccone C., Sanei H., Outridge P.M., Miano T.M.* Studying the humification degree and evolution of peat down a Holocene bog profile (Inuvik, NW Canada): a petrological and chemical perspective // *Organic Geochemistry*. 2011. № 42. P. 399–408.
  30. *Borgmark A.* Holocene climate variability and periodicities in South-Central Sweden, as interpreted from peat humification analysis // *Holocene*. 2005. № 3. Vol. 15. P. 387–395.
  31. *Anderson H., Hepburn A.* Variation of humic substances within peat profile // *Peat and Water* / С.Н. Fichsman ed. N.Y. : Academic press, 1986. P. 177–194.
  32. *Milori D.M., Neto L.M., Bayer C., Mielniczuk J., Bagnato V.S.* Humification degree of soil humic acids determined by fluorescence spectroscopy // *Soil Science*. 2002. № 11. P. 739–749.
  33. *Мартынова Н.А.* Химия почв: органическое вещество почв. Иркутск : Изд-во ИГУ, 2011. 257 с.
  34. *Calderoni G., Shnitzer M.* Effect of age on the chemical structure of paleosol humic acids and fulvic acids // *Geochemica and Cosmochemica Acta*. 1984. Vol. 48. P. 2045–2051.

Поступила в редакцию 23.04.2014 г.;  
принята 25.06. 2014 г.

#### Авторский коллектив:

**Веретенникова Елена Эдуардовна** – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории физики климатических систем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: [lana2701@yandex.ru](mailto:lana2701@yandex.ru)

**Курьина Ирина Владимировна** – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: [klimirin@sibmail.com](mailto:klimirin@sibmail.com)

**Ильина Анна Александровна** – инженер лаборатории физико-химических методов исследования Института химии нефти СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: [ilanna@yandex.ru](mailto:ilanna@yandex.ru)

**Савельев Вадим Владимирович** – канд. хим. наук, н.с. лаборатории углеводородов и высокомолекулярных соединений Института химии нефти СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: [sav\\_vad@sibmail.com](mailto:sav_vad@sibmail.com)

\*Elena E. Veretennikova<sup>1</sup>, Irina V. Kurina<sup>1</sup>, Anna A. Il'ina<sup>2</sup>, Vadim V. Savel'ev<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological System, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation.*

\*E-mail: [lena2701@yandex.ru](mailto:lena2701@yandex.ru)

<sup>2</sup>*Institute of Petroleum Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation*

### **Palaeoenvironmental reconstruction of a Holocene peat bog ridge-hollow complex in the south of West Siberia**

The purpose of our study was a palaeoenvironmental reconstruction of the bog peat cores from ridge-hollow complex based on biomarkers proxy (testate amoebae, plant remains) and geochemical data of humic acids properties. The ridge-hollow complex is located in the northeastern spurs of the Vasyugan mire (56°58'N 82°36'E) in the southern taiga zone of West Siberia. One of the cores was formed at the hollow (Hollow core) and the second - at the ridge (Ridge core); the peat accumulation is stated ~5400 and 2600 cal yr BP at Hollow core and at Ridge core, respectively. Peat samples from both cores of RHC were collected on the 12<sup>th</sup> September 2012 using a Russian peat corer, underneath with 10 cm intervals.

The results of biomarkers proxy (index humification, index wetness, testate amoebae analysis) allowed us to reconstruct and give estimations of palaeohydrological conditions of peat cores. The palaeoenvironmental studies used multiproxy analysis including peat humification data, wetness index, testate amoebae analysis, elemental (atomic ratios H/C, N/C) and spectral characterization (UV-Vis, IR) of peat humic acids. Each of the cores displays rather different palaeohydrological conditions along the profiles and, thus, records varied responses to local environmental changes. In fact, these data indicate the presence of 3 distinct wet shifts at the Hollow core: at 5400-3700, 2600-2100 and 750-600 cal yr BP; and dry episodes are revealed at 2500, 1500 and 900 cal yr BP. For Ridge core, palaeohydrological terms have a high variability in the first part of the Subatlantic (2600-1800 cal yr BP); in the second part – conditions are not so wet.

The results of geochemical data (elemental and spectral characterization of peat humic acids) show that humic acids characteristics revealed the one-way trend in the terms (E4/E6, Calif/Car, H/C) reflecting synchronic changes of warm and wet conditions in peat cores. Climate changes have a significant effect on the characteristics of humic acids. During periods with colder conditions (2500-1800, 800-600 and 200 cal yr BP), humification processes and formation of aromatic molecules were less pronounced compared to warmer conditions corresponding to 1700-1000 cal yr BP. The multiproxy studies of peat cores from ridge-hollow complex showed their close interaction during their joint formation and the palaeoenvironmental records are in a good agreement with the already known results in palaeoecological reconstructions in West Siberia.

*The article contains 4 figures, 34 ref.*

**Key words:** ridge-hollow complex; peat deposits; testate amoebae; humification; humic acids.

### References

1. Aaby B. Cyclic climatic variations in climate over the past 5500 years reflected in raised bogs. *Nature*. 1976;63:281-284. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/263281a0>
2. Khotinskiy NA. Golotsen Severnoy Evrazii [The holocene of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka Publishing House; 1977. 197 p. In Russian
3. Blyakharchuk TA. Torfyanye otlozheniya bolot kak letopis' paleogeograficheskoy informat-sii [Peat bogs sediments as a record of paleogeographic information]. *Bolota i Biosfera. Materialy chetvertoy nauchnoy shkoly. 12-15 sentyabrya 2005* [Mires and Biosphere. Proceedings of the Fourth Research School. 12-15 September 2005]. Tomsk: TsNTI Publishers; 2005. p. 133-136. In Russian
4. Arkhipov SA, Volkova VS. Global'naya istoriya. Landshafty i klimaty pleystotsena i golotsena Zapadnoy Sibiri [Global history. Landscapes and climates of the Pleistocene and Holocene in Western Siberia]. *Tr. OIGGM SO RAN – Proceedings UIGGM SB RAS*. Novosibirsk: NITs OIGGM SO RAN Izdatelstvo; 1994. Vol. 823. 106 p. In Russian
5. Volkova VS, Bakhareva VA, Levina TP. Rastitel'nost' i klimat golotsena Zapadnoy Sibiri [Holocene vegetation and climate of Western Siberia]. *Paleoklimaty pozdnelednikov'ya i golotsena* [In: *Paleoclimates of Late Glacial and Holocene*]. Moscow: Nauka Publishing House; 1989. p. 90-95. In Russian
6. Glebov FZ, Karpenko LV. Dinamika bolotnoy i sukhodol'noy rastitel'nosti i klimata mezhdurech'ya Obi i Vasyugana v golotsene [Dynamics of mire and upland vegetation and climate in the interfluvium of the Ob and the Vasyugan rivers during the Holocene]. *Lesovedenie*. 1999;5:35-40. In Russian
7. Glebov FZ, Karpenko LV, Klimanov VA, Mindeeva TN. Paleoekologicheskiy analiz torfyano-gozhogo razreza "Nazino" (srednetaezhnaya podzona Zapadnoy Sibiri) [Paleoecological analysis of the peat core "Nazino" (middle taiga subzone of West Siberia)]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2001;6:683-688. In Russian
8. Nitsenko AA. O proiskhozhdenii gryadovo-mochazhinnogo rel'efa na bolotakh [On the origin of the ridge-hollow relief in swamps]. *Vestnik Leningradskogo universiteta. Ser. Biologiya*. 1964;21(4):75-87. In Russian
9. Bakhnov VK. Biogeokhimicheskie aspekty bolotoobrazovatel'nogo protsessa [Biogeochemical aspects of mire formation process]. Novosibirsk: Nauka Siberian branch Publishing House; 1986. 193 p. In Russian
10. Vasil'ev SV. Lesnye i bolotnye landshafty Zapadnoy Sibiri [Forests and Wetlands of West Siberia]. Tomsk: NTL Publishing House; 2007. 276 p. In Russian
11. Preys YuI, Karpenko LV. Osobennosti stratigrafii, dinamiki i genezisa oligotrofnogo gryadovo-mochazhinnogo kompleksa v mezhdurech'e Obi i Vasyugana (srednetaezhnaya podzona Zapadnoy Sibiri) [Features of stratigraphy, dynamics and genesis of the oligotrophic ridge-hollow complex in the interfluvium of the Ob and the Vasyugan rivers (middle taiga subzone of Western Siberia)]. *Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta*. 2005;308(1):48-53. In Russian
12. Veretennikova EE, Kurina IV. Evolyutsiya gryadovo-mochazhinnogo kompleksa yuzhnotaezhnoy podzony Zapadnoy Sibiri [Evolution of the ridge-hollow complex in the southern taiga subzone of West Siberia]. *Geografiya i prirodnye resursy*. 2014;2:91-99. In Russian
13. Elina GA, Yurkovskaya TK. Metody opredeleniya paleogidrologicheskogo rezhima kak osnova ob'ektivizatsii prichin suksessiy rastitel'nosti bolot [Methods for determining palaeohydrological regime as the basis for objectivization of the causes of mire vegetation successions]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1992;77(7):120-124. In Russian
14. Chambers FM, Blackford DW, Yu Z. Methods for determining peat humification and for quantifying peat bulk density, organic matter and carbon content for palaeostudies of climate and peatland carbon dynamics. *Mires and Peat*. 2011;7:1-10.

15. Kurina IV. Ecology of testate amoebae as hydrological regime indicators in oligotrophic peatlands in the southern taiga of Western Siberia. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V.G. Belinskogo*. 2011;25:368-375. In Russian
16. ter Braak CJF, van Dam H. Inferring pH from diatoms: a comparison of old and new calibration methods. *Hydrobiologia*. 1989;178:209-223. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00006028>
17. Rakhleeva AA, Korganova GA. To the estimation of shell amoeba (Rhizopoda, Testacea) population and species diversity in taiga. *Zoologicheskii zhurnal*. 2005;84(12):1427-1436. In Russian
18. Payne RJ, Blackford JJ. Peat humification and Climate change: a multi-site comparison from mires in south-east Alaska. *Mires and peat*. 2008;3:1-11.
19. Dergacheva MI. Humic substance as a carrier of information about the environment of its formation. *Izvestiya agrarnoy nauki – Annals of Agrarian Science*. 2011;9(2):57-61. In Russian
20. Dergacheva MI, Gavrilov DA, Ochur KO, Nekrasova OA, Okoneshnikova MV, Vasil'eva DI, Ondar EE. Ratio of elements in humic acids as a source of information about soil formation environment. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5:497-504.
21. Dergacheva MI, Ryabova NN. Korrelyativnye svyazi sostava gumusa i klimaticheskikh pokazateley v usloviyakh gornyykh territoriy yuga Sibiri [Correlation links of humus composition and climatic parameters in mountainous areas of southern Siberia]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2005;15:68-71. In Russian
22. Dergacheva MI, Ochur KO. Environment changes reconstruction by pedohumic method in the Central-Tuvan hollow during the Holocene period. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;1(17):5-17. In Russian, English Summary
23. Fominykh LA, Zolotareva BN, Pinsky DL. Comparative analysis of paleosols of Northern Russia]. *Kriosfera Zemli – Earth Cryosphere*. 2010;XIV(2):56-68. In Russian
24. Kovaleva NO. Pochvy kak indikator izmeneniy klimata poslednykh 30 tysyach let v gornyykh regionakh Sredney Azii [Soil as an indicator of climate change in the last 30,000 years in the mountainous regions of Central Asia]. *Doklady po ekologicheskomu pochvovedeniyu – Interactive Journal of Ecological Soil Science*. 2006;2(2):1-20. In Russian
25. Chen Y, Senesi N, Schnitzer M. Information provided on humic substances by E4/E6 ratios. *Soil Science Society American Journal*. 1977;41:352-358. doi: <http://dx.doi.org/10.2136/sssaj1977.03615995004100020037x>
26. Larin SI, Larina NS, Merkushina GA, Ryabogina NE. Rekonstruktsiya paleoklimaticheskikh usloviy na yuge Zapadnoy Sibiri v golotsene (po dannym geokhimicheskogo i palinologicheskogo izucheniya torfyanikov) [Reconstruction of paleoclimatic conditions in the south of West Siberia in the Holocene (based on data of geochemical and palynological studies of peatlands)]. *Dinamika sovremennykh ekosistem v golotsene. Materialy tret'ey vserossiyskoy nauchnoy konferentsii (s mezhdunarodnym uchastiem). 12-15 marta 2013 g.* [The dynamics of modern ecosystems in the Holocene. Proc. of the Third Russian Scientific Conference (with international participation). 12-15<sup>th</sup> of March 2013]. Kazan', Tatarstan, Russian Federation. p. 228-231. In Russian
27. Ortiz JE, Torres T, Delgado A, Julia R, Lucieni M, Llamas FJ, Reyes E, Soler V, Valle M. The palaeoenvironmental and palaeohydrological evolution of Padul Peat Bog (Granada, Spain) over one million years, from elemental, isotopic and molecular organic geochemical proxies. *Organic Geochemistry*. 2004;35:1243-1260. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.orggeochem.2004.05.013>
28. Zaccone C, Miano TM, Shotykh W. Qualitative comparison between raw peat and related humic acids in an ombrotrophic bog profile. *Organic Geochemistry*. 2007;38:151-160. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.orggeochem.2006.06.023>
29. Zaccone C, Sanei H, Outridge PM, Miano TM. Studying the humification degree and evolution of peat down a Holocene bog profile (Inuvik, NW Canada): a petrological and chemi-

- cal perspective. *Organic Geochemistry*. 2011;42:399-408. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.02.004>
30. Borgmark A. Holocene climate variability and periodicities in South-Central Sweden, as interpreted from peat humification analysis. *Holocene*. 2005;3(15):387-395. doi: <http://dx.doi.org/10.1191/0959683605hl816rp>
  31. Anderson H, Hepburn A. Variation of humic substances within peat profile. In: *Peat and Water*. Fichsman CH, editor. New York: Academic press; 1986. p. 177-194.
  32. Milori DM, Neto LM, Bayer C, Mielniczuk J, Bagnato VS. Humification degree of soil humic acids determined by fluorescence spectroscopy. *Soil Science*. 2002;11(177):739-749. doi: <http://dx.doi.org/10.1097/00010694-200211000-00004>
  33. Martynova NA. Khimiya pochv: organicheskoe veshchestvo pochv [Soil Chemistry: soil organic matter]. Irkutsk: Irkutsk State University Press; 2011. 257 p. In Russian
  34. Calderoni G, Shnitzer M. Effect of age on the chemical structure of paleosol humic acids and fulvic acids. *Geochemica and Cosmochemica Acta*. 1984;48:2045-2051. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90385-5](http://dx.doi.org/10.1016/0016-7037(84)90385-5)

Received 23 April 2014;

Accepted 25 June 2014

Veretennikova EE, Kurina IV, Il'ina AA., Savel'ev VV. Palaeoenvironmental reconstruction of a Holocene peat bog ridge-hollow complex in the south of West Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):6-22. In Russian, English summary.

УДК 631.41 : 631.81

**Г.А. Конарбаева, В.Н. Якименко**

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

## **Изменение содержания галогенов в системе почва – растение в условиях агроценозов**

*Проведенные исследования свидетельствуют о важной роли оптимизации минерального питания растений с целью получения высоких устойчивых урожаев. Регулярное длительное использование минеральных удобрений (NPK) оказывает влияние на содержание галогенов в системе почва – растение. Постоянное внесение суперфосфата привело к некоторому накоплению фтора в верхней части профиля почвы без повышения ПДК, а хлорида калия – к очень незначительному накоплению хлора, что обусловлено химическими свойствами этого аниона. Концентрация галогенов в ботве картофеля была выше, чем в клубнях. Это свидетельствует о том, что в зеленой массе растений галогены аккумулируются активней, чем в продуктивной части.*

**Ключевые слова:** агроценоз; почва; растения; галогены.

### **Введение**

Изучение действия минеральных удобрений на компоненты системы почва – растение в агроценозе представляет значительный интерес с позиций почвоведения, агрохимии и экологии. Мировой опыт земледелия показывает, что на долю удобрений приходится не менее трети прибавки урожаев сельскохозяйственных культур [1] и получение стабильно высоких урожаев без использования удобрений невозможно. Однако действие удобрений на почву и растения носит двойственный характер: на положительный эффект от внесения удобрений накладывается негатив из-за присутствия в них в виде примесей различных сопутствующих химических элементов, в том числе и галогенов. Галогены являются необходимыми элементами для нормальной жизнедеятельности человека, животных и большинства растений, но чрезмерное увеличение их концентраций в почвах и растениях может представлять экологическую опасность [2].

В ряде проведенных исследований было изучено накопление хлора и фтора в почвах и выращиваемых культурах в связи с использованием минеральных удобрений и мелиорантов [3–6]. При этом полученные результаты носят зачастую противоречивый характер, а установленные в одном регионе закономерности накопления и распределения галогенов в агроценозах не подтверждаются в другом. В этой связи выявление региональной специфики

влияния длительного применения минеральных удобрений на фонд галогенов в агроценозах имеет важное агрохимическое и экологическое значение.

Несмотря на актуальность подобных исследований для почвоведения, агрохимии и экологии, данная тематика в почвенно-климатических условиях Западной Сибири изучена недостаточно, что и обусловило необходимость проведения наших исследований, цель которых – изучить изменения содержания галогенов в системе почва – растение в условиях агроценоза при длительном применении минеральных удобрений.

### **Материалы и методики исследования**

Объектом исследования являлась система почва – растение действующего более четверти века многолетнего полевого опыта, расположенного в лесостепной зоне юга Западной Сибири. Опыт был заложен в 1988 г. на целинной серой лесной почве со следующими характеристиками (слой 0–20 см): содержание гумуса – 4,9%, физической глины – 30,8%, емкость катионного обмена – 21,1 мг-экв./100 г; валовое содержание азота – 0,22%, фосфора – 0,15 (подвижного – 18 мг/100 г), калия – 1,5% (обменного – 12 мг/100 г); почвообразующая порода – лессовидный карбонатный суглинок. Закладку и проведение опыта осуществляли по общепринятой методике [7]; повторность в опытах четырехкратная. Первые годы выращивали овощные культуры в севообороте [8], а с 2000 г. – картофель.

Схема опыта, ежегодные дозы минеральных удобрений под картофель и урожайность клубней за последние годы приведены в табл. 1. Удобрения в форме аммиачной селитры, двойного суперфосфата и хлористого калия вносили ежегодно весной перед посадкой клубней.

Осенью 2013 г. (в период уборки урожая) с рассматриваемых вариантов опыта почвенным буром были отобраны образцы почвы из различных слоев до глубины 1 м (0–20, 20–40, 40–60, 60–80 и 80–100 см); с соответствующих делянок также были отобраны образцы растительной продукции – клубни и ботва картофеля.

В почвенных образцах содержание подвижных (водорастворимых) форм галогенов определяли следующими методами: фтор – на потенциометре, хлор – по Мору, йод – кинетическим роданидно-нитритным методом [9]. В растительных образцах содержание галогенов определяли: фтор – спектрофотометрически с ализаринкомплексом после сухого озоления [10], хлор – по методу Фольгарда, йод – по [9].

Включение в исследование йодид-аниона обусловлено наличием общих черт в геохимии йода и легкорастворимого KCl. Аккумуляция подобных солей в почве часто приводит к накоплению и йода [11]. Неодинаковая способность органов культурных растений концентрировать химические элементы обусловила необходимость проведения раздельного анализа галогенов в клубнях и ботве картофеля.

### Результаты исследования и обсуждение

Полученные в опыте результаты (см. табл. 1) свидетельствуют о безальтернативности использования минеральных удобрений для обеспечения высокой продуктивности агроценозов. В различные по гидротермическим условиям годы наивысшая урожайность картофеля в опыте стабильно отмечалась в вариантах со сбалансированными дозами удобрений, тогда как в контрольном и фоновом вариантах растения явно не могли реализовать свои потенциальные возможности. Между урожаем клубней и урожайностью надземной биомассы (ботвы) отмечалась прямо пропорциональная зависимость с достаточно тесной корреляционной связью ( $r = 0,8-0,9$ ). Однако ботва картофеля в вариантах опыта с оптимизированным минеральным питанием (NPK3–5) обеспечивала более интенсивный и эффективный продукционный процесс растений по сравнению с контрольным и фоновым вариантами. Так, соотношение клубни:ботва в вариантах опыта «без удобрений» и NP было 2,1–2,3, тогда как при внесении NPK3–5 оно составляло 2,8–3,4, т.е. на единицу надземной биомассы формировался больший урожай клубней.

Таблица 1 / Table 1

#### Схема полевого опыта, дозы минеральных удобрений и урожайность картофеля в опыте /

#### Scheme of field experience, doses of fertilizers and potato yield in the experiment

Вариант опыта / Variant of the experiment	Дозы, кг д.в./га / Doses, kg of active ingredient/ha			Урожай клубней, ц/га / Potato yield, dt/ha					
	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	2009	2010	2011	2012	2013	Среднее/ Average
Без удобрений / Without fertilizers	–	–	–	78	62	81	84	95	80
NP (фон) (background)	100	60	–	125	78	95	80	172	110
NPK1	100	60	30	203	135	178	92	180	162
NPK2	100	60	60	291	182	239	133	302	233
NPK3	100	60	90	298	187	253	144	310	243
NPK4	100	60	120	309	187	274	148	306	249
NPK5	100	60	150	342	202	312	162	312	270
HCP <sub>05</sub>				32	23	24	22	35	

Функционирование циклов различных галогенов в почве в немалой степени зависит от ряда почвенных параметров (гумус, полуторные оксиды и др.), являющихся геохимическими барьерами для этих элементов. Проведенные ранее исследования [12] показали, что при сельскохозяйственном использовании исследуемой почвы содержание гумуса в верхнем горизонте (0–20 см) снизилось в целом по опыту примерно на 20–22% (по сравнению

с целиной), однако в вариантах НРК содержание гумуса было несколько выше, чем в контрольном и фоновом вариантах, очевидно, за счет более интенсивного поступления в почву растительных остатков. Содержание обменных катионов (Ca, Mg) в почве агроценоза снизилось на 10–20% относительно целины, вероятно, за счет выщелачивания и выноса выращиваемыми культурами. Длительное внесение минеральных удобрений привело к небольшому подкислению почвы.

Отмеченные изменения почвенных характеристик могли определенным образом повлиять на трансформацию форм галогенов в исследуемой почве, хотя, разумеется, главным фактором являлось длительное внесение достаточно высоких доз минеральных удобрений (см. табл. 1), что закономерно отразилось на содержании галогенов в почвенном профиле. Различная химическая активность галогенов, специфика процессов их адсорбции–десорбции, наряду с отмеченными факторами, обусловили особенности распределения этих элементов в почве агроценоза.

В почвенных процессах и питании растений наиболее активное участие принимают мобильные формы галогенов (водорастворимая, обменная и специфически сорбированная). И хотя их доля в целом в почвах невелика, мы акцентировали свое внимание на изучении водорастворимых форм фтора, хлора и йода как наиболее доступных растениям.

Систематическое внесение удобрений в течение длительного времени не привело к увеличению содержания водорастворимого фтора до критического уровня по всему профилю почвы до глубины 100 см (рис. 1) на всех вариантах опыта. ПДК водорастворимого фтора в почве равен 10 мг/кг. Изменение наблюдалось преимущественно в интервале от 0,86 до 4,71 мг/кг. Незначительная аккумуляция фторид-аниона в верхней части почвенного профиля на вариантах с внесением удобрений, в отличие от варианта без удобрений, также заметно ниже ПДК.

Подобное поведение водорастворимого фтора обусловлено различными трансформациями, происходящими с ним в почве, что выражается в усилении активности процесса сорбции фторид-аниона на поверхности минеральных частиц, чему благоприятствует небольшое утяжеление гранулометрического состава вниз по почвенному профилю. Кроме того, фторид-анион легко замещает гидроксильные группы в минералах ввиду сходства их ионных радиусов (равного 1,33 Å); как следствие, становится возможным внедрение F<sup>-</sup> в межплоскостное пространство глинистых минералов. Ионный радиус F<sup>-</sup> также очень близок к радиусу кислорода O<sup>-2</sup> (от 1,32 до 1,40 Å по разным данным), что способствует их взаимозамещению в кристаллических решетках апатита, слюд и других минералов и соответственно несколько увеличивает вероятность его связывания.

Установлено, что фторид-анион в сравнении с другими галогенид-анионами характеризуется большей склонностью к образованию комплексных соединений, устойчивость которых понижается в ряду F > Cl > Br > I, по-

этому многие фторидные комплексы устойчивы, не гидролизуются и слабо диссоциируют. Входя в состав комплексных ионов, например тетрафторборатного  $[\text{BF}_4]^-$  или гексафторсиликатного  $[\text{SiF}_6]^{2-}$ , фтор теряет свое негативное воздействие на окружающую среду, так как приобретает свойства уже комплексного аниона, что, по нашему мнению, можно считать положительным фактором с точки зрения экологии.

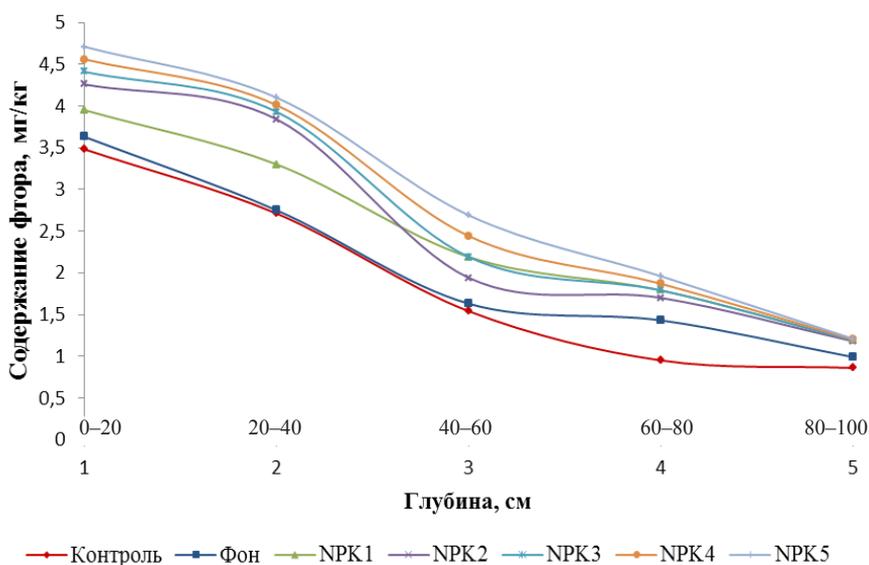


Рис. 1. Изменение содержания в почве водорастворимой формы фтора в вариантах эксперимента в зависимости от глубины /

Fig. 1. Modification of content of water-soluble fluorine form in the soil in the experimental variants (on the ordinate axis - Content of fluorine (mg/kg); on the abscissa axis - Depth, cm)

Доминирование содержания обменного кальция и магния в исследуемой серой лесной почве над количеством водорастворимого фтора способствует связыванию поступающего из удобрений фтора в виде труднорастворимых флюорита  $\text{CaF}_2$  и селлаита  $\text{MgF}_2$ . Данные соединения благоприятствуют ускорению образования кальциевого геохимического барьера, препятствующего загрязнению фтором как почв, так и растений, тем более что кальций – один из компонентов суперфосфата. Следует учитывать и деятельность корневой системы растений в процессе их роста и развития, способствующей некоторому перемещению фторид-аниона в профиле почвы.

Распределение хлора в почвенном профиле изученных вариантов опыта довольно равномерное (рис. 2). Интервал изменения содержания водорастворимого хлора в целом невелик (12,1–15,2 мг/кг), несмотря на довольно широкий диапазон доз вносимого хлористого калия. Подобные данные о

присутствии водорастворимой формы хлора в почве без строго определенной зависимости от дозы удобрений (KCl) отмечались ранее в опытах на черноземе выщелоченном [13].

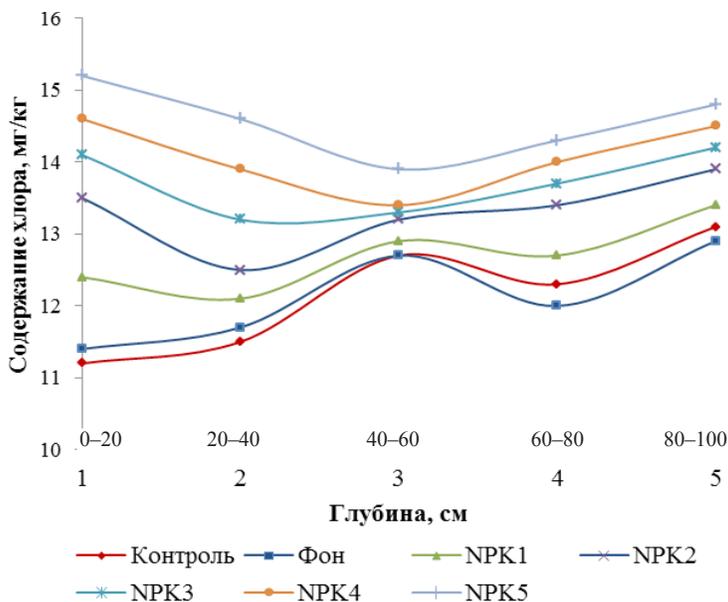


Рис. 2. Изменение содержания в почве водорастворимой формы хлора в вариантах эксперимента в зависимости от глубины /

Fig. 2. Modification of content of water-soluble chlorine form in the soil in the experimental variants (on the ordinate axis - Content of fluorine (mg/kg); on the abscissa axis - Depth, cm)

Вместе с тем необходимо отметить, что различие в концентрации хлорид-аниона на вариантах с внесением хлорида калия примерно на 2–3 мг/кг по сравнению с вариантом без удобрений в нашем исследовании все же имеется. Это свидетельствует о влиянии систематического внесения хлорсодержащего удобрения на почвенный фонд хлора. Следует сказать, что в сухой год (2012 г.) содержание хлора в почве было на 5–10% выше, чем во влажный (2013 г.).

Такое поведение хлора в почве связано со слабым его поглощением почвой и обусловлено отсутствием образования его нерастворимых солей с катионами почвенного раствора и притяжения почвенными коллоидами из-за одинакового заряда [14]. Кроме того, анион Cl<sup>-</sup> менее подвержен окислению в условиях земной поверхности. Установлено, что эффективных геохимических барьеров, на которых возможна аккумуляция хлора, подобно тому, как для фтора существует кальциевый барьер, для йода – биогеохимический (накопление в верхнем гумусовом горизонте почв), для него в почве не существует. Более того, хлорид-анион свободно мигрирует в почвенном профиле вследствие зна-

чительной растворимости большинства его солей, что позволяет говорить и о роли поверхностного и бокового внутрипочвенного стоков. Влияние данных стоков, способствующих удалению хлора во время снеготаяния в почве с периодически промывным типом водного режима, отмечено в [5].

По обобщенным литературным данным, низкие концентрации водорастворимого йода в почвах разных регионов делают проблематичным установление закономерностей в его распределении, что подтверждается и нашими аналитическими данными (рис. 3). Изменения в содержании йодид-аниона очень незначительны как по абсолютной величине, так и по интервалу (от  $\pm 0,001$  до  $\pm 0,003$  мг/кг).

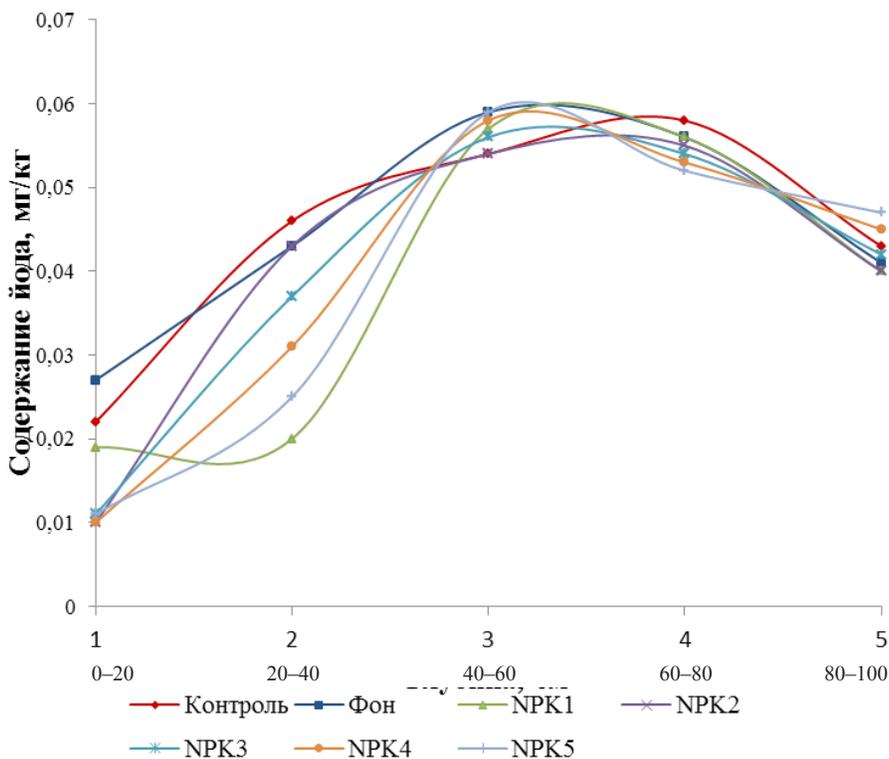


Рис. 3. Изменение содержания в почве водорастворимой формы йода в вариантах эксперимента в зависимости от глубины /

Fig. 3. Modification of content of water-soluble iodine form in the soil in the experimental variants (on the ordinate axis - Content of fluorine (mg/kg); on the abscissa axis - Depth (cm))

Основных факторов, определяющих подобную ситуацию с водорастворимой формой йода в почве, несколько. К ним следует отнести отсутствие использования конкретно йодистых удобрений, периодически промывной тип водного режима почвы опыта, усиливающий миграцию йода ввиду хорошей растворимости большинства его солей, а также нарушения в круго-

вороте элемента в агроценозе из-за ежегодного отчуждения биомассы (урожая), что исключается в естественном биогеоценозе.

Массопоток химических элементов, в том числе и галогенов, из почвы в растения контролируется рядом факторов: физико-химическими свойствами почв и галогенов, а также биологическими особенностями растений.

Среди исследуемых анионов наибольшей подвижностью обладают также и йодид- и хлорид-анионы, у фтора она заметно ниже [15]. На процесс поступления их в растения может влиять и гидратация молекулами воды. В первичной гидратной оболочке галогенов, находящихся в водном растворе, фторид-анион окружают 4 молекулы воды, а остальные галогены – по одной [16]. По мнению Д.Ф. Сатклиф [17], диаметр гидратированного иона влияет на скорость поступления в растения каждого отдельного иона. Исходя из этого, мы полагаем, что фторид-анион, двигаясь медленнее, чем  $\text{Cl}^-$ , будет и менее активно поглощаться растениями. Кроме того,  $\text{Cl}^-$  характеризуется неспецифической адсорбцией в почве, а  $\text{F}^-$  – специфической, предполагающей образование более прочных связей [18], что может тормозить его поступление в растения.

Рассматривая в этом аспекте анион йода, следует отметить, что большинство реакций с его участием являются эндотермическими, например, с большинством органических соединений почвы [19]. Поскольку для его поступления в растения необходимым условием является свободное перемещение в почвенном профиле, то в этом случае потребуется разрыв этих связей, что затруднительно в условиях почвы. Кроме того,  $\text{I}^-$ -анион, несмотря на то, что его окружает одна молекула воды, имеет больший, чем у хлора, ионный радиус, что может замедлять его движение. И последнее: с учетом его наиболее низкого содержания в почве среди галогенов поток его в растения, по нашему мнению, должен быть наименьшим.

К особенностям многих культурных растений, в том числе и картофеля, относится наличие у них защитных механизмов, которые способствуют сохранению нормальной жизнедеятельности растения. По мнению В.Б. Ильина [20], дефицитные для процессов метаболизма ионы поглощаются корнями активно, избыточные же – пассивно, без затраты энергии по градиенту концентрации. Установлено, что по органам культурных растений фтор распределяется неравномерно, чаще аккумулируясь в листьях, чем в органах запасаания ассимилятов (плодах, луковицах, зерне и клубнеплодах). Наиболее существенные его концентрации обнаруживаются в корнях.

Данная закономерность подтверждается и результатами наших исследований (табл. 2): содержание фтора в ботве практически в 2 раза превышает его количество в клубнях картофеля. В опытах [4] содержание фтора в надземной биомассе картофеля также было заметно выше, чем в клубнях.

Колебания в содержании фтора, более заметные на вариантах с повышенными дозами  $\text{KCl}$ , по-видимому, можно объяснить возможным взаимодействием весьма незначительной части калия удобрений с водорастворимым фтором, вследствие чего хорошо растворимый  $\text{KF}$  далее мигрирует в почвенном профиле.

Максимально допустимый уровень (МДУ) содержания фтора в корнеклубнеплодах в нашей стране составляет 20 мг/кг; в соответствии с этим можно говорить об отсутствии загрязнения картофеля фтором в нашем опыте, что, однако, не исключает необходимости систематического контроля за его содержанием в системе почва – растение. Дело в том, что в некоторых странах ПДК для фтора в корнеклубнеплодах установлен на уровне 2,3 мг/кг [4], что в нашем случае практически достигнуто и вызывает некоторое беспокойство.

Таблица 2 / Table 2  
Содержание галогенов (мг/кг сухого вещества) в картофеле /  
Content of halogens (mg/kg of dry matter) in potatoes

Вариант / Variant	Клубни / Tubers			Ботва / Tops		
	F	Cl	I	F	Cl	I
Без удобрений / Without fertilizers	2,19	1878,0	0,042	4,16	2526,0	0,043
NP	2,95	1917,0	0,041	4,87	2592,0	0,044
NPK1	2,86	1985,0	0,049	4,92	2649,0	0,059
NPK2	2,49	2104,0	0,067	4,23	2780,0	0,074
NPK3	2,37	2202,0	0,073	4,25	2944,0	0,094
NPK4	2,20	2350,0	0,089	4,19	3279,0	0,112
NPK5	2,10	2402,0	0,092	4,13	3361,0	0,166
HCP <sub>05</sub>	0,14	57,2	0,016	0,18	78,4	0,019

Результаты наших исследований показывают, что хлор аналогично фтору также активнее накапливается в ботве, чем в клубнях картофеля, примерно на 25–29% (табл. 2). Этот факт отмечается и в ряде других работ [5, 21]. Что касается непосредственно содержания хлора в клубнях, то наши результаты укладываются в интервал, приводимый другими исследователями. Максимальной концентрацией хлора характеризуются картофель и солома пшеницы и ржи – около 2 000 мг/кг сухого вещества, что значительно выше, чем в других культурах. В опытах [13] при использовании различных калийных удобрений содержание хлора в клубнях изменялось от 0,23 до 0,44% на воздушно-сухое вещество, т.е. 2 300–4 400 мг/кг.

Накопление йода в картофеле происходило по аналогии с фтором и хлором. Больше йода обнаружено в ботве и заметно меньше – в клубнях (см. табл. 2). По [22] пороговые концентрации йода в растениях составляют до 0,07 – недостаток, 0,08–1,2 – норма, 0,8–2,0 мг/кг – избыток, так что найденные нами концентрации в картофеле соответствуют нижнему пределу нормального содержания йода в растениях. Аналогичное содержание йода в картофеле (0,079 мг/кг) в литературе ранее уже отмечалось [23]. Значительное ослабление потока йода в растения, как мы полагаем, не только обусловлено органическим веществом почвы, которое активно и прочно связывает его, низкой концентрацией его, но и существующим антагонизмом между анионами йода и хлора.

### Заключение

Результаты проведенных исследований подтверждают важную роль оптимизации минерального питания растений для эффективного функционирования агроэкосистем. Рациональное использование минеральных удобрений обеспечивает интенсификацию продукционного процесса выращиваемых культур и получение высоких и устойчивых урожаев. Однако систематическое длительное использование минеральных удобрений, в связи с наличием в них различных балластных компонентов (Cl, F и др.), обуславливает заметное влияние на содержание и распределение галогенов в системе почва – растение.

Многолетнее внесение удобрений привело к накоплению фтора в почве, главным образом, в верхней части профиля. Тем не менее содержание фтора в почве не превышало установленных предельно допустимых концентраций. Повышение доз калийных удобрений способствовало увеличению в почве содержания хлора, его распределение по почвенному профилю было достаточно равномерным. Используемые дозы хлористого калия (до 150 кг д.в. /га) не привели к накоплению в почве экологически опасных концентраций хлора. Длительное применение удобрений в агроценозе вызвало снижение содержания йода в пахотном слое почвы, вероятно, в связи с выносом его урожаем.

Различная интенсивность использования минеральных удобрений в агроценозе отражалась на поступлении галогенов в растения, при этом концентрация этих элементов в вегетативной части (листья, стебли) выращиваемых культур была заметно выше, чем в запасующих органах (клубни). Содержание фтора в растениях картофеля было наивысшим при внесении только NP-удобрений; сбалансированное питание (NPK) способствовало существенному снижению содержания фтора в растительной продукции. С ростом доз вносимого хлористого калия в растениях картофеля заметно повышалась концентрация хлора, а также йода.

В целом содержание галогенов в основной и побочной растительной продукции агроценоза с многолетним использованием достаточно высоких доз минеральных удобрений не превышало экологически опасного уровня.

### Литература

1. Минеев В.Г., Бычкова Л.А. Состояние и перспективы применения минеральных удобрений в мировом и отечественном земледелии //Агрохимия. 2003. № 8. С. 5–12.
2. Шеуджен А.Х. Биогеохимия. Майкоп : Адыгея, 2003. 1028 с.
3. Прокошев В.В., Дерюгин И.П. Калий и калийные удобрения. М. : Ледум, 2000. 184 с.
4. Танделов Ю.П. Фтор в системе почва – растение. М. : Россельхозакадемия, 2004. 106 с.
5. Назарюк В.М., Маслова И.Я. Изучение возможности систематического использования хлорсодержащих калийных удобрений в овощеводстве Западной Сибири // Агрохимия. 1990. № 7. С. 45–52.
6. Конарбаева Г.А. Галогены в почвах юга Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. 200 с.
7. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
8. Якименко В.Н. Калий в агроценозах Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 231 с.

9. Проскурякова Г.Ф., Никитина О.Н. Ускоренный вариант кинетического роданидно-нитритного метода определения микроколичеств йода в биологических объектах // Агрохимия. 1976. № 7. С. 140–143.
10. Belcher R., Leonard M.A., West T.S. The preparation and analytical properties of NN-Di /carboxymethyl/aminomethyl derivatives of some hydroxyanthraquinones // J. Chem. Soc. 1958. P. 2390–2400.
11. Ковда В.А., Якушевская И.В., Тюрюканов А.Н. Микроэлементы в почвах Советского Союза. М. : Изд-во МГУ, 1959. 67 с.
12. Якименко В.Н. Плодородие серой лесной почвы при длительном использовании // Земледелие. 2012. № 6. С. 21–23.
13. Алексеева Е.Н., Кулакова В.П. Поступление хлора в растения в зависимости от длительного применения удобрений на выщелоченном черноземе // Агрохимия. 1973. № 7. С. 84–90.
14. Горбунов Н.И. Минералогия и физическая химия почв. М. : Наука, 1978. 293 с.
15. Чанг Р. Физическая химия с приложениями к биологическим системам. М. : Мир, 1980. 662 с.
16. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М. : Мир, 1978. 365 с.
17. Сатклиф Д.Ф. Поглощение минеральных солей растениями. М. : Мир, 1964. 221 с.
18. Пинский Д.Л. Ионообменные процессы в почвах. Пушкино : Ин-т почвоведения и фотосинтеза РАН, 1997. 166 с.
19. Каррер П. Курс органической химии. Л. : Госхимиздат, 1960. 1216.
20. Ильин В.Б. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва – растение. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 218 с.
21. Физиология картофеля / под ред. Б.А. Рубина. М. : Колос, 1979. 272 с.
22. Ковальский В.В. Биологическая роль йода // Научные труды ВАСХНИЛ. М. : Колос, 1972. С. 3–32.
23. Ковальский В.В., Раецкая Ю.И., Грачева Т.И. Микроэлементы в растениях и кормах // Научные труды ВАСХНИЛ. М. : Колос, 1971. 235 с.

Поступила в редакцию 02.12.2013 г.;  
принята 30.04.2014 г.

**Авторский коллектив:**

**Конарбаева Галина Акмулдиновна** – д-р биол. наук, с.н.с., в.н.с. лаборатории биогеохимии почв Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия). E-mail: [konarbaeva@issa.nsc.ru](mailto:konarbaeva@issa.nsc.ru)

**Якименко Владимир Николаевич** – д-р биол. наук, доцент, в.н.с. лаборатории агрохимии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия). E-mail: [yakimenko@issa.nsc.ru](mailto:yakimenko@issa.nsc.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 23–35*

**Galina A. Konarbaeva<sup>1</sup>, Vladimir N. Yakimenko<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Laboratory of Biogeochemistry of Soils, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation. E-mail: [konarbaeva@issa.nsc.ru](mailto:konarbaeva@issa.nsc.ru)

<sup>2</sup>Laboratory of Agrochemistry, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation. E-mail: [yakimenko@issa.nsc.ru](mailto:yakimenko@issa.nsc.ru)

**Halogen content modification in the soil-plant system  
under agrocenosis conditions**

The aim of our research was to study halogen content modification in the soil-plant system under agrocenosis conditions during a long-term application of mineral fertilizers under soil-climatic conditions of Western Siberia.

We started the experiment in 1988 on virgin grey forest soil. During the first years, we cultivated vegetable crops in rotation, and since 2000-potatoes. In the autumn of 2013, we selected some samples of different soil layers up to 1 m with the help of a soil tube, as well as tubers and potato tops. In the long-term stationary experiment we studied the effect of increasing doses of potassium introduced on the NP background on agro-ecological condition of agrocenosis, including the behavior of halogens in the soil-plant system. Our investigation showed the importance of optimizing mineral nutrition of plants to obtain high and stable yields.

The results of these studies also confirm the essential role of mineral nutrition of plants for the effective functioning of agroecosystems. Perennial fertilization led to accumulation of fluorine in the soil, mainly in the upper profile. However, the fluorine content in the soil does not exceed the maximum permissible concentrations. Different intensity of use of mineral fertilizers in agrocenosis affected the release of halogens in the plant. The concentration of halogens in the vegetative parts (leaves, stems) was significantly higher than in the storage organs (tubers). The fluorine content in potato plants was the highest when using only NP-fertilizers; balanced nutrition (NPK) contributed to a significant reduction of fluorine in plants. With increasing doses of KCl introduced in potato plants, the concentration of chlorine and iodine increased. In general, the concentrations of halogens in the main and incidental agrocenosis plant production with a long-term use of substantially high doses of fertilizers do not exceed environmentally dangerous levels.

**Keywords:** agrocenosis; soil; plant; halogen.

### References

1. Mineev VG, Bychkova LA. The state and application outlook for mineral fertilizers in Russian and world agriculture. *Agrokhimiya*. 2003;8:5-12. In Russian
2. Sheudzhen AKh. Biogeokhimiya [Biogeochemistry]. Maikop: GURIPP Adygea; 2003. 1028 p. In Russian
3. Prokoshev VV, Deryugin IP. Kaliy i kaliynye udobreniya [Potassium and potash fertilizers]. Moscow: Ledum Publishing House; 2000. 184 p. In Russian
4. Tandelov YP. Ftor v sisteme pochva - rastenie [Fluorine in the soil-plant system]. Mineev VG, editor. Moscow: Rossel'khozakademiya Publishing House; 2004. 106 p. In Russian
5. Nazaryuk VM, Maslova IYa. Izuchenie vozmozhnosti sistematicheskogo ispol'zovaniya khlorosoderzhashchikh kaliynykh udobreniy v ovoshchevodstve Zapadnoy Sibiri [Study on the possibility of systematic use of chlorinated potash fertilizers in vegetable production in Western Siberia]. *Agrokhimiya*. 1990;7:45-52. In Russian
6. Konarbaeva GA. Galogeny v pochvakh yuga Zapadnoy Sibiri [Halogens in soils of the south of Western Siberia]. Novosibirsk: SB RAS Publishing House; 2004. 200 p. In Russian
7. Dospekhov BA. Metodika polevogo opyta [Method of field experience]. Moscow: Agropromizdat Publishing House; 1985. 351 p. In Russian
8. Yakimenko VN. Kaliy v agrotsenozakh Zapadnoy Sibiri [Potassium in agrocenosis of Western Siberia]. Novosibirsk: SB RAS Publishing House; 2003. 231 p. In Russian
9. Proskuryakova GF, Nikitina ON. Uskorennyy variant kineticheskogo rodanidno-nitritnogo metoda opredeleniya mikrokolichestv yoda v biologicheskikh ob'ektakh [Accelerated version of the kinetic thiocyanate-nitrite method for determining trace amounts of iodine in biological objects]. *Agrokhimiya*. 1976;7:140-143. In Russian
10. Belcher R, Leonard MA, West TS. The preparation and analytical properties of NN-Di /carboxymethyl/aminomethyl derivatives of some hydroxyanthraquinones. *J. Chem. Soc.* 1958;2390-2400. doi: [10.1039/JR9580002390](https://doi.org/10.1039/JR9580002390)

11. Kovda VA, Yakushevsky IV, Tyuryukanov AN. Mikroelementy v pochvakh Sovetskogo Soyuza [Micronutrients in soils of the Soviet Union]. Moscow: Moscow State University Publishing House; 1959. 67 p. In Russian
12. Yakimenko VN. Fertility of grey forest soil in its long-term use. *Agriculture*. 2012;6:21-23. In Russian
13. Alekseeva EN, Kulakova VP. Postuplenie khloro v rasteniya v zavisimosti ot dlitel'nogo primeneniya udobreniy na vyshchelochennom chernozeme [Release of chlorine in plants depending on a long-term fertilizer application on leached chernozem]. *Agrokhiimiya*. 1973;7:84-90. In Russian
14. Gorbunov NI. Mineralogiya i fizicheskaya khimiya pochv [Mineralogy and physical chemistry of soils]. Moscow: Nauka Publishing House; 1978. 293 p. In Russian
15. Chang R. Physical chemistry with applications to biological systems. New York: Collier Macmillan Ltd; 1977. 538 p.
16. Clarkson DT. Ion transport and cell structure in plants. London:New York: McGraw-Hill; 1974. 350 p.
17. Sutcliffe JF. Mineral salts absorption in plants. New York: Pergamon press; 1962. 194 p.
18. Pinskiy DL. Ionoobmennye protsessy v pochvakh [Ion exchange processes in soils]. Pushchino: Institut pochvovedeniya i fotosinteza RAN; 1997. 166 p.
19. Karrer P. Lehrbuch der organischen chemie. Vasserberg VE, tr. germany; Kolosov MN, editor. Leningrad: Goskhimizdat; 1960. 1216 p. In Russian
20. Il'in VB. Tyazhelye metally i nemetally v sisteme pochva - rastenie [Heavy metals and non-metals in the soil-plant system]. Novosibirsk: SB RAS Publishing House; 2012. 218 p. In Russian
21. Fiziologiya kartofelya [Physiology of potatoes]. Rubin BA, editor. Moscow: Kolos Publishing House; 1979. 272 p. In Russian
22. Kovalsky VV. Biologicheskaya rol' yoda [Biological role of iodine]. *Nauchnye trudy VASKhNIL* [In: *Proceedings of the VASKhNIL*]. Moscow: Kolos Publishing House; 1972. pp. 3-32. In Russian
23. Kovalsky VV, Raetsky YI, Gracheva TI. Microelements in plants and forage. *Nauchnye trudy VASKhNIL* [In: *Proceedings of the VASKhNIL*]. Moscow: Kolos Publishing House; 1971. 1-235 p. In Russian

Received 2 December 2013;

Accepted 30 April 2014

Konarbaeva GA, Yakimenko VN. Halogen content modification in the soil-plant system under agrocenosis conditions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):23-35. In Russian, English summary.

УДК 631.618

Д.А. Соколов<sup>1</sup>, С.П. Кулижский<sup>2</sup>, С.В. Лойко<sup>2</sup>, Е.А. Доможакова<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

<sup>2</sup>Томский государственный университет, г. Томск, Россия

<sup>3</sup>Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, г. Кызыл, Республика Тыва, Россия

## Использование сканирующей электронной микроскопии для диагностики процессов почвообразования на поверхности отвалов каменноугольных разрезов Сибири

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-90773 мол\_рф\_нр)

Впервые для почв техногенных ландшафтов проведены исследования на микро- и субмикроморфологическом уровне. С использованием средств сканирующей электронной микроскопии проведена диагностика почвообразовательных процессов молодых почв, формирующихся на поверхности отвалов каменноугольных разрезов. Выявлены общие и отличительные микроморфологические признаки начальных стадий почвообразования в условиях гумидного, субгумидного, семиаридного, аридного и аридного экстраконтинентального климата. Показано, что микромаасса исследуемых почв характеризуется преобладанием унаследованных породных признаков. Тонко- и грубодисперсные частицы эмбриоземов имеют пластинчатую форму. По результатам микроморфологического анализа почвенных микроагрегатов и новообразований, установлено, что в условиях гумидного и субгумидного климата происходит сезонное поверхностное переувлажнение почв, создающее предпосылки для протекания глеевого и подзолистого процессов. Почвы техногенных ландшафтов аридных областей характеризуются более выраженным ксероморфизмом по сравнению с зональными. В этих условиях процесс трансформации органического вещества сопровождается не гумификацией, а мумификацией растительных остатков.

**Ключевые слова:** техногенные ландшафты; почвообразовательные процессы; микроморфология; эволюция почв; эмбриоземы; отвалы угольных разрезов; зональные почвы.

### Введение

Проблема диагностики процессов почвообразования, определения скорости их протекания в молодых почвах в настоящее время является одной из самых острых, поскольку тесным образом связана с проблемой восстановления техногенных ландшафтов. Особенно она актуальна для угледобывающих регионов, где площади отвалов вскрышных и углевымещающих пород составляют несколько сотен тысяч гектаров [1, 2]. Длительное время эти объекты функци-

онируют как техногенные пустыни, тем самым наносят непоправимый вред окружающей среде и здоровью населения прилегающих территорий [3].

Минимизация негативных экологических последствий достигается в том случае, если на поверхности техногенных образований начинают протекать почвообразовательные процессы. Их направленность и интенсивность могут быть установлены только посредством многоуровневых морфогенетических исследований, которые, будучи дополненными оценкой почвообразовательного потенциала климатогенных и геогенных факторов, позволяют выявить почвенно-экологическое состояние техногенных ландшафтов.

В настоящее время исследованию морфологических свойств почв техногенных ландшафтов уделяется достаточное внимание в таких регионах, как Дальний Восток [4–6], Средняя [7–10] и Западная Сибирь [11–14], Урал [15], а также Центральная [16] и Северо-Западная Россия [17–19]. Однако, несмотря на немалый интерес, процесс обобщения обширного материала (в основном регионального характера) в этой области находится в фазе становления и во многом сделался возможным только после появления генетической классификации почв техногенных ландшафтов [20] и выделения в классификации почв России ствола первичного почвообразования [21]. Проводимые на их основе макроморфологические исследования позволили выявить специфику дифференциации почвенного профиля молодых почв в различных климатических условиях, охарактеризовать основные почвообразовательные процессы, а в ряде случаев оценить и потенциал геогенных факторов. Однако более детальные – микро- и субмикроморфологические – исследования с использованием новейших инструментальных методов, дающие возможность в полной мере оценить характер основных и выявить сопутствующие процессы в молодых почвах, в нашей стране сегодня не проводятся.

Почвы техногенных ландшафтов как сравнительно молодые образования, не используемые в хозяйственной деятельности, до недавнего времени объектами детальных морфологических исследований не являлись [22]. В то же время, как указывает Г.В. Добровольский [23], изучение микроморфологии почв позволяет производить раннюю диагностику почвенных процессов, развитие которых находится на начальных стадиях, и прогнозировать дальнейший ход эволюции молодых почв. Подобные исследования, на взгляд авторов, возможны с применением средств электронной сканирующей микроскопии. Выявление микро- и субмикроморфологических особенностей почв техногенных ландшафтов Сибири и оценка характера протекающих в них процессов с применением таких средств и явилось целью настоящего исследования.

### **Материалы и методики исследований**

В качестве объектов исследований выбраны молодые почвы техногенных ландшафтов, по своим свойствам резко отличающиеся от естественных почв. Важным условием выбора также явилась значительная площадь

области распространения подобных объектов, позволяющая охватить разнообразие климатических зон. Поэтому выбор пал на почвы отвалов каменноугольных разрезов, широко представленных в различных регионах Сибирского федерального округа, где их суммарная площадь по разным оценкам составляет от 100 до 300 тыс. га. Были исследованы почвы автономных позиций техногенных объектов, расположенных в гумидном и субгумидном (горно-таежная и лесостепная зоны Кемеровской области), а также семиаридном (степи Хакасии), аридном и аридном экстраконтинентальном климате (степи Тувы). Таким образом, ряд исследованных объектов можно выстроить по степени увеличения аридности и континентальности климата (таблица).

**Климатические условия почвообразования исследуемых объектов /  
Climatic conditions of soil formation of the studied objects**

Параметры / Options	Название углеразреза / Name of the coal mine				
	Ольжерасский / Olzherassky	Листвянский / Listvyansky	Черногорский / Chernogorsky	Чаданский / Chadansky	Каа-Хемский / Каа-Хемский / Khaa-Khemsy
Геоморфологический район / Geomorphological area	Кузнецкий Алау / Kuznetsk Alatau	Кузнецкая котловина / Kuznetsk Depression	Минусинская котловина / Minusinsk Depression	Хемчикская котловина / Khemchuk Depression	Центрально-Тувинская котловина / Central Tuva Depression
Тип климата / Climate type	Гумидный / Humid	Субгумидный / Subhumid	Семиаридный / Semi-arid	Аридный / Arid	Аридный экстраконтинентальный / Arid extracontinental
Сумма активных температур, °С / Sum of active temperatures, °С	1 500–1 700	1 700–1 900	1 900–2 000	2 100–2 200	2 100–2 200
Осадки за год, мм / Precipitations, mm per year	750–1400	400–500	250–300	220–270	170–250
ГТК по Селянину / Selyanov hydrothermal coefficient	1,9	1,5	1,2	1	0,7
Коэффициент увлажнения по Иванову / Ivanov precipitation-evaporation ratio	2,2	1,3	0,7	0,6	0,3

Для всех этих территорий характерны разновозрастные техногенные ландшафты, исходно сложенные хаотичной смесью различных по размеру обломков углевмещающих пород (аргиллиты, алевролиты и песчаники). На таком субстрате формируются молодые почвы отвалов, для которых высокая каменистость является общим свойством. Содержание каменистых фракций в профиле превышает 70%, мелкозема – от 7 до 25%, физической глины – от 2 до 8%. Помимо указанных выше обломков плотных осадочных пород в почвах отвалов угольных разрезов встречаются углистые частицы различного гранулометрического состава. В связи с этим содержание углерода в исследуемых почвах может варьировать от 2 до 15% [2].

Проведенная ранее [14] макроморфологическая диагностика исследуемых почв выполнялась на основе классификации почв техногенных ландшафтов, разработанной И.М. Гаджиевым и В.М. Курачевым [20]. В соответствии с ней на исследуемых участках были выделены инициальные, органо-аккумулятивные, дерновые и гумусово-аккумулятивные эмбриоземы. Установлено также, что дифференциация почв на генетические горизонты проявляется через формирование специфического для каждой климатической зоны органопрофиля. Наиболее выражен процесс дифференциации органопрофиля в условиях субгумидного климата, где на старых отвалах формируются почвы, в профиле которых выделяются гумусово-аккумулятивные, дерновые и горизонты подстилки. По мере усиления аридности и гумидности территорий степень дифференциации органопрофиля почв замедляется [24].

Для диагностики процессов почвообразования при помощи микро- и субмикроморфологических методов образцы для анализа отбирались из горизонтов верхней части почвенного профиля. Кроме того, исследовались образцы естественных почв, расположенных вблизи техногенных ландшафтов, а также почвообразующих пород, на которых они сформированы. Отобранные образцы мелкозема упаковывались в боксы. В силу причин, связанных со сложностью работы с сильнокаменистыми почвами, изготовление почвенных шлифов не выполнялось, поэтому исследовались сыпучие образцы, состоящие из агрегатов естественной размерности. Россыпь мелкозема, состоящую из агрегатов, помещали на липкую ленту, прикрепленную к предметному столику. На отвалах каждого углереза было обследовано по 3 почвенных профиля одного типа. Микроскопирование проводили в два этапа: 1) поиск и идентификация почвенных агрегатов и новообразований; 2) определение элементного состава поверхности выявленных объектов. Наблюдения проводились с использованием сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-3000 с приставкой для элементного анализа поверхности Bruker Quantax 70 при увеличении до 3 000. Элементный анализ на приставке выполнялся в режиме аналитического тока (30 кВ). Проводилась площадная съемка поверхности, совпадающая с размерами изображения, характерными для каждого из увеличений. Так, элементный состав микро-

конкреций (3 повторности для горизонта) определялся в круге диаметром 35 мкм.

### Результаты исследования и обсуждение

Микро- и субмикроморфологические наблюдения показали, что грубо- и тонкодисперсный материал исследуемых почв резко отличается от такового в естественных почвах прилегающих территорий. Так, если частицы мелкозема естественных почв и лессовидного суглинка имеют близкую к сферической (окатанную) форму, то частицы мелкозема почв отвалов по своей конфигурации ближе к плитчатой или чешуйчатой форме (рис. 1). И это не случайно, поскольку почвообразующие породы исходно имеют слоистую текстуру. В дальнейшем, по мере выветривания, обломки этих пород распадаются на отдельные макро- и микропластины. Благодаря этому, а также за счет различной скорости прогревания и остывания частиц различных размеров происходит их горизонтальная ориентация в профиле. При этом образовавшийся в результате дезинтеграции мелкозем, вследствие миграции, занимает полости между более крупными отдельностями. Это обстоятельство, по нашему мнению, обуславливает свойственную эмбриоземам отвалов каменноугольных разрезов высокую плотность сложения [25], а сформированный в результате такой упаковки горизонт, несмотря на высокую каменистость, служит водоупором [26].

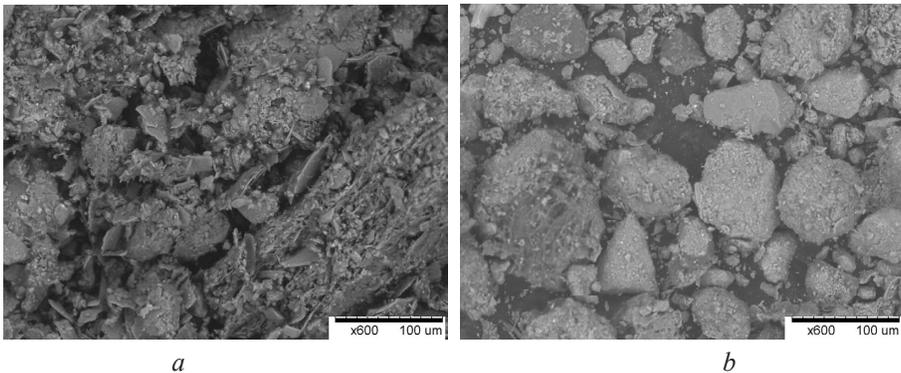


Рис. 1. Микрофотографии фракции  $<0,25$  мм инициального эмбриозема:  
*a* – сформированного на техногенном элювии углевмещающих пород;  
*b* – сформированного на лессовидном суглинке. Фото Д.А. Соколова, С.В. Лойко /

Fig. 1. Microphotographs of the fraction  $<0.25$  mm of the initial embriozem.  
*a* - formed on technogenic eluvium of coal-containing rocks;  
*b* - formed on loess loam. Photo DA Sokolov, SV Loyko

Подобная слабая переработанность субстрата, на наш взгляд, является следствием его недостаточной дезинтеграции, а также низкой интенсивно-

сти структурообразующих процессов в эмбриоземах. В силу этого на фоне относительной молодости изученных почв их микромаасса, как показали наши исследования, крайне редко ассоциирована в микроагрегаты. Единичные педогенные агрегаты были обнаружены нами только в гумусово-аккумулятивных эмбриоземах старых отвалов, сформированных в условиях субгумидного климата (рис. 2, *a*). В отличие от них в черноземах выщелоченных, являющихся зональными почвами для данной территории, в состав агрегатов входит практически вся почвенная микромаасса (рис. 2, *b*).

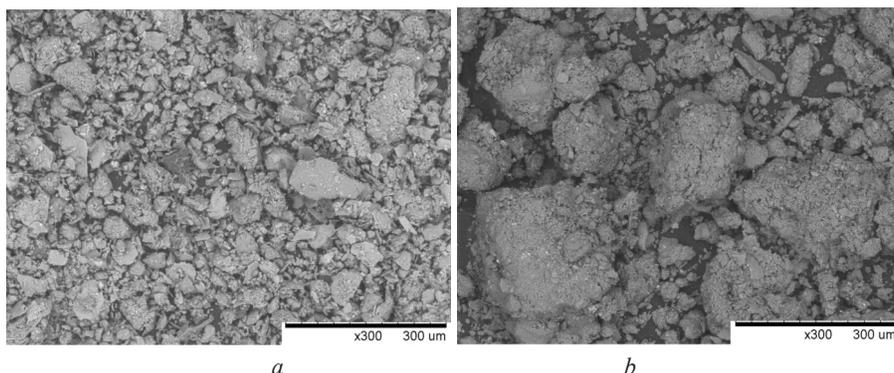


Рис. 2. Микрофотографии фракции  $<0,25$  мм:  
*a* – гор. АС гумусово-аккумулятивного эмбриозема; *b* – гор. А чернозема  
выщелоченного тучного. Фото Д.А. Соколова, С.В. Лойко /

Fig. 2. Microphotographs of the fraction  $<0.25$  mm:  
*a* - AC horizon of humus accumulative embryozem;  
*b* - A horizon of leached fertile chernozem. Photo DA Sokolov, SV Loyko

Важно отметить, что в отличие от сложноорганизованных, многопорядковых педов естественных почв в техногенных молодых почвах агрегаты формируют однопорядковую структуру. По своей форме они также отличаются: если в гумусово-аккумулятивных горизонтах естественных почв микроагрегаты имеют форму, близкую к сферической, то в исследуемых молодых почвах они представляют собой угловатые образования (рис. 3). Подобная угловатость также свидетельствует о слабой переработанности материала отвалов структурообразующими процессами и, как следствие, о преобладании унаследованных породных признаков [27].

Перечисленные микроморфологические признаки начальных стадий почвообразования можно обнаружить в молодых почвах техногенных ландшафтов практически всех регионов Сибири, где проводились наши исследования. Как было упомянуто выше, для этих регионов характерно разнообразие климатических условий, что не может не сказаться на формировании в эмбриоземах специфических почвообразующих признаков.

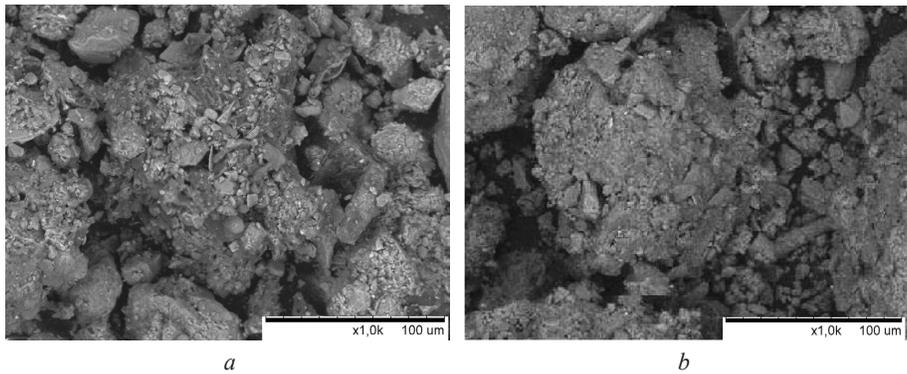


Рис. 3. Почвенные микроагрегаты:

*a* – гор. АС гумусово-аккумулятивного эмбриозема;

*b* – гор. А чернозема выщелоченного. Фото Д.А. Соколова, С.В. Лойко /

Fig. 3. Soil microaggregates:

*a* - AC horizon of humus accumulative embryozem;

*b* - A horizon of leached chernozem. Photo DA Sokolov, SV Loyko

Так, в ходе исследований в образцах, отобранных на участках старых отвалов степных районов, были обнаружены продукты неполной минерализации растительных остатков. М.И. Герасимова и соавт. [27] такие продукты предлагают называть «углеподобными частицами», поскольку они имеют характерную окраску и утратили тканевое строение. Однако применение термина «углеподобные» при работе с почвами, содержащими большое количество литогенного угля и продуктов его трансформации, может привести к путанице в понятиях. На наш взгляд, наиболее удачно сущность описываемых образований может отразить термин «мумифицированное органическое вещество». На образование такой формы органического вещества в аридных экстраконтинентальных (криоаридных) климатических условиях указывал в свое время В.И. Волковинцер [28]. Крайне скудные запасы почвенной влаги, высокие температуры на фоне короткого биологически активного периода способствуют тому, что поступающие в почву растительные остатки длительное время не разлагаются, высушиваются, т.е. «мумифицируются» Это подтверждается низкими коэффициентами гумификации и свидетельствует об угнетении процессов минерализации растительных остатков [29, 30]. Иными словами, мумификация является специфическим процессом гумусообразования, характерным для зональных почв криоаридных территорий. Поэтому появление подобных образований в молодых почвах техногенных ландшафтов этих территорий объяснимо [31]. Однако проведенные нами исследования обнаружили описываемое «мумифицированное» органическое вещество в молодых почвах и других регионах, в том числе с семиаридным климатом (рис. 4). Этот факт позволяет сделать вывод о том, что формирующиеся молодые почвы данных территорий характеризуются более выраженным ксе-

роморфизмом по сравнению с зональными. Вследствие этого в техногенных ландшафтах формируются эмбриоземы лишь начальных стадий – инициальной и органо-аккумулятивной [14].

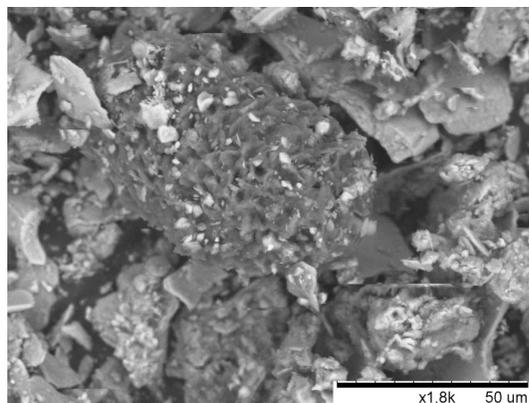


Рис. 4. Мумифицированное органическое вещество. Фото Д.А. Соколова, С.В. Лойко /

Fig. 4. Mummified organic substance. Photo DA Sokolov, SV Loyko

Совершенно иная тенденция в протекании почвенных процессов была выявлена при микроморфологическом анализе мелкозема почв отвалов в субгумидных и гумидных районах. Здесь в профиле эмбриоземов отмечены новообразования железо-марганцевых микроконкреций (рис. 5). Большинство из отмечаемых новообразований имеют автохтонный характер, т.е. их нерезкие границы и сфероидальность говорят о том, что формирование этих микроконкреций проходило непосредственно в исследуемых нами почвах, а не в другой какой-либо среде. Доказательствами педогенного происхождения микроконкреций может служить их отсутствие: (1) в подстилающих породах ниже измененной почвообразованием толщи; (2) в эмбриоземах более аридных типов климата; (3) в образцах, взятых с отвалов, отсыпаемых в настоящее время, а также сформированных менее 10 лет назад. Эти доказательства не являются абсолютными, однако в совокупности с их типичным для почв строением и химическим составом можно с большой долей уверенности предполагать их педогенное происхождение.

Присутствие конкреций такой формы в зональных почвах является следствием плохого дренажа, переувлажнения и свидетельством глеевого процесса. Содержится много указаний на существование тесной связи образования железо-марганцевых конкреций и процесса оглеения [32]. Применительно к молодым почвам техногенных ландшафтов присутствие конкреций также может указывать на возникновение условий глеегенеза в связи с их существенным переуплотнением и сезонным переувлажнением. Отметим, что наличие конкреций указывает на существование в молодых

почвах контрастного окислительно-восстановительного режима, тогда как ранее в них признавалось абсолютное господство окислительных процессов [33, 13]. В зональных почвах такая контрастность режима, наряду с периодическим промыванием почвы, приводит к образованию элювиальных подзолистых горизонтов [32].

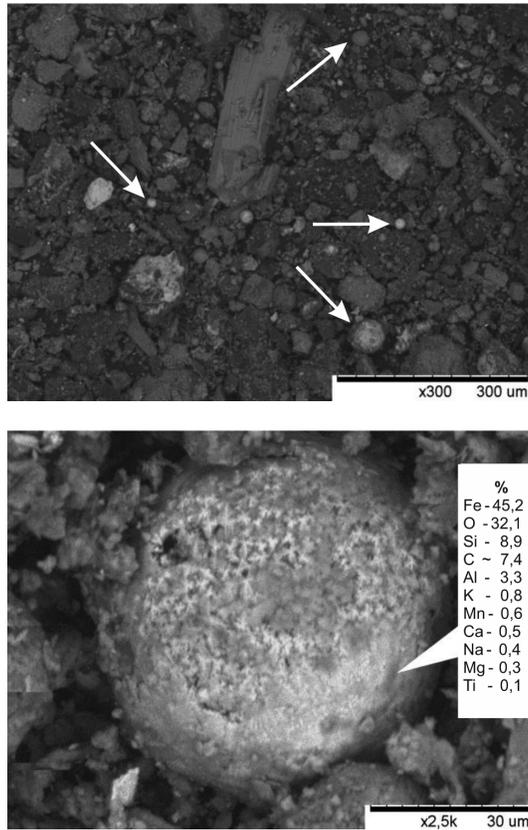


Рис. 5. Железистые новообразования в почвах техногенных ландшафтов.  
Фото Д.А. Соколова, С.В. Лойко /

Fig. 5. Ferruginous concretions in soils of technogenic landscapes.  
Photo DA Sokolov, SV Loyko

Принимая во внимание концепцию Ф.Р. Зайделямана [34] о подзолинии как об одной из форм глееобразования, можно сделать вывод о возникновении в молодых почвах техногенных ландшафтов предпосылок для развития и глеевого и подзолистого процессов. В случае возникновения благоприятных условий дальнейшее развитие молодых почв будет сопровождаться формированием элювиальных горизонтов и выносом продуктов трансформации материала отвалов.

Рассмотренные процессы нельзя назвать главными в изученных молодых почвах субгумидных районов. На современных стадиях развития эмбриоземов ведущим остается процесс гумусонакопления. В дальнейшем при интенсификации элювиально-глеевого процесса развитие молодых почв будет проходить с формированием почв, близких по своим режимам не к черноземам, как считалось ранее [13], а к серым лесным.

Выявленное в процессе исследований единственное отличие микроконкреций, наблюдаемых в почвах техногенных ландшафтов, от таковых в зональных заключается в ином соотношении железа и марганца. На рис. 5 (нижний снимок) видно, что отношение Fe/Mn составляет 75, в то время как в дерново-подзолистых и серых лесных почвах оно колеблется в пределах от 2 (в гумусовых), до 25 (в элювиальных разной степени оглеенных горизонтах) [35–37]. По нашему мнению, такое несоответствие обусловлено не столько особенностями формирования конкреций в эмбриоземах, сколько различными методологическими подходами к их изучению. Дело в том, что при анализе железисто-марганцевых конкреций традиционными методами определяется элементный состав новообразования в целом, в то время как при использовании сканирующей электронной микроскопии анализируется только верхний его слой мощностью 1 мкм. Как было установлено В.Н. Шобой [38], формирование подобных новообразований происходит в результате биологической сегрегации с последующим физико-химическим осаждением на поверхность конкреции железа и марганца. Поскольку окислительно-восстановительные пары  $Fe^{2+}$ – $Fe^{3+}$  и  $Mn^{2+}$ – $Mn^{4+}$  имеют разные стандартные потенциалы, во многом определяющие растворимость этих элементов [39, 40], следует, что образование конкреции сопровождается попеременным их осаждением. В итоге она имеет дифференцированное по содержанию элементов слоистое строение. Отношение Fe/Mn говорит не о высокой степени гидроморфизма [34], а о резко контрастном окислительно-восстановительном режиме эмбриоземов.

### Выводы

Таким образом, морфологические исследования почв техногенных ландшафтов Сибири с использованием сканирующей электронной микроскопии позволили выявить следующее.

1. Микромасса исследуемых почв характеризуется преобладанием унаследованных породных признаков. В силу сравнительной непродолжительности существования эмбриоземов она крайне редко ассоциирована в микроагрегаты. Единичные агрегаты свойственны гумусово-аккумулятивному эмбриоземам старых отвалов, сформированным в условиях субгумидного климата. Форма этих образований говорит о слабой переработанности субстрата структурообразовательными процессами.

2. Тонко- и грубодисперсные частицы эмбриоземов имеют пластинчатую форму. Благодаря этому в процессе функционирования молодых почв про-

исходит их уплотнение с образованием водоупорных слоев, что в условиях гумидного и субгумидного климата приводит к сезонному переувлажнению почв и создает предпосылки для глеевого и подзолистого процессов. Формируемый в результате контрастный окислительно-восстановительный режим сопровождается образованием железисто-марганцевых конкреций.

3. В гумидном климате в условиях кратковременно-застойного водного режима происходит оподзоливание верхней части профиля. Учитывая зональную специфику, дальнейшая эволюция почв будет сопровождаться формированием мощных элювиальных горизонтов и выносом продуктов трансформации материала отвалов.

4. В субгумидном климате в благоприятных условиях синхронного течения элювиально-глеевого процесса и гумусонакопления развитие молодых почв будет проходить с формированием почв, близких по своим режимам не к черноземам, как считалось ранее, а к серым лесным.

5. Почвы техногенных ландшафтов аридных областей характеризуются более выраженным ксероморфизмом по сравнению с зональными. В этих условиях процесс трансформации органического вещества сопровождается не гумификацией, а мумификацией растительных остатков. В итоге эволюция почв на поверхности отвалов каменноугольных разрезов достигает только органо-аккумулятивной, реже – дерновой стадии почвообразования.

### *Литература*

1. *Потапов В.П., Мазикин В.П., Счастливцев Е.Л., Вашилаева Н.Ю.* Геоэкология угледобывающих районов Кузбасса. Новосибирск : Наука, 2005. 660 с.
2. *Андроханов В.А., Курачев В.М.* Почвенно-экологическое состояние техногенных ландшафтов: динамика и оценка. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2010. 224 с.
3. *Глушков А.Н., Бондарь Г.В., Мун С.А., Ларин С.А., Браиловский В.В., Чухров Ю.С., Магарилл Ю.А., Зинчук С.Ф., Гриценко С.В., Кузнецова Л.Н., Дмуховская Е.А., Нильсен Н.Т.* Заболеваемость раком легкого населения угледобывающих районов России и Украины // *Здравоохранение РФ*. 2009. № 5. С. 37–40.
4. *Костенков Н.М., Пуртова Л.Н.* Общие закономерности формирования почв на отвальных породах и их гумусовое состояние // *Вестник КрасГАУ*. 2009. № 6. С. 17–23.
5. *Комачкова И.В.* Экологическое состояние почв техногенных ландшафтов юга Приморья // *Вестник КрасГАУ*. 2012. № 2. С. 68–73.
6. *Назаркина А.В., Крупская Л.Т., Арефьева О.Д., Дербенцева А.М., Трегубова В.Г., Самчинская Л.П., Бровка П.Ф., Костенков Н.М., Степанова А.И., Волобуева Н.Г., Черновалова А.В.* Техногенная трансформация свойств почв угольных и горнопромышленных комплексов. Владивосток : Изд. Дом ДВФУ, 2012. 143 с.
7. *Чурова В.В., Шугалей Л.С.* Особенности макроморфогенеза почв на отвалах угольных разрезов Назаровской котловины // *Вестник КрасГАУ*. 2007. № 1. С. 61–70.
8. *Бабаев М.В., Кураченко Н.Л.* Микроструктурная организация почв техногенных ландшафтов Назаровской котловины // *Вестник КрасГАУ*. 2011. № 7. С. 66–72.
9. *Лопатовская О.Г., Двуреченский В.Г., Лазарева С.Д., Киселева Н.Д.* Почвы техногенных ландшафтов гипсового рудника «Новонкутский» в Приангарье // *Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология*. 2012. № 2. С. 81–87.
10. *Шугалей Л.С., Чурова В.В.* Почвообразование в техногенных ландшафтах лесостепи Назаровской котловины Средней Сибири // *Почвоведение*. 2012. № 3. С. 246–256.

11. *Рагим-Заде Ф.К.* Техногенные элювии вскрышных пород угольных месторождений Сибири, оценка их пригодности для восстановления почвенного покрова : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1977. 22 с.
12. *Курачев В.М., Андроханов В.А.* Классификация почв техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2002. № 3. С. 255–261.
13. *Андроханов В.А.* Специфика и генезис почвенного покрова техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. 2005. №5. С. 795–800.
14. *Соколов Д.А., Кулижский С.П., Доможакова Е.А., Госсен И.Н.* Особенности формирования почв техногенных ландшафтов в различных природно-климатических зонах юга Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2012. № 364. С. 225–229.
15. *Махонина Г.И.* Экологические аспекты почвообразования в техногенных экосистемах Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2003. 356 с.
16. *Солнцева Н.П., Герасимова М.И., Рубилина Н.Е.* Морфогенетический анализ техногенно преобразованных почв // Почвоведение. 1990. № 8. С. 124–129.
17. *Абакумов Е.В., Гагарина Э.И.* Почвообразование в посттехногенных экосистемах карьеров на Северо-Западе Русской равнины. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2006. 208 с.
18. *Переверзев В.Н., Ивлиев А.И., Горбунов А.В., Ляпунов С.М.* Первичное почвообразование на отвалах обогащения апатито-нефелиновых руд Кольского полуострова // Почвоведение. 2007. № 8. С. 1006–1013.
19. *Абакумов Е.В., Максимова Е.И., Лагода А.В., Копцева Е.М.* Почвообразование на отвалах карьеров по добыче известняка и глин в районе г. Ухта // Почвоведение. 2011. № 4. С. 417–423.
20. *Гаджиев И.М., Курачев В.М.* Экология и рекультивация техногенных ландшафтов. Новосибирск : Наука, 1992. 305 с.
21. *Полевой* определитель почв России. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
22. *Турсина Т.В., Морозова Т.Д.* Основные этапы развития микроморфологии почв в России // Почвоведение. 2011. № 7. С. 878–893.
23. *Добровольский Г.В., Шоба С.А.* Растровая электронная микроскопия почв. М. : Изд-во Мос. ун-та, 1978. 144 с.
24. *Соколов Д.А.* Географо-генетическая концепция характеристики почв отвалов каменноугольных разрезов Сибири // Природно-техногенные комплексы: рекультивация и устойчивое функционирование : материалы международной научной конференции. Новосибирск ; Новокузнецк, 2013. С. 173–178.
25. *Семина И.С., Беланов И.П., Шипилова А.М., Андроханов В.А.* Природно-техногенные комплексы Кузбасса: Свойства и режимы функционирования. Новосибирск : Наука, 2013. 396 с.
26. *Госсен И.Н.* Водопроницаемость почв на участках рекультивации различного направления // Рекультивация нарушенных земель в Сибири. Кемерово, 2009. С. 8–10.
27. *Герасимова М.И., Губин С.В., Шоба С.А.* Микроморфология почв природных зон СССР. Пушино : ОНТИ ПНЦ РАН, 1992. 214 с.
28. *Волковинцер В.И.* О почвообразовании в степных котловинах юга Сибири // Почвоведение. 1969. № 8. С. 3–11.
29. *Куминова А.В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. 205 с.
30. *Волковинцер В.И.* Степные криоаридные почвы. Новосибирск : Наука, 1978. 208 с.
31. *Гуркова Е.А.* Почвенно-географическая специфика Центрально-Тувинской котловины : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 19 с.
32. *Зайдельман Ф.Р.* Генезис и экологические основы мелиорации почв и ландшафтов. М. : КДУ, 2009. 720 с.

33. Андроханов В.А., Куляпина Е.Д., Курачев В.М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. 151 с.
34. Зайдельман Ф.Р. Подзоло- и глееобразование. М. : Наука, 1974. 208 с.
35. Ковалев Р.В., Корсунов В.М., Шоба В.Н. Процессы и продукты почвообразования в темнохвойных лесах. Новосибирск : Наука, 1981. 121 с.
36. Шоба С.А., Балабко П.Н. Микростроение и состав марганцево-железистых новообразований почв лесной зоны // Микроморфология, диагностика почв и почвообразовательных процессов. М. : Наука, 1983. С. 21–33.
37. Зайдельман Ф.Р., Никифорова А.С. Классификация, свойства и информационное значение марганцево-железистых конкреционных новообразований // Память почв. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. С. 314–351.
38. Шоба В.Н. Миграция и аккумуляция продуктов почвообразования в дерново-глубокоподзолистых поверхностно-оглееных почвах Салаира : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1978. 20 с.
39. Кауричев И.С., Орлов Д.С. Окислительно-восстановительные процессы и их роль в генезисе и плодородии почв. М. : Колос, 1982. 247 с.
40. Водяницкий Ю.Н. Тяжелые и сверхтяжелые металлы и металлоиды в загрязненных почвах. М. : Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2009. 184 с.

Поступила 12.02.2014 г.; повторно 15.07.2014 г.; принята 25.07.2014 г.

#### Авторский коллектив:

**Соколов Денис Александрович** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории рекультивации почв Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия). E-mail: [sokolovdenis@mail.ru](mailto:sokolovdenis@mail.ru)

**Кулижский Сергей Павлинович** – д-р биол. наук, проректор по социальным вопросам Томского государственного университета (г. Томск, Россия). E-mail: [kulizhskiy@yandex.ru](mailto:kulizhskiy@yandex.ru)

**Лойко Сергей Васильевич** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Томского государственного университета (г. Томск, Россия). E-mail: [s.loyko@yandex.ru](mailto:s.loyko@yandex.ru)

**Доможакова Евгения Александровна** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия и геоэкологии Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН (г. Кызыл, Республика Тыва, Россия). E-mail: [sollygeohennet@mail.ru](mailto:sollygeohennet@mail.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 36–52*

\*Denis A. Sokolov<sup>1</sup>, Sergey P. Kulizskiy<sup>2</sup>, Sergey V. Loyko<sup>2</sup>, Evgenia A. Domozhakova

<sup>1</sup>Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation.

E-mail: [sokolovdenis@mail.ru](mailto:sokolovdenis@mail.ru)

<sup>2</sup>Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.

<sup>3</sup>Tuvan Institute for the Exploration of Natural Resources, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Kyzyl, Republic of Tuva, Russian Federation.

### Using electronic scanning microscopy for diagnostics of soil-forming processes on the surface of coal-mine dumps in Siberia

The aim of our research was to define micro- and submicromorphological features of soils of technogenic landscapes of Siberia by using electronic scanning microscopy and to evaluate the character of the ongoing processes.

We studied young soils of technogenic landscapes formed on the surface of coal-mine dumps and widely presented in different regions of West-Siberian Federal District. We analyzed soils of autonomic positions of technogenic landscapes located in humid, sub-humid (mountain-taiga and forest-steppe zones of Kemerovo oblast), semi-arid (the steppe of Khakassia), arid and arid extra-continental (the steppe of Tuva) climate.

The results of our research showed that micro-mass of soils under consideration is characterized by prevalence of inherited rock properties. It is very rarely associated into micro-aggregates in view of relatively short time of embryozems existing. Single aggregates are peculiar to humus-accumulative embryozems of old dumps formed under conditions of sub-humid climate. The shape of such formations is evidence of inefficient retreatment of substrate by structure-organizing processes. Moreover, finely and roughly dispersed particles of embryozems are plate-shaped. Due to it, in the process of functioning, young soils are consolidated, forming a waterproof stratum, what leads to seasonal waterlog of soils and creates prerequisites for gley and podzol processes under conditions of humid and sub-humid climate. We established that in humid climate under conditions of short-time stagnant water regime, there is podzolization of the upper part of soil profile. Taking into account the zonal specifics, later evolution of soils will be accompanied by forming thick eluvial horizons and removing products of dump material transformation. In sub-humid climate with favorable conditions of coincident gley and podzol processes and humus accumulating, the development of young soils will go on with forming of soils with properties close not to chernozems, as thought previously, but forest grey soils. Soils of technogenic landscapes of arid regions are characterized by more expressed xeromorphism in comparison with zonal soils. Under these conditions, the process of organic substance transformation is accompanied not by humification but mummification of organic residues. As a result, soil evolution on coal-mine dump surface only comes up to organo-accumulative, rarely peat, stage of soil-formation.

**Acknowledgments:** This work was supported by RFBR (13-04-90773 мол\_рф\_нр).  
*The article contains 5 fig., 1 table, 40 ref.*

**Keywords:** man-caused landscapes; soil-forming processes; micromorphology; evolution of soils; embryozems; coal-mine dumps; zonal soils.

### References

1. Potapov VP, Mazikin VP, Schastlivtsev EL, Vashlayeva NY. Geoekologiya ugledobyvayushchikh rayonov Kuzbassa [Geo-ecology of Kuzbass coal mining areas]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 2005. 660 p. In Russian
2. Androkhanov VA, Kurachev VM. Pochvenno-ekologicheskoe sostoyanie tekhnogennykh landshaftov: dinamika i otsenka [Soil-ecological state of technogenic landscapes: dynamics and evaluation]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publishing House; 2010. 224 p. In Russian
3. Glushkov AN, Bondar GV, Mun SA, Larin SA, Brailovsky VV, Chukhrov YuS, Magarill YuA, Zinchuk SF, Grishchenko SV, Kuznetsova LN, Dmukhovskaya YeA, Nilsen NT. The incidence of lung cancer in coal-mining regions of Russia and Ukraine. *Health Care of the Russian Federation*. 2009;6:17-23. In Russian
4. Kostenkov NM, Purtova LN. General regularities of soil forming on debris and their humus state. *Krasnoyarsk State Agrarian University Journal*. 2009;5:37-40. In Russian
5. Komachkova IV. Soil ecological condition in the Southern Primorye technogenic landscapes. *Krasnoyarsk State Agrarian University Journal*. 2012;2:68-73. In Russian
6. Nazarkina AV, Krupskaya LT, Arefeva OD, Derbentseva AM, Tregubova VG, Samchinskaya LP, Brovko PF, Kostenkov NM, Stepanova AI, Volobueva NG, Chernovalov AV. Tekh-

- nogennaya transformatsiya svoystv pochv ugol'nykh i gornopromyshlennykh kompleksov [Technogenic transformation of soil properties of coal and metallurgical complexes]. Vladivostok: Far Eastern Federal University Publishing House; 2012. 143 p. In Russian
7. Chuprova VV, Shugalei LS. Characteristics of soils macro-morphogenesis on surface of the Nazarovskaya depression coal mines. *Krasnoyarsk State Agrarian University Journal*. 2007;1:61-70. In Russian
  8. Babaev MV, Kurachenko NL. Soil microstructural organization in technogenic landscapes of the Nazarovskaya depression. *Krasnoyarsk State Agrarian University Journal*. 2011;7:66-72. In Russian
  9. Lopatovskaya OG, Dvurechensky VG, Lazareva SD, Kiseleva ND. Soils of technogenic landscapes at Novonukutsky gypsum mine in Preangaria. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Biology. Ecology*. 2012;2:81-87. In Russian
  10. Shugalei LS, Chuprova VV. Soil formation in the technogenic forest-steppe landscapes of the Nazarovskaya depression in Western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2012;3:246-256. doi: [10.1134/S1064229312030106](https://doi.org/10.1134/S1064229312030106)
  11. Ragim-Zade FK. Tekhnogennye elyuvii vskryshnykh porod ugol'nykh mestorozhdeniy Sibiri, otsenka ikh prigodnosti dlya vosstanovleniya pochvennogo pokrova [Technogenic residual rocks of overburden coal deposits in Siberia and assessment of their suitability for soil restoration] [CandSci Dissertation Abstract]. Novosibirsk: ISSA SB AS USSR; 1977. 22 p. In Russian
  12. Kurachev VM, Androkhanov VA. Klassifikatsiya pochv tekhnogennykh landshaftov [Classification of technogenic landscapes soils. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2002;3:255-261. In Russian
  13. Androkhanov VA. Spetsifika i genezis pochvennogo pokrova tekhnogennykh landshaftov [Characteristics and genesis of soil surface of technogenic landscapes]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2005;5:795-800. In Russian
  14. Sokolov DA, Kulizskiy SP, Domozhakova EA, Gossen IN. Soil forming features under different environmental conditions in man-caused landscapes of South Siberia. *Tomsk State University Journal*. 2012;364:225-229. In Russian
  15. Makhonina GI. Ekologicheskie aspekty pochvoobrazovaniya v tekhnogennykh ekosistemakh Urala [Environmental aspects of soil formation in technogenic ecosystems of the Urals]. Yekaterinburg: Ural University Publishing House; 2003, 356 p. In Russian
  16. Solntseva NP, Gerasimova MI, Rubilina NE. Morfogeneticheskiy analiz tekhnogenno preobrazovannykh pochv. Pochvovedenie. Morphogenetic analysis of technologically transformed soils. *Soviet Soil Science*. 1990;8:124-129. In Russian
  17. Abakumov EV, Gagarina EI. *Pochvoobrazovanie v posttekhnogennykh ekosistemakh kar'erov na Severo-Zapade Russkoy ravniny* [Soil formation in post-mining ecosystems on the North-West of the Russian plain]. Saint Petersburg: Publishing House of Saint Petersburg University; 2006. 208 p. In Russian
  18. Pereverzev VN, Ivliev AI, Gorbunov AV, Lyapunov SM. Primary pedogenesis in the tailings of apatite-nepheline ores on the Kola Peninsula. *Eurasian Soil Science*. 2007;8:900-906. doi: [10.1134/S1064229307080133](https://doi.org/10.1134/S1064229307080133)
  19. Abakumov EV, Maksimova EI, Lagoda AV, Koptseva EM. Soil formation in the quarries for limestone and clay production in the Ukhta region. *Eurasian Soil Science*. 2011;4:380-385. doi: [10.1134/S1064229311040028](https://doi.org/10.1134/S1064229311040028)
  20. Gadzhiev IM, Kurachev VM. Ekologiya i rekul'tivatsiya tekhnogennykh landshaftov [Ecology and reclamation of technogenic landscapes]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1992. 305 p. In Russian
  21. Polevoy opredelitel' pochv Rossii [Russian soil field guide]. Ostriкова KT, editor. Moscow: Soil institute in name of VV Dokuchaev; 2008. 182 p. In Russian

22. Tursina TV, Morozova TD. Major stages of the development of soil micromorphology in Russia. *Eurasian Soil Science*. 2011;7:809-823. doi: [10.1134/S1064229311070143](https://doi.org/10.1134/S1064229311070143)
23. Dobrovolsky GV, Shoba SA. Rastrovaya elektronnaya mikroskopiya pochv [Raster electron microscopy of soils]. Moscow: Moscow University Publishing House; 1978. 144 p. In Russian
24. Sokolov DA. Geografo-geneticheskaya kontseptsiya kharakteristiki pochv otvalov kamennougol'nykh razrezov Sibiri [Geographic and genetic characteristics of the concept of soil dumps of coal mines of Siberia]. *Prirodno-tekhnogennyye komplekсы: rekul'tivatsiya i ustoychivoe funktsionirovanie* [In: Natural and Technogenic Systems: Recultivation and Sustainability. Proc. of the International Conference]. Novosibirsk-Novokuznetsk: Izdatel'stvo Okarina; 2013. p. 173-178. In Russian
25. Semina IS, Belanov IP, Shipilova AM, Androkhonov VA. Prirodno-tekhnogennyye komplekсы Kuzbassa: Svoystva i rezhimy funktsionirovaniya [Natural and industrial complexes of Kuzbass: Properties and modes of operation]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 2013. 396 p. In Russian
26. Gossen IN. Vodopronitsaemost' pochv na uchastkakh rekul'tivatsii razlichnogo napravleniya [Water permeability of soil on restoration areas of different kinds]. *Rekul'tivatsiya narushennykh zemel' v Sibiri* [In: Recultivation of disturbed lands in Siberia]. Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: Publishing House; 2009. p. 8-10. In Russian
27. Gerasimova MI, Gubin SV, Shoba SA. Mikromorfologiya pochv prirodnykh zon SSSR [Soil micromorphology on natural areas of the USSR]. Pushchino: ONTI PCS RAS; 1992. 214 p. In Russian
28. Volkovintser VI. O pochvoobrazovanii v stepnykh kotlovinakh yuga Sibiri [On soil formation in steppe depressions on the south of Siberia]. *Pochvovedenie*. 1969;8:3-11. In Russian
29. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [Vegetation cover of the Altai Mountains]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Academy of Sciences USSR Publishing House; 1960. 205 p. In Russian
30. Volkovintser VI. Stepnye krioaridnye pochvy [Steppe cryoarid soils]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publishing House; 1978. 208 p. In Russian
31. Gurkova EA. Pochvenno-geograficheskaya spetsifika Tsentral'no-Tuvinskoy kotloviny [Soil and geographical specifics of the Central Tuva depression] [CandSci Dissertation Abstract]. Novosibirsk: ISSA SB RAS Publishing House; 2009. 19 p. In Russian
32. Zaidel'man FR. Genezis i ekologicheskie osnovy melioratsii pochv i landshaftov [Genesis and ecological basis of soils and landscape modifications]. Moscow: KDU Publishing House; 2009. 720 p. In Russian
33. Androkhonov VA, Kulyapina ED, Kurachev VM. Pochvy tekhnogennykh landshaftov: genezis i evolyutsiya [Soils of technogenic landscapes: genesis and evolution]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publishing House; 2004. 151 p. In Russian
34. Zaidel'man FR. Podzolo- i gleobrazovanie [Podzolization and gleyzation]. Moscow: Nauka Publishing House; 1974. 208 p. In Russian.
35. Kovalev RV, Korsunov VM, Shoba VN. Protsessy i produkty pochvoobrazovaniya v temnokhvoynykh lesakh [Processes and products of soil formations in dark coniferous forests]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publishing House; 1981. 121 p. In Russian
36. Shoba SA, Balabko PN. Mikrostroenie i sostav margantsevo-zhelezistykh novoobrazovaniy pochv lesnoy zony [Microstructure and composition of manganese and ferriferous concretions of forest soils]. *Mikromorfologiya, diagnostika pochv i pochvoobrazovatel'nykh protsessov* [In: Micromorphology, diagnosis of soils and soil formation processes]. Targulian VO, editor. Moscow: Nauka Publishing House; 1983. p. 21-33. In Russian
37. Zaidel'man FR, Nikiforov AS. Klassifikatsiya, svoystva i informatsionnoe znachenie margantsevo-zhelezistykh konkretnykh novoobrazovaniy [Classification, properties and

- informative value of manganese and ferriferous concretions]. *Pamyat' pochv* [In: Memory soil: Soil as a Memory of Biosphere-Geosphere-Antroposphere Interactions]. Targulian VO, Goryachkin SV, editors. Moscow: Publishers LKI; 2008. p. 314-351. In Russian.
38. *Shoba VN*. Migratsiya akkumulyatsiya produktov pochvoobrazovaniya v dernovo-glubokopodzolistykh poverkhnostno-ogleenykh pochvakh Salaira [Migration and accumulation of soil formation products in sod and deeply podzolic surfaced gleyed soils of Salair] [Cand-Sci Dissertation Abstract]. Novosibirsk: ISSA SB AS USSR; 1978. 20 p. In Russian
39. *Kaurichev IS, Orlov DS*. Okislitel'no-vosstanovitel'nye protsessy i ikh rol' v genezise i plodorodii pochv [Redox processes and their role in genesis and fertility of soils]. Moscow: Kolos Publishing House; 1982. 247 p. In Russian
40. *Vodyanitsky YN*. Tyazhelye i sverkhtyazhelye metally i metalloidy v zagryaznennykh pochvakh [Heavy and extra-heavy metals and metalloids in contaminated soils]. Moscow: VV Dokuchaev Soil Science Institute; 2009. 184 p. In Russian

*Received 12 February 2014;*

*Revised 15 July 2014;*

*Accepted 25 July 2014*

Sokolov DA, Kulizskiy SP, Loyko SV, Domozhakova EA. Using electronic scanning microscopy for diagnostics of soil-forming processes on the surface of coal-mine dumps in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):36-52. In Russian, English Summary.

## БОТАНИКА

УДК 581.93+581.524

Н.И. Андреяшкина

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

### **Изменение основных характеристик фитоценозов с участием *Larix sibirica* Ledeb. в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале**

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках INTAS, грант № 01 – 0052.

*Обследованы фитоценозы разных стадий лесообразовательного процесса на высотном профиле (182–300 м над уровнем моря) в районе горы Черной (66°47'–66°49' с.ш., 65°30'–65°35' в.д.) на Полярном Урале. Установлено, что сообщества в значительной степени сходны по флористическому составу. По высотному градиенту – от лиственничных лесов и редколесий к тундрам с одиночными деревьями – возрастает доля видов арктической фракции, меняется структура и соотношение надземной и подземной фитомассы, снижаются запас фитомассы, годичный прирост надземных частей растений и скорость разложения растительного материала. Продукционные и деструкционные процессы в лиственничных сообществах весьма интенсивны на Полярном Урале по сравнению с некоторыми другими регионами Субарктики.*

**Ключевые слова:** *высотный градиент; флористическое сходство; запас и структура фитомассы; годичный прирост; скорость разложения.*

#### **Введение**

На Полярном Урале в течение последних 90 лет в связи с потеплением и возрастанием влажности климата в пределах экотона верхней границы леса выявлено значительное увеличение площади редколесий и лесов за счет облесения тундр и повышения густоты ранее произраставших древостоев [1]. Известно также, что климатические условия в большей степени влияют на динамику древесного яруса [2]. Однако для более полной реакции сообществ на изменения климата необходим анализ состава и структуры не только древесного, но и нижних ярусов. Кроме того, характеристика современного состояния сообществ важна в плане изучения биоразнообразия растительного мира и сравнения с растительностью других районов Крайнего Севера.

Цель данной работы – оценка современного состояния фитоценозов с участием *Larix sibirica* Ledeb. (флористическое разнообразие, структу-

ра, некоторые аспекты продукционного и деструкционного процессов) на высотном профиле I, заложенном С.Г. Шиятовым в 1960-х гг. в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале. В период 2002–2005 гг. профиль был использован в рамках международного проекта ИНТАС в качестве базового для изучения реакции различных компонентов лесотундровых экосистем на изменения климата. Данный профиль имеет большое значение в системе экологического мониторинга на полярно-уральском полигоне [3].

### Материалы и методики исследования

Профиль (длина 860 м, ширина 80 м в верхней части и 40 м в нижней) был заложен на восточном склоне сопки 312,8 м, вершина которой находится в 4 км от горы Черной ( $66^{\circ}47' - 66^{\circ}49'$  с.ш.,  $65^{\circ}30' - 65^{\circ}35'$  в.д.) на Полярном Урале. Для оценки состава, структуры и пространственного распределения фитоценозов профиль был разбит на квадраты (пробные площади) размером  $20 \times 20$  м. Квадраты со сходным растительным покровом объединены в выделы (всего 25). В связи с проведением работ по международному проекту ИНТАС были взяты дополнительные пробные площади – выше выдела 1 (уровень 1 – тундра), рядом с выделом 17 (уровень 3 – редколесье) и в самой нижней части профиля (уровень 5 – лес) – для оценки запаса и структуры фитомассы, годичного прироста, а также скорости разложения растительного материала. Как на выделах, так и на уровнях геоботанические описания выполнены автором на пробных площадях  $20 \times 20$  м в 3-кратной повторности. В сообществах с разновозрастным древесным ярусом взято по 9 пробных площадей (по 3 выдела). Для каждой пробной площади составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников. Проведен глазомерный учет проективного покрытия (ПП) общего и по ярусам (кустарниковый, травяно-кустарничковый, мохово-лишайниковый или моховой).

На профиле представлены фитоценозы, находящиеся на разных стадиях лесообразовательного процесса. К лесу отнесены сообщества, в которых среднее расстояние между деревьями составляет менее 7–10 м, к редколесьям – от 7–10 до 20–30 м, к рединам – от 20–30 до 50–60 м, а в тундрах с одиночными деревьями – свыше 50–60 м [1]. Современные древостои состоят из перестойного (310–370 лет), средневозрастного (150–220 лет) и молодого (до 80–90 лет) поколений. Сообщества той или иной стадии ранжированы по одному из ведущих факторов среды – увлажнению экотопа, степень которой адекватно отражается в экологической структуре ценофлор в сочетании с брיוиндикацией условий среды.

На профиле (уровни 1, 3, 5) для выявления закономерностей накопления и распределения запаса фитомассы лиственницы сибирской по фракциям были проанализированы 33 модельных дерева [4]. На каждом уровне для

оценки запаса и структуры надземной фитомассы кустарников было взято по 12–16 площадок размером 1×1 м, а для всех остальных видов растений – по 16 площадок размером 25×25 см. На последних площадках были вырезаны почвенные монолиты для учета запаса и структуры подземной фитомассы сообществ, а также массы подстилки. Разделение фитомассы на надземную и подземную проводили по границе живых и отмерших частей мохово-лишайниковой / лишайниково-моховой дернины, при отсутствии мхов и лишайников – на уровне поверхности почвы. В надземной части фитомассы определен неполный годичный прирост: у лиственницы – масса хвои, у растений нижних ярусов – масса листьев и стеблей текущего года. Прирост мохообразных и лишайников рассчитан по [5].

Для оценки скорости разложения растительного материала использован метод сетчатых мешочков (размер 10×10 см) с ячейей 1 мм. В качестве образцов растений взяты бурые листья (хвоя), корни и корневища толщиной до 2 мм (навеска около 1 г в воздушно-сухом состоянии). Капроновые мешочки с листьями (хвоей) были заложены на границе между бурыми частями мхов и органомненными горизонтами почвы, где сконцентрирована основная масса органических остатков (листья, мелкие веточки), а с корнями – в органомненные горизонты почвы. Скорость разложения определяли по изменению массы абсолютно сухого образца (10-кратная повторность в каждом сообществе) за год. Опыт сопровождался регистрацией температуры почвы. Погодные условия в отдельные годы сильно варьировали: вегетационный период 2002 г. был умеренно теплым и влажным, а период 2003–2005 гг. – теплым и засушливым. Для оценки влияния факторов (высота над уровнем моря, погодные условия вегетационных сезонов, фракционный состав растительного опада) на деструкционные процессы выполнен дисперсионный анализ в программе StatSoft STATISTICA 5.5. (Stat. Soft. Inc.: 2001).

Для оценки биологической активности почвы (выделы 5, 15, 17, 19, 22) взята стандартная целлюлоза (Photo soft extra, Borregaard A/S Sarpsborg, Norway), которая широко использовалась в 60-е гг. прошлого столетия в рамках Международной Биологической Программы [6]. Скорость разложения целлюлозы (картон 5×5 см, толщина 1 мм) оценивали по изменению массы абсолютно сухого образца (17-кратная повторность на каждом выделе) за 3 года.

Геоботанические описания сообществ, а также частные аспекты исследований опубликованы ранее [7–10]. Названия видов сосудистых растений даны по [11]. Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и широтным географическим фракциям с учетом жизненных форм устанавливали по [12], видов мхов к экологическим группам – по [13]. Флористическое сходство оценивали по значениям коэффициента Сьеренсена ( $K_c$ , %).

### Результаты исследования и обсуждение

Известно, что состав и структура растительных сообществ, а также показатели продукционного и деструкционного процессов – индикаторы общего

комплекса условий среды обитания. Смена стадий лесообразовательного процесса в горах связана как с изменениями условий экотопа, включая заснеженность, особенности почво-грунтов (каменистость, степень увлажнения, состав горных пород), так и с высотными уровнями. На данном профиле сообщества разных стадий сукцессии приурочены к 5 типам экотопов. В периодически сухих экотопах мощность снежного покрова 15–30 см в тундровых сообществах и не менее 50 см в речине, отмечается незначительное скопление мелкозема или выражен сильно каменистый и маломощный почвенный профиль. В экотопах с переменным увлажнением мощность снежного покрова варьирует от 2–2,5 до 4–5 м, почвенный покров сильно каменистый. В экотопах, покрытых листовенничными редколесьями и лесами, мощность снежного покрова достигает 0,75–3 м и хорошо выражен суглинистый почвенный профиль.

Хотя результаты анализа флористического разнообразия и структуры растительных сообществ Полярного Урала опубликованы ранее [8], целесообразно обратить внимание на следующие данные. В 5 типах экотопов выявлено 96 видов сосудистых растений, относящихся к 33 семействам. По числу видов преобладают семейства Poaceae (13), Cyperaceae (11), Asteraceae (8), Caryophyllaceae (7), Scrophulariaceae (6), Ericaceae, Salicaceae и Ranunculaceae (по 5), Junceae (4). Высока доля видов травянистых растений (83% от общего числа). Самая низкая видовая насыщенность – 26–33 вида на выдел – наблюдается в редколесьях, приуроченных к умеренно влажным экотопам, где ПП мхов достигает 70–80% (табл. 1). Редколесья и леса – влажные экотопы – показывают существенные различия по числу видов: соответственно 49–61 на выдел или 70 на 3 выдела и 41–47 на выдел или 57 на 3 выдела. Большее число видов на единицу площади в редколесьях может быть следствием нарушенности преимущественно мохового покрова (ПП не превышает 30–50%) в связи со стоком вод с вышележащих участков, что позволило внедриться новым видам.

Достаточно четкие различия ( $K_C = 41\%$ ) в видовом составе сосудистых растений выражены между сообществами самой верхней и нижней частей профиля – между тундровым на 1-м уровне и лесным на 5-м уровне. При сравнении состава сообществ, приуроченных к экотопам периодически сухим и с переменным увлажнением, значения  $K_C$  находятся в пределах 51–66%, что свидетельствует о существенном сходстве ценофлор на каменистых мало- и многоснежных участках. Значения  $K_C$  между разными участками редколесий варьируют в диапазоне от 47 (выделы 4 и 23) до 88% (выдел 5 и 3-й уровень), лесных сообществ – от 63 (выдел 22 и 5-й уровень) до 89% (выделы 15 и 19). Как видно, наибольшее флористическое сходство выражено между сообществами одного и того же типа экотопа (см. табл. 1). Более того, редколесья и леса смежных выделов очень близки ( $K_C = 89$  и 83% соответственно) по видовому составу растений нижних ярусов, и этому, безусловно, способствует поверхностный сток вод. Высокое сходство ценофлор обусловлено в основном числом общих, большей частью малообильных, видов травянистых растений.

Таблица 1 / Table 1  
**Объекты исследований: положение на высотном профиле, распределение видового состава сосудистых растений по широтным географическим фракциям и некоторые характеристики древостоев (Полярный Урал) / Research objects: position on altitudinal profile, distribution of vascular plant species according to latitudinal geographical fractions and some characteristics of stands (the Polar Urals)**

Тип экотопа / Ecotope type	Высота над уровнем моря, м / Altitude, m	Название сообщества / Community	Шифр / Code		Число видов на площадь / Number of species per square		Географическая фракция, % * / Geographical fraction, percentage *			Число деревьев / га / Number of trees per ha	Фитомасса древостоя, ц/га ** / Stand phytomass, dt/ha **
			выдела / division	уровня / level	20×20 м	Σ	A	ГА	Б		
Периодически сухие / Periodically dry	298–300	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником и одиночными деревьями / Dwarf shrub-moss-lichen tundra with shrubs and single trees	1	1	36	48	50	31	19	нет данных / по data	0,8
	253–265		1		38		40	42	18	17	1,6
С чередующимся увлажнением / With alternating humidification	235–238	Лиственничная редина кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником / Dwarf shrub-moss-lichen larch open stand with shrubs	2a		40		30	45	25	48	22,0
	206–213		8		46	53	37	37	26	0	0
Умеренно влажные / Moderately humid	240–248	Тундра ерничково-гравяно-кустарничково-гравяная с мхами, лишайниками и одиночными деревьями / Shrub-dwarf shrub-herb tundra with mosses, lichens and single trees	20		40		38	35	27	14	16,3
	243–245		26		28					90	43,4
Влажные / Humid	248–253	Лиственничные редколесья ерничково-гравяно-кустарничково-моховые / Shrub-herb-dwarf shrub-moss larch open woodlands	4		26	43	28	46	26	91	44,3
	219–223		12		33					79	12,2
			5		54					200	123,5
			17		49					67	75,8
			3		61	70	33	40	27	нет данных / по data	148,0

Окончание табл. 1 / Table 1 (end)

Тип экотопа / Ecotope type	Высота над уровнем моря, м / Altitude, m	Название сообщества / Community	Шифр / Code		Число видов на площадь / Number of species per square		Географическая фракция, % * / Geographical fraction, percentage *			Число деревьев / га / Number of trees per ha	Фитомасса древостоя, ц/га ** / Stand phytomass, dt/ha **
			выдела / division	уровня / level	20×20 м	Σ	А	ГА	Б		
	230–233	Лиственничные леса ерничково-травяно-кустарничково-моховые / Shrub-herb-dwarf shrub-moss larch forests	15		47	Σ	25	47	28	300	102,6
	219–221		18		41					700	190,2
	217–219		19		47					743	257,8
С проточным увлажнением / With direct-through humidification	199–201	Лиственничный лес ерничково-кустарничково-травяной / Shrub-dwarf shrub-herb larch forest	22		44				899	254,1	
	197–199	Лиственничное редколесье ерничково-кустарничково-травяное / Shrub-dwarf shrub-herb larch open woodland	23		52	56	27	43	30	656	210,0
Влажные / Humid	182–185	Лиственничный лес ерничково-травяно-кустарничково-моховой / Shrub-herb-dwarf shrub-moss larch forest		5	52	14	44	42	42	458	431,0

\*Фракция: А – арктическая, ГА – гипоарктическая, Б – бореальная. \*\* Масса надземных частей и корней диаметром > 10 мм / Note. \* Fraction: A - arctic, GA - hipoarctic, B - boreal. \*\* Weight of aboveground portions and roots with the diameter > 10 mm

Четкие изменения наблюдаются в географической структуре ценофлор (см. табл. 1). Так, доля морозоустойчивых видов арктической фракции (50%) максимальна в горно-тундровом поясе (1-й уровень), а более теплолюбивых видов гипоарктической и бореальной фракций (86%) – во флоре лесного сообщества (5-й уровень) самой верхней части горно-таежного пояса. В ценофлорах промежуточных участков профиля – редколесий и лесов подгольцового пояса – стабильна доля видов гипоарктической фракции (40–47%). Распределение сосудистых растений по экобиоморфам показало наличие сходного набора основных групп видов. В ходе сукцессии наиболее динамична группа многолетних поликарпических трав: доля стержнекорневых видов постепенно снижается от 31 (тундра, 1-й уровень) до 10% (лиственничный лес, 5-й уровень), а доля короткокорневищных видов соответственно возрастает от 19 до 37%.

Изменение флористического и экобиоморфного состава сообществ в ходе естественного лесообразовательного процесса, как и переход стланиковых форм лиственницы сибирской в многоствольную, а также преобладание одноствольной формы роста у деревьев молодого поколения [3] свидетельствуют об улучшении микроклиматических и почвенно-грунтовых условий. При этом прослеживается возрастание густоты и соответственно фитомассы древостоя (см. табл. 1), причем за последние 40 лет на большинстве выделов запас увеличился в 2–5 раз [4]. Такое существенное увеличение возможно только при благоприятных гидротермических условиях и успешном функционировании микроорганизмов в деструкционном процессе. Это можно подтвердить экспериментальными данными по оценке биологической активности почв. Так, в устойчиво влажных экотопах (выделы 5, 15, 19, 22) потеря массы образцов стандартной целлюлозы составила 82,6–90,8% за 3 полных года и в среднем 67,7% – на участке редколесья (выдел 17), где местами влажность почвы была нестабильной в течение вегетационного периода. Наименьший средний показатель (55,9%) обнаружен в редине (ложбина стока), где почва была влажной лишь в весенний период.

По высотному градиенту (уровни 5, 3, 1) четко выражены изменения как в растительном, так и в почвенном покрове. Для лиственничного леса характерна горная торфянисто-перегнойная глееватая суглинистая почва (отмершие части мхов и лишайников – 3–4 см, органогенные горизонты – 5–7 см). В лиственничном редколесье почва основной поверхности горно-тундровая торфянисто-глеевая суглинистая (отмершие части мхов и лишайников – 2–3 см, органогенные горизонты – 3–4 см). В тундре с одиночными деревьями лиственницы сибирской сформированы горно-тундровые подбуры суглинистые (отмершие части мхов и лишайников – 2–4 см, органогенные горизонты – 1–5 см). Значительно уменьшается общий запас фитомассы сообществ, включая древостой и нижние ярусы (табл. 2). Надземная фитомасса формируется в основном сосудистыми растениями. Наиболее значимы изменения в запасе фитомассы древостоя и кустарников (*Betula nana* L.).

Относительно стабилен на всех трех высотных уровнях запас фитомассы травяно-кустарничкового яруса (соответственно 14,3–13,5–15,6 ц/га). Большая часть подземной фитомассы также принадлежит сосудистым растениям. В лесном сообществе на долю крупных (диаметр больше 10 мм) корней деревьев приходится 60%, в редколесье – 38% от запаса. Доля тонких (диаметр меньше 2 мм) корней и корневищ, как известно, выполняющих основную роль в обменных процессах в системе «фитоценоз–почва», возрастает от лесного сообщества к редколесью и тундре (соответственно 12; 21; 36%), абсолютные же показатели их запаса в лиственничных сообществах в 2–2,5 раза выше, чем в тундре.

Таблица 2 / Table 2

**Изменение запаса и структуры фитомассы по высотному градиенту  
на Полярном Урале (ц/га а.с.в.) /  
Changing the phytomass structure and stock along the altitudinal  
gradient in the Polar Urals (dt/ha of absolutely dry matter)**

Компоненты / Components	Лес / Forest	Редколесье / Open forest	Тундра / Tundra
	5-й уровень / 5 <sup>th</sup> level	3-й уровень / 3 <sup>rd</sup> level	1-й уровень / 1 <sup>st</sup> level
Запас надземной фитомассы: / Aboveground phytomass stock:	336,2	133,2	36,3
деревья / trees	279,0	97,0	0,5
кустарники / shrubs ( <i>Betula nana</i> )	31,9 (25,6)	17,2 (14,1)	2,0 (2,0)
кустарнички / dwarf-shrubs ( <i>Vaccinium uliginosum</i> )	11,4 (9,0)	9,1 (4,9)	14,8 (8,1)
травы / herbs	2,9	4,4	0,8
мхи / mosses	11,0	4,9	6,0
лишайники / lichens	+	0,6	12,2
Запас подземной фитомассы / Underground phytomass stock:	298,1	150,4	57,0
корни деревьев (> 10 мм) / tree roots (> 10 mm)	152,0	51,0	0,3
корни и подземные части побегов (2–20 мм) / roots and underground shoot parts (2-20 mm)	82,9	57,5	23,0
корни и корневища (< 2 мм) / roots and rhizome (< 2 mm)	32,0	29,6	12,9
отмершие части мхов и лишайников / dead moss and lichen parts	31,2	12,3	20,8
Общий запас / Total stock	634,3	283,6	93,3
Соотношение запаса надземной и подземной фитомассы / Relation between aboveground and underground phytomass	1,1 : 1	1 : 1,1	1 : 1,6

*Примечание.* Ошибка средней арифметической для основных компонентов фитомассы не превышает 10–20%.

*Note.* Error of the arithmetic mean for main phytomass components does not exceed 10-20%.

По высотному градиенту (соответственно 18,9–14,2– 4,6 ц/га) уменьшается годичный прирост надземных частей сосудистых растений (табл. 3). Если учесть, что в годичном приросте гипоарктических кустарников и кустарничков масса листьев составляет около 90% [14], то существенно меняется соотношение между ежегодно отмирающими компонентами. В лесном сообществе только на долю хвои лиственницы приходится до 50% массы опада, в редколесье преобладают надземные части травянистых растений и хвоя лиственницы, а в тундре – листья кустарничков (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.). Данные по оценке подстилочно-опадного коэффициента (лес – 1,3; редколесье – 4,7; тундра – 14,9) позволяют говорить о большей скорости деструкционного процесса в нижней части профиля.

Таблица 3 / Table 3

**Изменение годичного прироста надземных частей растений по высотному градиенту на Полярном Урале (ц/га абсолютно сухого вещества) / Changing the annual growth of aboveground plant parts along the altitudinal gradient in the Polar Urals (dt/ha of absolutely dry matter)**

Компоненты / Components		Лес / Forest	Редколесье / Open forest	Тундра / Tundra
		5-й уровень / 5 <sup>th</sup> level	3-й уровень / 3 <sup>rd</sup> level	1-й уровень / 1 <sup>st</sup> level
Деревья / Trees	хвоя / needles	11,6	6,2	+
	ветви, стволовая древесина / branches, stem wood	Нет данных / No data		
Кустарники / Shrubs ( <i>Betula nana</i> )		2,2 (2,0)	1,7 (1,6)	0,3 (0,3)
Кустарнички / Dwarf-shrubs ( <i>Vaccinium uliginosum</i> )		2,8 (2,5)	2,6 (2,0)	3,7 (2,5)
Травы / Herbs		2,3	3,7	0,6
Мхи / Mosses		2,2	1,0	1,2
Лишайники / Lichens		+	+	0,6
Всего / Total		21,1	15,2	6,4

Необходимо отметить также, что деструкция растительного материала в значительной степени зависит не только от высоты над уровнем моря, но и от фракционного состава самого материала [7]. Так, хвоя лиственницы сибирской разрушается интенсивнее, чем листовая опад цветковых растений (табл. 4). Деструкция тонких (диаметр меньше 2 мм) корней и корневищ травянистых растений протекает гораздо быстрее, чем одревесневших корней лиственницы, кустарников и кустарничков. Влияние погодных условий засушливых вегетационных периодов 2003 и 2004 гг., согласно результатам дисперсионного анализа, было статистически значимым ( $\eta^2 = 0,33-0,38$  при  $p = 0,001$ ) только в тундре с нестабильным режимом увлажнения почвы. Поскольку в самые теплые месяцы года (июль, август) на всех уровнях высотного профиля почва достаточно хорошо прогревалась (средние температуры

11,7–14,5°C), можно считать, что в период исследований в тундровом сообществе режим увлажнения экотопа был одним из ведущих факторов среды.

Таблица 4 / Table 4  
**Потеря массы образцов растений (%) за 3 полных года (2002–2005)**  
**на Полярном Урале /**  
**Loss of plant specimens weight (%) for 3 full years (2002-2005) in the Polar Urals**

Растительный материал / Plant material	Лес / Forest	Редколесье / Open forest	Тундра / Tundra
	5-й уровень / 5 <sup>th</sup> level	3-й уровень / 3 <sup>rd</sup> level	1-й уровень / 1 <sup>st</sup> level
Хвоя / Needles <i>Larix sibirica</i>	64,72±1,36	70,48±1,02	64,83±1,14
Листья / Leaves <i>Betula nana</i>	47,34±1,49	42,02±0,91	26,63±2,20
Листья / Leaves <i>Vaccinium uliginosum</i>	31,69±1,02	–	24,11±0,91
Листья / Leaves <i>Carex</i> sp.*	67,19±3,24	–	36,45±1,71
Корни / Roots <i>Larix sibirica</i>	20,67±1,56	17,18±0,94	13,77±0,78
Корни кустарников и кустарничков / Shrub and dwarf-shrub roots	23,20±1,03	17,36±0,93	19,57±1,60
Корни и корневища трав / Herb roots and rhizome	39,93±1,33	41,21±1,09	24,16±0,95

Примечание. Лес – листья *Carex sabyensis* Less. Ex Kunth; тундра – листья *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. /

Note. Forest-leaves *Carex sabyensis* Less. Ex Kunth; tundra-leaves *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer.

Известно также, что сведения по продукционному и деструкционному процессам для лесных сообществ равнинных и особенно горных районов лесотундры немногочисленны и чаще всего неполны [15]. Представленные в зарубежной литературе данные несопоставимы с нашими вследствие типологической и географической неидентичности исследованных объектов. Корректным может быть только сравнение полученных нами данных с материалами отечественных исследователей. В частности, общий запас фитомассы в редколесье на Полярном Урале (283,6 ц/га абсолютно сухого вещества) приблизительно такой же, как на участке (303,2 ц/га абсолютно сухого вещества) горного плато Путорана [16], но значительно ниже, чем в районе лесного массива «Ары-Мас» (961,9 ц/га воздушно сухого вещества) в подзоне кустарниковых тундр Восточного Таймыра [17]. Общий запас фитомассы (в абсолютно сухом состоянии) в лиственничнике на Полярном Урале (634,4 ц/га) ближе к минимальным показателям Магаданской области – 456–3055,2 ц/га [18] – и крайнего северо-востока бывшего СССР – 638–1856 ц/га [19], вдвое ниже, чем на горном плато Путорана – 1247,7 ц/га.

Лиственничные сообщества различаются по составу древесного и нижних ярусов, поэтому варьирует соотношение запаса надземной и подземной фитомассы. Так, в сообществах Полярного Урала и в редколесье горного плато Путорана в надземной и подземной частях накапливается сходное количество органического вещества. На участке редколесья в районе лесного массива «Ары-Мас» подземная фитомасса превышает надземную в 2 раза.

В лиственничнике горного плато Путорана и на некоторых участках в Магаданской области надземная фитомасса больше подземной в 1,7–2 раза.

Как видно, на Полярном Урале по сравнению с некоторыми регионами Крайнего Севера в лиственничных сообществах более низкие запасы фитомассы, но, очевидно, обменные процессы протекают весьма интенсивно. Об этом свидетельствуют как уже упомянутое существенное увеличение запаса фитомассы древостоев на большинстве выделов профиля за последние 40 лет, так и выявленные показатели деструкционного и продукционного процессов. Так, потеря массы образцов хвои лиственницы сибирской на Полярном Урале (64,7–70,5% за 3 года) ближе к максимальным значениям потери массы образцов хвои лиственницы Гмелина на участке горного плато Путорана – 46,8–71,8% за этот же период [20]. В обоих регионах сопоставимы данные по деструкции образцов стандартной целлюлозы (соответственно 67,7–90,8 и 75,4–100% за 3 года). Неполный годичный прирост надземных частей сосудистых растений на Полярном Урале достигает в лесном сообществе 5,8%, а в редколесье 11,1% от запаса фитомассы. Показатели полного годичного прироста (то есть с учетом прироста ветвей и стволовой древесины лиственницы, многолетних частей кустарников и кустарничков) на Полярном Урале, несомненно, будут выше, чем, например, на горном плато Путорана (соответственно 5,7 и 10,2%), а также на крайнем северо-востоке бывшего СССР: в лесных сообществах – 3,1–4%, в редколесьях – 4,2–7,4% от запаса надземной фитомассы.

### Заключение

Оценка основных характеристик исследованных фитоценозов позволяет отметить следующие особенности формирования растительного покрова на высотном профиле в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале. Сообщества в значительной степени сходны по флористическому составу в основном за счет числа общих видов травянистых растений. По высотному градиенту – от лиственничных лесов и редколесий к тундрам с одиночными деревьями – в составе ценофлор возрастает доля видов арктической фракции и соответственно снижается доля более теплолюбивых видов гипоарктической и бореальной фракций. Существенно снижается общий запас фитомассы. Относительно стабилен только запас надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса, но соотношение между отдельными его компонентами, как и в напочвенном (мохово-лишайниковом / лишайниково-моховом) покрове, сильно варьирует. Снижаются годичный прирост надземных частей сосудистых растений, в составе которого возрастает доля ежегодно отмирающих компонентов с меньшей скоростью деструкции, а также масса тонких корней и корневищ. Деструкционные процессы в целом замедляются, причем в период исследований в тундровом сообществе нестабильный режим увлажнения экотопа был одним из ведущих факторов среды. Продук-

ционные и деструкционные процессы в лиственных сообществах весьма интенсивны, что согласуется с имеющимися в литературе данными о более значительном потеплении климата на Полярном Урале в XX в. по сравнению с некоторыми другими регионами Субарктики.

*Автор выражает искреннюю благодарность д-ру биол. наук, зав. лаборатории дендрохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия) В.С. Мазепе за предоставленные материалы по древесному ярусу.*

### Литература

1. Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин И.И. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83–90.
2. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
3. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.
4. Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение. 2007. № 6. С. 11–22.
5. Левина В.И. Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 3. С. 418–423.
6. Паринкина О.М. Разложение растительного опада и клетчатки в Таймырских тундрах // Почвоведение. 1978. № 11. С. 47–55.
7. Андреяшкина Н.И. Разложение растительного материала в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале // Экология. 2008. Т. 39. № 7. С. 32–36.
8. Андреяшкина Н.И. Изменение состава и структуры растительных сообществ с участием *Larix sibirica* Ledeb. в ходе естественного лесообразовательного процесса в горах Полярного Урала // Растительный мир Азиатской России (Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН). 2013. № 1 (11). С. 58–64.
9. Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. Изменение структуры и продуктивности растительного покрова по высотному градиенту (Полярный Урал) // Экология. 2005. № 5. С. 390–393.
10. Шиятов С.Г., Мазепа В.С., Андреяшкина Н.И. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район горы Черной) // Научный вестник. Салехард: Красный Север, 2006. Выпуск № 6 (1) (43). С. 43–58.
11. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья – 95, 1995. 992 с.
12. Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2004. 131 с.
13. Дьяченко А.П. Видовое разнообразие и охраняемые виды. Мхи // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Уральский университет, 2006. С. 159–256.
14. Андреяшкина Н.И., Горчаковский П.Л. Продуктивность некоторых кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры и методика ее оценки // Экология. 1972. № 3. С. 5–12.

15. Деева Н.М. Запасы фитомассы и продуктивность растительных группировок // Структура горных фитоценологических систем Субарктики. СПб. : Наука, 1995. С. 32–48.
16. Деева Н.М. Запасы фитомассы лесных сообществ северо-западной части плато Путорана // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 1. С. 54–58.
17. Игнатенко И.В., Кнорре А.В., Ловелиус Н.В., Норин Б.Н. Запасы фитомассы в типичных растительных сообществах лесного массива «Ары-Мас» // Экология. 1973. № 3. С. 36–44.
18. Москалюк Т.А. Запасы и структура растительной массы в основных типах лиственничников Северного Охотоморья // Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 16–27.
19. Пугачев А.А. Продуктивность растительного покрова крайнего северо-востока СССР // Биологические проблемы Севера: Тез. Докл. X Всесоюз. Симпоз. Магадан : ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1983. Ч. 1. С. 209–210.
20. Степанова И.В. Процессы разложения органического материала // Структура горных фитоценологических систем Субарктики. СПб. : Наука, 1995. С. 61–65.

Поступила в редакцию 21.02.2014; повторно 29.05.2014;  
принята 25.06.2014 г.

**Андреяшкина Нелли Иосифовна** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия). E-mail: [nell-a@yandex.ru](mailto:nell-a@yandex.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 53–67*

**Nelli I. Andreyashkina**

*Laboratory of Biodiversity of Plant World and Mycobiota, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation.*

E-mail: [nell-a@yandex.ru](mailto:nell-a@yandex.ru)

### **Changes in principle characteristics of the phytocenoses with participation of *Larix sibirica* Ledeb. in the upper treeline ecotone in the Polar Urals**

The purpose of our work was to evaluate the current state of phytocenoses with *Larix sibirica* Ledeb. (floristic diversity, structure, some aspects of production and destruction processes) for altitudinal profile I, introduced by SG Shiyatov in the 1960-s in the upper treeline ecotone in the Polar Urals. Along the altitudinal profile (182-300 m a.s.l.) near mount Chernaya (66°47'-66°49' N, 65°30'-65°35' E), the estimation of the basic features of the investigated phytocenoses revealed the following peculiarities of the vegetational cover formation in the ecotone of the upper forest limit in the Polar Urals. The significant floristic similarity of the phytocenoses is caused mainly by mutual species of herbaceous plants. Along the altitudinal gradient – from larch forests and open woodlands to tundras with single trees – increased the share of species of the Arctic fraction and correspondingly decreased the share of more thermophilous species of the Hypoarctic and Boreal fractions in the cenofloras composition. The total phytomass store decreased significantly. Only the aboveground phytomass of the herb-dwarf shrub layer was relatively stable, however the correlation between its individual components varied greatly, as well as in the ground vegetation (moss-lichen /

lichen-moss). Both the annual growth of the aboveground parts of vascular plants (in its structure the share of annually dying off components with slower destruction rate increased) and the mass of thin roots and rhizomes decreased. Destruction processes were slower on the whole. Moreover, in the tundra phytocenosis during the period of investigation the unsteady moistening regime of the ecotope was one of the leading environmental factors. Production and destruction processes in the larch phytocenoses were rather intensive in the Polar Urals than in some other regions of the Subarctic.

**Acknowledgments:** This work was financially supported by INTAS, Grant No. 01-0052. The author expresses her sincere gratitude to Mazepa VS, Dr. Sci. (Biology), head of the laboratory of dendrochronology, Institute of Plant and Animal Ecology, UD RSA (Yekaterinburg, Russia) for the provided tree layer material.

*The article contains 4 tables, 20 ref.*

**Key words:** altitudinal gradient; floristic similarity; phytomass stock and structure; annual growth; decomposition rate.

### References

1. Shiyatov SG, Terent'ev MM, Fomin II. Spatiotemporal dynamics of forest-tundra communities in the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology*. 2005;36(2):69-75. doi: [10.1007/s11184-005-0051-9](https://doi.org/10.1007/s11184-005-0051-9)
2. Gorchakovskiy PL, Shiyatov SG. Phytoindication of the environmental conditions and natural processes in the Alpine Terrain. Moscow: Nauka Publishing House; 1985. 208 p. In Russian
3. Shiyatov SG. Dynamics of tree and shrub vegetation in the mountains of the Polar Urals under the impact of modern climate change. Yekaterinburg: UB RAS Publishing House; 2009. 216 p. In Russian
4. Shiyatov SG, Mazepa VS. Climatogenic dynamics of forest-tundra vegetation at the Polar Urals. *Lesovedenie*. 2007;6:11-22. In Russian
5. Levina VI. Determination of the mass of the annual litter in two types of pine forests on the Kola Peninsula. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1960;45(3):418-423. In Russian
6. Parinkina OM. Decomposition of plant litter and cellulose in the tundras of the Taimyr Peninsula. *Pochvovedenie*. 1978;11:47-55. In Russian
7. Andreyashkina NI. Plant matter decomposition in the upper timberline ecotone of the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology*. 2008;39(7):490-494. doi: [10.1134/S1067413608070059](https://doi.org/10.1134/S1067413608070059)
8. Andreyashkina NI. Changes in composition and structure of plant communities with participation of *Larix sibirica* in the course of forest formation in the Polar Urals. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii*. 2013;1(11):58-64. In Russian
9. Andreyashkina NI, Peshkova NV. Changes in plant cover structure and productivity along an altitudinal gradient (the Polar Urals). *Russian Journal of Ecology*. 2005;36(5):354-357. doi: [10.1007/s11184-005-0084-0](https://doi.org/10.1007/s11184-005-0084-0)
10. Shiyatov SG, Mazepa VS, Andreyashkina NI. Composition and structure of tundra and forest-tundra communities on the eastern slope of the Polar Urals (Mount Chernaya). *Nauchnyy vestnik. Ekologiya rasteniy i zhivotnogo severa Zapadnoy Sibiri*. Salekhard: Krasnyy Sever Publishing House; 2006;6(1)(43):43-58. In Russian
11. Cherepanov SK. Vascular plants of Russia and bordering countries. Saint-Petersburg: Mir i Sem'ya-95 Publishing House; 1995. 992 p. In Russian
12. Sekretareva NA. Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2004. 131 p. In Russian

13. D'yachenko AP. Species diversity and protected species. Mosses. Vegetation and plant resources of the Polar Urals. Yekaterinburg: Ural University Publishing House; 2006. p. 159-256. In Russian
14. Andreyashkina NI, Gorchakovskiy PL. Productivity of some shrub, dwarf shrub and herbaceous communities of forest-tundra and methods for its estimation. *The Soviet Journal of Ecology*. 1972;3(3):195-202. In Russian
15. Deeva NM. Phytomass reserves and productivity of plant groupings. Structure of mountain phytocenotic system in the Subarctic. Saint-Peterburg: Nauka Publishing House; 1995. p. 32-48. In Russian
16. Deeva NM. Phytomass reserves of forest communities from the north-western part of *Putorana plateau*. *Botanical Journal*. 1985;70(1):54-58. In Russian
17. Ignatenko IV, Knorre AV, Lovelius NV, Norin BN. Phytomass stock in typical plant communities of the "Ary-Mas" forest. *Russian Journal of Ecology*. 1973;3:213-217. In Russian
18. Moskalyuk TA. Reserves and structure of vegetation in the main types of larch forest of the North Okhotomorje. Biological cycle in the forest-tundra of the southern part of Magadan region. Vladivostok: FESC AS USSR Publishing House; 1979. p. 16-27. In Russian
19. Pugachev AA. Productivity of the vegetation cover of the extreme north-east of the USSR. Biological Problems of the North. Proceedings of X All-Union Symposium. Part 1. Magadan: IBPN FESC AS USSR Publishing House; 1983. p. 209-210. In Russian
20. Stepanova IV. Processes of organic matter decomposition. Structure of mountain phytocenotic system in the Subarctic. Saint-Petersburg: Nauka Publishing House; 1995. p. 61-65. In Russian

*Received 21 February 2014;*

*Revised 29 May 2014;*

*Accepted 25 June 2014*

Andreyashkina NI. Changes in principle characteristics of the phytocenoses with participation of *Larix sibirica* Ledeb. in the upper treeline ecotone in the Polar Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):53-67. In Russian, English summary.

УДК 581.552: 58.072

М.В. Бочарников<sup>1</sup>, Д.М. Данилина<sup>2</sup>, А.В. Пономарев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия

## Межвидовые ценоотические связи орляка (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) на горном профиле в Западном Саяне

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 13-05-00968-А, 09-04-98040-р\_сибирь\_а, 09-04-10066-к

На основе коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ проведена оценка ценоотической связи орляка (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) с видами высших сосудистых растений, мхов и лишайников, слагающих ценофлоры лесов пергумидного сектора Западного Саяна. Среди значимых коэффициентов сопряженности выявлены 2 группы положительных сопряженностей разной степени связи и группа отрицательных сопряженностей. Использование массива описаний лесов всего горного профиля (от подтайги до субальпийских редколесий) позволило выявить региональную специфику горной территории через эколого-ценоотические отношения орляка как одного из важнейших доминантов подтаежных лесов с видами лесных сообществ полного высотного спектра. Важной особенностью лесов пергумидного сектора Западного Саяна является высокая доля участия неморальных элементов и высокоотравья (крупнотравья), распространенных в широком спектре эколого-географических условий. Отмечается их тесная связь с орляком, обнаруживающим высокую активность в подтаежных лесах, где формируются сообщества орлякового специесцикла с его доминированием либо значительным участием. При уменьшении теплообеспеченности в верхней части подпооя черневых лесов экотопический ареал орляка резко выклинивается, что отражается в отрицательных по знаку связях его с типичными бореальными и субальпийскими элементами.

**Ключевые слова:** папоротник-орляк; Западный Саян; горный профиль; подтайга; коэффициент сопряженности Бравэ; специесцикл.

### Введение

Орляк, произрастающий на территории Сибири, в 2005 г. И.И. Гуреевой и К.Н. Пейджем описан в качестве подвида орляка соснового (*Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page) [1]. Его типовой подвид распространен в континентальной Европе от Шотландии и Скандинавии до Польши и Германии. Для *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, описанного из окрестностей Новосибирска, авторы таксона И.И. Гуреева и К.Н. Пейджем устанавливают ареал, охватывающий территории Сиби-

ри, преимущественно южнее 60° с. ш., и севера Европейской России. Оба подвида *Pteridium pinetorum* считаются отличными от северо-американского *Pteridium latiusculum* (Desv.) Hieron ex Fr., который не выходит за пределы Северной Америки [2]. В пользу видовой обособленности орляка, произрастающего в Сибири, высказывается и известный исследователь птеридофлоры Сибири А.И. Шмаков [3].

Таким образом, сибирский подвид орляка соснового есть таксон, обладающий значительной протяженностью ареала. Это позволяет ожидать проявления отличий в морфологической, экологической и ценотической структурах вида и его географических популяций, что и подтверждается последними исследованиями [4].

Орляк является одним из наиболее важных доминантов предгорных и низкогорных лесов Западного Саяна [5, 6]. Типы леса с доминированием или значительным участием этого папоротника при тождественности всех подчиненных древостоем ярусов могут быть объединены в один орляковый **специесцикл** (термин С.Я. Соколова, [7]). В него войдут орляковые и близкие к ним серии сосновых и сосново-мелколиственных лесов юга Сибири [8], получившие широкое распространение, в частности, и в подтаежно-лесостепном высотном поясе Западного и Восточного Саян [9, 10]. Это, как правило, условно-коренные и производные сосновые, березовые, осиновые, часто березово-сосновые смешанные леса, отличающиеся повышенной производительностью (I–II классы бонитета). Они приурочены к условиям слабо- и среднерасчлененного рельефа делювиальных шлейфов, развиваются на относительно богатых серых и темно-серых лесных почвах на абсолютных высотах 250–600 м.

Термин «специесцикл», рассматриваемый разными авторами [7, 11], определяет объем синтаксона, который является ключевым для данного исследования.

В ботанико-географическом отношении орляковые типы леса (здесь и далее под ними понимается весь **специесцикл** с участием *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) имеют широкое распространение в предгорных районах всего Алтае-Саянского экорегиона. Общность орляковых типов леса определяется их принадлежностью к категории предгорных подтаежных лесов единого генетического комплекса Урало-Сибирской фратрии формаций [12]. Высокое своеобразие подтаежных лесов отмечалось неоднократно [8, 13, 14]. В.Б. Сочава [12] относил их к особому типу эпиформаций. Благодаря изучению истории развития флоры [15, 16] и климатической ординации [17], было показано, что южносибирские подтаежные леса представляют своеобразный зональный коренной климатический тип растительности. Его структурное богатство, представленное разнообразием состава флоры, экобиоморф и эколого-ценологических групп (ЭЦГ), коррелирует с важнейшими биоклиматическими параметрами в зависимости от географического положения [18].

Одним из интересных в ботанико-географическом отношении вариантов подтайги является вариант, формирующийся в предгорьях наиболее влажного (пергумидного) сектора Алтае-Саянского экорегиона, на наветренных склонах Западного и Восточного Саян [19], относимых к барьерно-дождевым ландшафтам [20].

Одной из важнейших региональных особенностей подтайги Западного Саяна является высокая роль в растительном покрове орляковых типов сосновых, березовых, березово-сосновых лесов. К типичным чертам сообществ следует отнести разреженность древостоев, высокое видовое богатство и насыщенность (одни из наиболее высоких значений для континентальной Сибири), богатый спектр эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов травяного яруса. В структуре характерных для подтайги растительных сообществ стоит отметить заметную роль в подлеске кустарников (*Spiraea media*, *S. chamaedryfolia*, *Rosa acicularis*), в травяном ярусе – корневищных мезофильных осок и злаков – доминантов основных типов леса (*Carex macroura*, *Calamagrostis arundinacea*, *Poa sibirica*), а также активность сибирских видов мезофильного разнотравья и крупнотравья (*Pulmonaria mollis*, *Geranium pseudosibiricum*, *Cimicifuga foetida*, *Pleurospermum uralense*, *Heracleum dissectum*, *Paeonia anomala*, *Trollius asiaticus*). Помимо широкого развития этих видов, флористический состав подтаежных лесов значительно обогащается элементами ксеромезофильного лесостепного разнотравья и боровыми видами, присутствующими в целом ряде местообитаний (*Lathyrus humilis*, *L. frolovii*, *Aconitum barbatum*, *Iris ruthenica*, *Vicia unijuga* и др.).

Типы леса орляковых серий тяготеют к теплообеспеченным экотопам с хорошим дренажем, занимая местообитания пологих и относительно крутых склонов. В системе экологических координат ценопопуляции орляка достигают оптимума в условиях нормального дренажа и повышенной трофности. При увеличении проточного увлажнения большее распространение получают осинники орляково-крупнотравные, а при усилении дренажа или повышении сухости воздуха – березовые и сосновые типы леса орляково-осочковой серии.

Целью исследования является определение региональных особенностей межвидовых ценотических связей орляка, проявляющихся в лесах пергумидного климатического сектора Западного Саяна на профиле через северный макросклон. Здесь представлен достаточно широкий диапазон высотных поясов и соответствующих им ВПК типов леса – от подтайги и черневых лесов до субальпийских лугов и редколесий. Для достижения цели необходимо было определить положительные и отрицательные связи орляка с другими видами и выявить комплекс экологически и ценотически близких с ним видов.

### Материалы и методики исследования

В работе использованы оригинальные материалы, собранные в Западном Саяне на хребтах Кулумыс, Ойский, Кедранский в ходе полевых се-

зонов 2008–2010 гг. в составе комплексного отряда лесотипологов и лесоводов Института леса СО РАН на базе Ермаковского стационара. Полевые исследования включали составление геоботанических описаний с проведением лесотаксационных работ в лесных сообществах по топоэкологическим трансектам, равномерно распределенным по разным высотным уровням горной страны. Всего по стандартным методикам [21, 22] выполнено 137 полных геоботанических описаний лесных сообществ на различных частях склонов холмов и хребтов, разных экспозиций и крутизны, в речных долинах и котловинах. Описания проводились на площадках 400 м<sup>2</sup>. При характеристике видового состава нижних ярусов учитывалось проективное покрытие всех видов сосудистых растений, наземных мхов и лишайников (в процентах). Составление описаний проходило по фитокаменам с охватом всех уровней горных склонов, характеризующих тип вещественно-энергетических потоков: элювиального, транзитного и аккумулятивного, соответствующих верхней, средней и нижней частям склонов [23]. Всего было заложено 16 топоэкологических трансект, охватывающих все уровни высотного поясного спектра горной системы.

В ходе полевых исследований на описываемых пробных площадях было зафиксировано 360 видов высших сосудистых растений, а также преобладающие виды напочвенных мхов и лишайников. Орляк зафиксирован в 51 описании, в которых насчитывается в целом 257 видов. В сообществах орлякового специесцикла с доминированием либо значительным участием орляка выполнено 23 описания, в которых отмечено 203 вида. Латинские названия видов сосудистых растений даны по сводке «Конспект флоры Сибири...» [24]. Названия листостебельных мхов приведены в соответствии со сводкой М.С. Игнатова и др. [25]. Названия лишайников даны по «Определителю лишайников СССР» [26, 27].

Для выявления межвидовых сопряженностей использован коэффициент Бравэ. Он является наиболее математически строгим и находится в прямой связи с классическим коэффициентом сопряженности Пирсона – критерием  $\chi^2$  [28]. Это симметричный центрированный коэффициент, что позволяет выявлять не только силу, но и направление связи. Коэффициент оперирует признаком присутствия – отсутствия видов и не учитывает их обилие в сообществах, в чем приходится признать ограниченность его возможностей.

В исследовании в программе Turboveg [29] создана база данных геоботанических описаний, характеризующих лесные сообщества подтаежного, черневого, горнотаежного и субальпийского высотного поясного комплексов Западного Саяна. Данная выборка позволяет оценить ценоотическую роль орляка на исследуемой горной территории, растительный покров которой представлен всем высотным поясным спектром, характеризующим избыточно-влажную климатическую фацию горных лесов Саяна. Ограничение выборки только подтаежными сообществами орлякового специесцикла привело бы к исключению из анализа межвидовых сопряженностей с боре-

альными и субальпийскими элементами, ценотически прочно связанными с лесами верхней части горного профиля.

Для расчета коэффициента определена встречаемость видов. Редкие виды, встречающиеся менее чем в 10 % описаний, исключены из анализа. Таким образом, составлена выборка из 199 видов, в том числе орляка. В программе Excel с учетом встреч в описаниях с каждым из видов для орляка рассчитан коэффициент Бравэ:

$$Kb = \frac{a * N - M1 * M2}{\sqrt{M1 * (-M1)} * \sqrt{M2 * (-M2)}},$$

где  $a$  – число совместных встреч видов;  $N$  – общее количество описаний, участвующих в анализе;  $M1$  – количество описаний, где присутствует первый вид;  $(-M1)$  – количество описаний, где первый вид отсутствует;  $M2$  – количество описаний, где присутствует второй вид;  $(-M2)$  – количество описаний, где второй вид отсутствует.

В качестве первого вида выступает орляк. Он отмечен более чем в трети описаний (51 из 137). В качестве второго вида последовательно выступает каждый из остальных 198 видов, участвующих в анализе.

Критерий  $\chi^2$  связан с коэффициентом Бравэ через формулу

$$\chi^2 = Kb^2 * N,$$

Связь коэффициента Бравэ с критерием  $\chi^2$  делает возможным определение статистической значимости полученных коэффициентов. Они сверены с критическим значением для 5% уровня значимости [30], который равен 3,84. Полученные значения критерия  $\chi^2$  менее данного показателя исключены из дальнейшего анализа как статистически недостоверные.

При анализе степени сопряженности использованы данные о приуроченности видов к эколого-ценотическим [31, 32], ареалогическим и пояс-но-зональным [33] группам. Учтены также предпочтения видов к условиям увлажнения и богатства почв, отраженные в экологических шкалах [34, 35].

### Результаты исследования и обсуждение

В результате длительной адаптации видов в условиях воздействия биотических и абиотических факторов в растительных сообществах устанавливаются определенные межвидовые отношения. Вид с высоким потенциалом (виолент и эксплерент одновременно) – орляк – является доминантом и со-эдификатором многих сообществ, а в ряде случаев – при отсутствии лесного полога – и эдификатором, оказывая большое воздействие на сопутствующие виды. В ходе взаимодействия между всеми видами формируются сочетания экологически и ценотически близких видов, образующих плеяды.

Для орляка получено 198 коэффициентов Бравэ и критерия  $\chi^2$ , характеризующих степень его сопряженности с другими видами. Из них выбраны

достоверные с 5%-ным уровнем значимости 113 коэффициентов (таблица). Среди статистически значимых, в зависимости от тесноты и направленности связи орляка с другими видами, выделяют 3 группы сопряженностей. К первой группе относят виды с *высокой положительной связью* (коэффициент Бравэ 0,4–0,6, значение критерия  $\chi^2$  – более 16). Группа включает 32 вида. Наиболее тесная связь с орляком отмечается у сосны обыкновенной как леосообразователя в основных типах сообществ, в которых распространен папоротник, а также у активных подтаежных видов *Rubus saxatilis* и *Lathyrus frolovii*.

**Сопряженность орляка (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*)  
в лесных сообществах пергумидного сектора Западного Саяна /  
Correlation of *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*  
in forest communities of the perhumid sector of the Western Sayan**

Виды / Species	Kb	Kb <sup>2</sup>	$\chi^2$
<i>Rubus saxatilis</i> L.	0,6	0,4	56,3
<i>Pinus sylvestris</i> L.	0,6	0,4	53,0
<i>Lathyrus frolovii</i> Rupr.	0,6	0,3	45,2
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.	0,5	0,3	38,0
<i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrend. subsp. <i>krylovii</i> (Iljin) Naumova	0,5	0,3	37,8
<i>Crepis sibirica</i> L.	0,5	0,3	37,1
<i>Galium boreale</i> L.	0,5	0,3	35,0
<i>Vicia unijuga</i> A. Br.	0,5	0,3	34,6
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	0,5	0,2	33,5
<i>Viola uniflora</i> L.	0,5	0,2	29,9
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	0,5	0,2	28,4
<i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawler	0,5	0,2	27,9
<i>Vicia sylvatica</i> L.	0,5	0,2	27,9
<i>Bupleurum longifolium</i> L. subsp. <i>aureum</i> (Fischer ex Hoffm.) Soy	0,4	0,2	25,5
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.	0,4	0,2	25,3
<i>Polygonatum odoratum</i> (Miller) Druce	0,4	0,2	25,0
<i>Euphorbia lutescens</i> Ledeb.	0,4	0,2	24,9
<i>Padus avium</i> Miller	0,4	0,2	23,4
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	0,4	0,2	22,6
<i>Angelica sylvestris</i> L.	0,4	0,2	22,5
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	0,4	0,2	21,6
<i>Dactylis glomerata</i> L.	0,4	0,2	21,6
<i>Fragaria vesca</i> L.	0,4	0,2	20,8
<i>Lathyrus gmelinii</i> Tritsch.	0,4	0,1	20,2
<i>Viburnum opulus</i> L.	0,4	0,1	20,0
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	0,4	0,1	19,6
<i>Anemone baikalensis</i> Turcz.	0,4	0,1	18,8
<i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Sprengel	0,4	0,1	18,6
<i>Vicia sepium</i> L.	0,4	0,1	18,0
<i>Betula pendula</i> Roth	0,4	0,1	17,8
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	0,4	0,1	17,6

Продолжение таблицы / Table (continued)

Виды / Species	Kb	Kb <sup>2</sup>	$\chi^2$
<i>Lupinaster pentaphyllus</i> Moench	0,4	0,1	16,9
<i>Geranium pseudosibiricum</i> J. Meyer	0,3	0,1	16,7
<i>Cacalia hastata</i> L.	0,3	0,1	16,1
<i>Aconitum volubile</i> Pallas ex Koelle	0,3	0,1	15,9
<i>Brunnera sibirica</i> Steven	0,3	0,1	15,8
<i>Thalictrum minus</i> L.	0,3	0,1	15,5
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	0,3	0,1	14,7
<i>Serratula coronata</i> L.	0,3	0,1	14,7
<i>Carex macroura</i> Meinsh.	0,3	0,1	13,9
<i>Cimicifuga foetida</i> L.	0,3	0,1	13,8
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	0,3	0,1	13,7
<i>Heracleum dissectum</i> Ledeb.	0,3	0,1	13,5
<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton	0,3	0,1	12,4
<i>Saussurea controversa</i> DC.	0,3	0,1	12,4
<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh.	0,3	0,1	12,4
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	0,3	0,1	10,9
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	0,3	0,1	10,6
<i>Lilium pilosiusculum</i> (Freyn) Miscz.	0,3	0,1	10,3
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Hudson) Beauv.	0,3	0,1	10,2
<i>Salix caprea</i> L.	0,3	0,1	10,2
<i>Milium effusum</i> L.	0,3	0,1	9,5
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	0,3	0,1	9,2
<i>Aconitum barbatum</i> Pers.	0,3	0,1	8,8
<i>Cypripedium guttatum</i> Sw.	0,3	0,1	8,8
<i>Dianthus superbus</i> L.	0,3	0,1	8,8
<i>Fragaria viridis</i> Duch.	0,3	0,1	8,8
<i>Viola dactyloides</i> Schultes	0,3	0,1	8,8
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	0,2	0,1	8,2
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	0,2	0,1	7,7
<i>Calamagrostis phragmitoides</i> C. Hartman	0,2	0,1	7,4
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	0,2	0,1	7,4
<i>Viola canina</i> L.	0,2	0,1	7,4
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	0,2	0,1	6,9
<i>Vicia megalotropis</i> Ledeb.	0,2	0,0	6,5
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	0,2	0,0	6,4
<i>Ranunculus submarginatus</i> Ovcz.	0,2	0,0	6,2
<i>Populus tremula</i> L.	0,2	0,0	5,9
<i>Campanula glomerata</i> L.	0,2	0,0	5,7
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	0,2	0,0	5,7
<i>Vicia cracca</i> L.	0,2	0,0	5,7
<i>Viola hirta</i> L.	0,2	0,0	5,7
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar	0,2	0,0	5,0
<i>Inula salicina</i> L.	0,2	0,0	4,1
<i>Phlomis tuberosa</i> L.	0,2	0,0	4,1
<i>Parmica impatiens</i> (L.) DC.	0,2	0,0	4,1
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	0,2	0,0	4,1

Окончание таблицы / Table (end)

Виды / Species	Kb	Kb <sup>2</sup>	$\chi^2$
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	0,2	0,0	3,9
<i>Melica nutans</i> L.	0,2	0,0	3,9
<i>Sphagnum</i> species	-0,2	0,0	4,1
<i>Cardamine macrophylla</i> Willd.	-0,2	0,0	4,4
<i>Dicranum flexicaule</i> Brid., Bryol.	-0,2	0,0	4,4
<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar	-0,2	0,0	4,4
<i>Betula rotundifolia</i> Spach	-0,2	0,0	5,0
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	-0,2	0,0	5,0
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub	-0,2	0,0	5,7
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	-0,2	0,0	6,1
<i>Athyrium distentifolium</i> Tausch ex Opiz	-0,2	0,0	6,7
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	-0,2	0,1	7,1
<i>Bistorta major</i> S.F. Gray	-0,2	0,1	7,4
<i>Caltha palustris</i> L.	-0,2	0,1	7,4
<i>Solidago dahurica</i> Kitag.	-0,2	0,1	7,9
<i>Linnaea borealis</i> L.	-0,2	0,1	8,0
<i>Euphorbia altaica</i> Ledeb.	-0,2	0,1	8,5
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	-0,2	0,1	8,5
<i>Rhododendron aureum</i> Georgi	-0,2	0,1	8,5
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo	-0,3	0,1	10,7
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd.	-0,3	0,1	11,5
<i>Dicranum polysetum</i> Sw., Monthly	-0,3	0,1	12,0
<i>Anthoxanthum alpinum</i> A. et D. Löve	-0,3	0,1	14,7
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	-0,3	0,1	14,8
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Tritsch	-0,3	0,1	15,5
<i>Cladina rangiferina</i> (L.) Harm.	-0,3	0,1	15,5
<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.	-0,4	0,2	22,8
<i>Trientalis europaea</i> L.	-0,4	0,2	23,8
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	-0,4	0,2	26,8
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	-0,4	0,2	27,3
<i>Pleurozium schreberii</i> (Brid.) Mitt.	-0,5	0,2	27,9
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	-0,5	0,2	28,9
<i>Carex iljinii</i> V. Krecz.	-0,5	0,2	30,1
<i>Polytrichum commune</i> L.	-0,5	0,2	33,9
<i>Lonicera altaica</i> Pall. ex DC.	-0,6	0,3	47,7

Примечание. Kb – коэффициент сопряженности Бравэ;  $\chi^2$  – критерий хи-квадрат /  
 Note. Kb - Bravais correlation coefficient;  $\chi^2$  - chi-square criterion.

Значения коэффициентов 0,4–0,5 означают сопряженность орляка с видами преимущественно широкого географического распространения и отчасти с эндемиками. В фитоценоотическом отношении в горах Южной Сибири большинство видов приурочено к подтаежным низкорослым лесам,

в сообществах которых отмечается их высокое обилие и встречаемость. *Calamagrostis arundinacea* и *Brachypodium pinnatum* формируют соответственно вейниковые и коротконожковые серии типов леса, в сообществах которых орляк играет содоминирующую или второстепенную роль. Помимо типичных подтаежных видов, отмечается сильная положительная связь орляка с некоторыми видами неморальной и лугово-лесной крупнотравной эколого-ценотических групп [32, 36]. Они имеют либо сплошное или дизъюнктивное евро-сибирское распространение, либо являются эндемиками гор Южной Сибири. К неморальным элементам относятся *Cruciata glabra* subsp. *krylovii* и *Anemone baikalensis*. Среди видов крупнотравья, являющихся, как правило, высокотравными элементами [37], наиболее тесная связь с орляком отмечается для *Crepis sibirica*, *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, *Pleurospermum uralense*. Высокая степень связи этих видов с орляком отражает региональную специфику лесов пергумидного сектора Западного Саяна. Здесь ценофлоры орляковых и ряда других подтаежных типов леса обогащены мезогигрофильными и мегатермными элементами, наибольшее развитие которых приходится на леса черногого комплекса. Если в климатическом отношении специфика подтайги проявляется в повышенном увлажнении (гумидности), то в фитоценотическом она выражается в высокой сопряженности подтаежных разнотравных, неморальных и высокотравных элементов.

Ко второй группе сопряженностей относят виды со *средней положительной связью* (коэффициент Брауэ 0,2–0,3). Эта обширная группа из 47 видов разнообразна по эколого-ценотическому спектру. Ряд видов, будучи близкими к орляку экологически и ценотически, относятся вместе с ним к группе лугово-лесного разнотравья, очень обширной и достаточно разнородной. Например, *Carex macroura*, типичный подтаежный вид юга Сибири, зачастую встречается совместно с орляком, однако ценотический оптимум формируемых этой мезофильной осокой типов леса приходится на более дренированные и трофически бедные местообитания. Ряд видов, таких как *Cypripedium guttatum*, *Cimicifuga foetida*, *Milium effusum*, имеют высокую встречаемость во многих подтаежных типах леса, поэтому связь с орляком значимая и положительная, однако не столь высокая. Обращает на себя внимание также лесостепная эколого-ценотическая группа видов, с которыми у орляка отмечается положительная связь (*Dianthus superbus*, *Fragaria viridis*, *Viola dactyloides*).

Региональная специфика подтайги предгорий Западного Саяна проявляется не только в участии в ее флоре неморальных элементов черневых лесов, но и в присутствии лесостепных видов. За счет проникновения этих видов в предгорья хребта ценофлоры орляковых типов леса и других типов с участием орляка обогащаются лесостепными элементами, что отражается на степени их сопряженности (см. таблицу).

К третьей группе сопряженностей относятся виды с *отрицательной связью*. Это виды различных синтаксономических единиц, по своей экологии резко отличные от орляка. Они либо не встречаются совместно с орляком,

либо их встречи в одном фитоценозе носят случайный характер, обычно вблизи экотона высотных подразделений. Наибольшие коэффициенты отмечаются для бореальных видов, образующих консервативную ценофлору темнохвойной тайги. К ним относятся бореальные зеленые мхи широкого распространения и гипарктомонтанные лишайники (*Cladina stellaris*, *Cladonia gracilis*). Отмечаются также эндемичные для Южной Сибири виды. *Carex iljinii* тесно связан с темнохвойными лесами горнотаежного пояса. *Bergenia crassifolia*, петрофитный по экологии вид, ценоотически приурочен к горнотаежным лесам, где хорошо развиты подходящие для его произрастания субстраты. Слабая отрицательная связь (коэффициент Бравэ 0,2) отмечается для орляка и видов борново-таежной, приручейной, мохово-болотной ЭЦГ. Их оптимум приходится на пихтовые и кедровые леса горнотаежного и субальпийского высотных поясов. Непосредственно с ценозоообразователями темнохвойной тайги – пихтой и кедром – связь также отрицательная, что объясняется светолюбием и теплолюбием орляка.

Группы видов с различной степенью ценоотической связи с орляком имеют отличия в ареалогических спектрах. Снижается доля видов евро-сибирского и евро-азиатского типов распространения с уменьшением сопряженности. В группе с отрицательной связью эти виды замещаются голарктическими видами и космополитами, характерными для обширных пространств бореальной области и зачастую прочно ценоотически связанными с типичными таежными сообществами. Прочно связанные с орляком виды тяготеют преимущественно к югу бореальной зоны, а также к неморальной зоне. Такие виды имеют сплошной либо дизъюнктивный евро-азиатский характер распространения. Некоторые из них в горах пергумидного сектора Западного Саяна находятся на восточной границе своего ареала.

### Заключение

Эколого-фитоценоотическая приуроченность орляка в пергумидном биоклиматическом секторе гор Западного Саяна тесно связана с предгорными подтаежными лесами, в которых обнаруживается его высокая активность. В хорошо дренированных и достаточно теплообеспеченных местообитаниях пологих и средней крутизны склонов делювиальных шлейфов горной системы широкое распространение получают сосновые и березово-сосновые леса орлякового специесцикла с доминированием или значительным участием орляка. В этих сообществах на основе анализа коэффициентов межвидовых сопряженностей Бравэ обнаруживаются наиболее тесные ценоотические связи с видами подтаежного разнотравья (*Rubus saxatilis*, *Lathyrus frolovii*) и мезофильными корневищными злаками и осоками (*Brachypodium pinnatum*, *Carex macroura*). В сильной степени связи орляка с неморальными (*Cruciata glabra* subsp. *krylovii*, *Anemone baikalensis*) и высокотравными (*Crepis sibirica*, *Pleurospermum uralense*) элементами проявляется одна из

региональных особенностей наиболее гумидного климатического варианта южносибирской подтайги. Именно в этом секторе подтайги у орляка отмечается экологический оптимум, который затем при подъеме в горы резко выклинивается в черневых лесах. Здесь вид имеет низкую встречаемость и редко бывает обилён, разрастаясь при нарушениях и на вырубках. В ценофлорах горнотаежных лесов и субальпийских редколесий орляк не встречается и с видами бореального и субальпийского комплексов (*Lonicera altaica*, *Carex iljinii*, *Anthoxanthum alpinum*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberii*) имеет явно выраженные отрицательные связи.

Выполненный анализ сопряженности орляка с постоянными видами лесных сообществ наиболее влажного сектора Западного Саяна позволяет уточнить положение экологической ниши вида в регионе с пергумидным климатом и имеет значение для сравнения с другими регионами Алтае-Саянской горной области, где орляк также является доминантом травяного яруса подтаежных светлохвойных и мелколиственных лесов.

### Литература

1. Гуреева И.И., Пейдж К.Н. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова при Томском государственном университете. 2005. № 95. С. 18–26.
2. Гуреева И.И., Пейдж К.Н. Род *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) в Северной Евразии // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 6. С. 915–934.
3. Шмаков А.И. Конспект папоротников Северной Азии // Turczaninowia. 2009. № 12(3–4). С. 88–148.
4. Степанов Н.В. Расовое разнообразие орляка в Западном Саяне // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы 4-й Междунар. конф., посвящ. 125-летию Гербария им. П.Н. Крылова. Томск : Изд-во Томского университета, 2010. С. 46–48.
5. Ершова Э.А. Роль папоротника-орляка в лесных и луговых фитоценозах правобережья Енисея // Растительность правобережья Енисея. Новосибирск : Наука, 1971. С. 337–355.
6. Ершова Э.А. Особенности адаптации орляка в Сибири // Сибирский экологический журнал. 2010. Т. XVII, вып. 6. С. 955–961.
7. Соколов С. Я. Успехи советской лесной геоботаники // Сов. ботаника. 1938. С. 20–46.
8. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск : Изд-во Томского университета, 1962. 440 с.
9. Типы лесов гор Южной Сибири / под ред. В.Н. Смагина. Новосибирск : Наука, 1980. 336 с.
10. Пономарев А.В. Характеристика сообществ с участием папоротника-орляка на контакте подтайги и лесостепи // Ботанические исследования в Сибири : сб. статей. Красноярск, 2010. Вып. 18. С. 70–75.
11. Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л. : Наука, 1984. 184 с.
12. Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск : Наука, 1980. 256 с.
13. Белов А.В. К географии темнохвойной тайги Ангаро-Ленского междуречья // Ботанический журнал. 1963. Т. 48, № 1. С. 3–14.
14. Куминова А. В. Основные итоги изучения растительного покрова правобережья Енисея // Растительность правобережья Енисея (южная часть Красноярского края). Новосибирск : Наука, 1971. С. 3–20.

15. *Ермаков Н.Б.* Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
16. *Лащинский Н.Н.* Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск : Изд-во «ГЕО», 2009. 264 с.
17. *Назимова Д.И., Гуревич М.Ю., Кофман Г.Б., Андреева Н.М.* Опыт многомерной классификации лесорастительных районов Сибири по климатическим признакам // География и природные ресурсы. 1997. № 2. С. 21–30.
18. *Дробушевская О.В., Царегородцев В.Г.* Географо-климатические варианты светлостойных травяных лесов Сибири // Сибирский экологический журнал. 2007. № 2. С. 211–219.
19. *Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И.* Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1986. 225 с.
20. *Ландшафтная карта СССР (масштаб 1: 4 000 000) / под ред. А.Г. Исаченко.* М. : ГУГК, 1988.
21. *Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методические указания к изучению типов леса. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
22. *Юнатов А.А.* Заложение экологических профилей и пробных площадей // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. С. 9–35.
23. *Катенин А.Е.* Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Ботанический журнал. 1988. Т. 73, № 2. С. 186–197.
24. *Конспект флоры Сибири: сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова.* Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
25. *Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А.* Список мхов Восточной Европы и Северной Азии // *Arctoa*. 2006. Т. 15. С. 1–130.
26. *Определитель лишайников СССР.* Л. : Наука, 1971. Вып. 1. 412 с.
27. *Определитель лишайников СССР.* Л. : Наука, 1978. Вып. 5. 304 с.
28. *Нешатаев Ю.Н.* Методы анализа геоботанических материалов. Л. : Изд-во ЛГУ, 1987. 192 с.
29. *Hennekens S.* TURBO (VEG) Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. Usersguide. JBN-DLO. University of Lancaster, 1996a. 59 p.
30. *Лакин Г.Ф.* Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
31. *Буторина Т.Н.* Эколого-ценоотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 30–52.
32. *Молокова Н.И., Назимова Д.И.* Эколого-биологические спектры горных лесов избыточно-влажного климата // Ботанический сборник. Красноярск, 1995. Вып. 4. С. 43–51.
33. *Мальшев Л.И., Пешкова Г.А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск : Наука, 1984. 264 с.
34. *Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову.* М. : ВНИИ кормов, 1974. 246 с.
35. *Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову.* М. : ВНИИ кормов, 1978. 300 с.
36. *Степанов Н. В.* Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Ключ для определения семейств и конспект флоры. Красноярск : Изд-во Красноярского гос. ун-та, 1994. 108 с.
37. *Камелин Р.В.* Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул : Изд-во Алтайского гос. ун-та, 1998. 240 с.

Поступила в редакцию 27.02.2014 г.; повторно 25.04.2014 г.;  
принята 18.05.2014 г.

**Авторский коллектив:**

**Бочарников Максим Викторович** – канд. геогр. наук; н.с. кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (г. Москва, Россия).

E-mail: [maxim-msu-bg@mail.ru](mailto:maxim-msu-bg@mail.ru)

**Данилина Дилшад Магомедовна** – канд. биол. наук; н.с. лаборатории лесной фитоценологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск, Россия).

E-mail: [dismailova@mail.ru](mailto:dismailova@mail.ru)

**Пономарев Алексей Вячеславович** – канд. биол. наук; аспирант лаборатории лесной фитоценологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Красноярск, Россия).

E-mail: [kalderus@yandex.ru](mailto:kalderus@yandex.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 68–83*

---

**Maxim V. Bocharnikov<sup>1</sup>, Dilschad M. Danilina<sup>2</sup>, Aleksey V. Ponomarev<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Department of Biogeography, Faculty of Geography, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation.*

E-mail: [maxim-msu-bg@mail.ru](mailto:maxim-msu-bg@mail.ru)

<sup>2</sup> *Laboratory of Forest Phytocenology, V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation.*

E-mail: [dismailova@mail.ru](mailto:dismailova@mail.ru)

### **Interspecies coenotic communications of the bracken (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) on a mountain gradient in the Western Sayan**

On the basis of Bravais correlation coefficient, coenotic communication of *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* was estimated with species of vascular plants, mosses and lichens of forests of the perhumid sector in the Western Sayan. Among significant coefficients, we found 2 groups of positive correlation of different extent of communication and a group of negative correlation. We recorded 360 species of the highest vascular plants and also mosses and lichens during field researches. *Pteridium* was recorded in 51 descriptions, in which 257 species were taken as a whole. In communities of *Pteridium* species cycle with domination or considerable participation of the bracken, 23 descriptions were made, in which 203 species were noted. For 198 species of *Pteridium*, we received Bravais correlation coefficient and criterion  $\chi^2$ , characterizing a degree of its correlation to other species. Among them, 113 reliable with a 5-% significance value coefficients were chosen. Among statistically significant depending on narrowness and a communication orientation of *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* with other species 3 groups of correlation were allocated.

We used descriptions of forests of full mountain gradient (from subtaiga to subalpine sparse forests) in this investigation. We explored regional specifics of the mountain territory through the eco-coenotic relations of *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* as one of the most important dominant of subtaiga forests with types of forest communities of a full high-rise range. An important feature of forests of the perhumid sector in the Western Sayan is a great share of nemoral and large herb elements. These elements have a strong connection with *P. pinetorum* subsp. *sibiricum*. *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* has a high activity in subtaiga forests where communities of *Pteridium* species cycle with its domination or considerable participation are formed. Species that are strongly connected with *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* are widespread, mainly, in the south of the

boreal zone, and also in the nemoral zone. Such types have continuous or disjunctive Euro-Asian type of distribution. Some of them are in mountains of the perhumid sector of the Western Sayan Mountains on the eastern border of distribution. Under conditions of reducing heat availability at the top part of the subbelt of black forests, an ecotope range of *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* is wedged. It is reflected that *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* has negative correlation with typical boreal and subalpine elements. The analysis of correlation of *P. pinetorum* ssp. *sibiricum* with constant species of forest communities of the humid sector of the Western Sayan allows specifying the state of an ecological niche of this fern in the region with perhumid climate. This research is important for comparison with other regions of the Altai-Sayan mountain region where *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* is also dominant in the herb layer of subtaiga light coniferous and small-leaved forests.

**Acknowledgments:** this work was partially supported by grants RFBR №№ 13-05-00968-A, 09-04-98040-p\_сибирь\_a, 09-04-10066-к.

*The article contains 1 table, 37 ref.*

**Keywords:** bracken; Western Sayan; mountain gradient; subtaiga; Bravais correlation coefficient; species cycle.

## References

1. Gureeva II, Page CN. Towards the problem of the bracken taxonomy in Siberia. *Classified Notes on the Materials of P.N. Krylov Tomsk State University Herbarium*. 2005;95:18-26. In Russian
2. Gureeva II, Page CN. The generum *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) in Northern Eurasia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2008;93(6):915-934. In Russian
3. Shmakov AI. Summary of ferns of Northern Asia. *Turczaninowia*. 2009;12(3-4):88-148. In Russian
4. Stepanov NV. A racial diversity of the bracken in the Western Sayan. Problems of studying Siberian vegetation cover: *Materials of the 4-th international conference dedicated to the 125<sup>th</sup> anniversary of P.N. Krylov Herbarium*. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 2010. p. 46-48. In Russian
5. Ershova EA. Rol' paprotnika-orlyaka v lesnykh i lugovykh fitotsenozakh pravoberezh'ya Eniseya [Role of the fern-bracken in forest and meadow communities of the right bank of the Yenisei river]. *Rastitel'nost' pravoberezh'ya Eniseya* [In: *Vegetation of the right bank of the Yenisei river*]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publishing House; 1971. p. 337-355. In Russian
6. Ershova EA. Adaptation of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2010;3(6):955-961. doi: [10.1134/S1995425510060147](https://doi.org/10.1134/S1995425510060147)
7. Sokolov SYa. Usp ekhi sovetskoy lesnoy geobotaniki [Achievements of the Soviet forest geobotany]. *Sovetskaya botanika*. 1938;1:20-46. In Russian
8. Shumilova LV. Botanicheskaya geografiya Sibiri [Botanical geography of Siberia]. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 1962. 440 p. In Russian
9. Tipy lesov gor Yuzhnoy Sibiri [Types of forests of southern Siberian Mountains]. Smagin VN, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1980. 336 p. In Russian
10. Ponomarev AV. Kharakteristika soobshchestv s uchastiem paprotnika-orlyaka na kontakte podtaygi i lesostepi [Characteristics of communities with the fern-bracken participation on subtaiga and forest-steppe contact]. *Botanicheskie issledovaniya v Sibiri* [In: *Botanical investigations in Siberia*]. Krasnoyarsk: Polikom Publishing House; 2010;18:70-75. In Russian
11. Krylov AG. Zhiznennyye formy lesnykh fitotsenozov [Morphological forms in forests communities]. Leningrad: Nauka Publishing House; 1984. 184 p. In Russian
12. Sochava VB. Geograficheskie aspekty sibirskoy taygi [Geographical aspects of Siberian taiga]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1980. 256 p. In Russian

13. Belov AV. K geografii temnokhvoynoy taygi Angaro-Lenskogo mezhdurech'ya [On the geography of the dark-coniferous taiga of the Angaro-Lensky interfluve]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1968;48(1):3-14. In Russian
14. Kuminova AV. Osnovnye itogi izucheniya rastitel'nogo pokrova pravoberezh'ya Eniseya [The main results of studying the vegetation cover of the right bank of the Yenisei river]. *Rastitel'nost' pravoberezh'ya Eniseya (yuzhnaya chast' Krasnoyarskogo kraya)* [In: *Vegetation of the right bank of the Yenisei river*]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1971. p. 3-20. In Russian
15. Ermakov NB. Raznoobrazie boreal'noy rastitel'nosti Severnoy Azii. Gemiboreal'nye lesa. Klassifikatsiya i ordinatsiya [Diversity of boreal vegetation of Northern Asia. Hemiboreal forests. Classification and ordination]. Novosibirsk: Siberian branch of the RAS Publishing House; 2003. 232 p.] In Russian
16. Laschinskiy NN. Rastitel'nost' Salairskogo kryazha [Vegetation of Salair ridge]. Novosibirsk: GEO Publishing House; 2009. 264 p. In Russian
17. Nazimova DI, Gurevitch MYu, Kofman GB, Andreeva NM. Opyt mnogomernoy klassifikatsii lesorastitel'nykh rayonov Sibiri po klimaticheskim priznakam [Experience of multidimensional classification of the forest vegetation regions of Siberia according to climatic signs]. *Geografiya i prirodnye resursy – Geography and Natural Resources*. 1997;2:21-30. In Russian
18. Drobusheskaya OV, Tsaregorodtsev VG. Geographic and climatic versions of the light Coniferous Grass Forests of Siberia. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2007;2:211-218. In Russian
19. Polikarpov NP, Chebakova NM, Nazimova DI. Klimat i gornye lesa Yuzhnoy Sibiri [Climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1986. 225 p. In Russian
20. Landshaftnaya karta SSSR [Landscape map of the USSR (m. 1:4000000)]. Isachenko AG, editor. Moscow: GUGK Publishing House; 1988. In Russian
21. Sukachev VN, Zonn SV. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Manual on studying forest types]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publishing House; 1961. 144 p. In Russian
22. Yunatov AA. Zalozhenie ekologicheskikh profiley i probnykh ploshchadey [Creating ecological profiles and trial areas]. *Polevaya geobotanika – Field geobotany*. Moscow-Leningrad: Nauka; 1964. Vol. 3. p.9-35. In Russian
23. Katenin AE. Klassifikatsiya neodnorodnykh territorial'nykh edinit rastitel'nogo pokrova na primere rastitel'nosti tundrovoy zony [Classification of heterogeneous territorial units of vegetation cover using the example of the vegetation of the tundra zone]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1998;73(2):186-197. In Russian
24. Konspekt flori Sibiri: sosudistie rasteniya [Summary of the flora of Siberia: vascular plants]. Baikov KS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 2005. 362 p. In Russian
25. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA. Checklist of mosses of Eastern Europe and Northern Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130. In Russian
26. Opredelitel' lishainikov SSSR [A field guide to lichens of the USSR]. Vol. 1. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publishing House; 1971. 412 p. In Russian
27. Opredelitel' lishainikov SSSR [A field guide to lichens of the USSR]. Vol. 5. Abramov II, editor. Leningrad: Nauka Publishing House; 1978. 304 p. In Russian
28. Neshataev YuN. Metody analiza geobotanicheskikh materialov [Methods of the analysis of geobotanical materials]. Leningrad: LGU Publishing House; 1987. 192 p. In Russian
29. Hennekens S. TURBO (VEG) Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. IBN-DLO. Lancaster: University of Lancaster; 1996. 59 p.

30. Lakin GF. Biometriya: Ucheb.posobie dlya biol. spets. vuzov [Biometry]. Moscow: High school Publishing House; 1990. 352 p. In Russian
31. Butorina TN. Ekologo-tsenoticheskiy analiz kustarnichkovo-travyanogo yarusa lesnykh assotsiatsiy [Ecological-coenotic analysis of the scrubby-grassy layer of forest associations]. *Tipy lesov Sibiri* [In: *Types of Siberian forests*]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publishing House; 1963. p. 30-52. In Russian
32. Molokova NI, Nazimova DI. Ekologo-biologicheskie spektry gornyykh lesov izbytochno-vlazhnogo klimata [Ecological-biological ranges of mountain forests of perhumid climate]. *Botanicheskiy sbornik*. Vol. 4. Krasnoyarsk. 1995. p. 43-51. In Russian
33. Malyshev LI, Peshkova GA. Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaykal'e i Zabaykal'e) [Features and genesis of the flora of Siberia (Predbaykalye and Zabaykaye)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1984. 264 p. In Russian
34. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otzenke kormovih ugodiy lesostepnoy i stepnoy zon Sibiri po rastitel'nomu pokrovu [Manual on ecological assessment of fodder grounds of forest-steppe and steppe zones of Siberia according to the vegetation cover]. Tsatsenkin IA, editor. Moscow: Izdatelstvo VNII kormov; 1974. 246 p. In Russian
35. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otzenke kormovih ugodiy tundrovoy i lesnoy zon Sibiri i Dal'nego Vostoka po rastitel'nomu pokrovu [Manual on ecological assessment of fodder grounds of tundra and forest zones of Siberia and the Russian Far East according to the vegetation cover]. Savchenko IV, Tsatsenkin IA, editors. Moscow: Izdatelstvo VNII kormov; 1978. 300 p. In Russian
36. Stepanov NV. Florogeneticheskiy analiz (na primere severo-vostochnoy chasti Zapadnogo Sayana). Klyuch dlya opredeleniya semeystv i konspekt flory [Florogenetic analysis (on the example of the northeastern part of the Western Sayan). A key to definition of families and the flora summary]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State University Publishing House; 1994. 108 p. In Russian
37. Kamelin RV. Materialy po istorii flory Azii (Altayskaya gornaya strana) [Materials on the history of Asian flora (The Altai highland)]. Barnaul: Altay State University Publishing House; 1998. 240 p. In Russian

Received 27 February 2014;

Revised 25 April 2014;

Accepted 18 May 2014

Bocharnikov MV, Danilina DM, Ponomarev AV. Interspecies coenotic communications of the bracken (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) on a mountain gradient in the Western Sayan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):68-83. In Russian, English summary.

УДК 581.9

А.Ю. Королюк, М.П. Тищенко

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

## Новая ассоциация низинных лугов Западной Сибири *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii*

Проанализированы флористический состав, экология и распространение сообществ разнотравно-злаковых низинных лугов с участием солевьносливких видов, описанных на юге лесной зоны центрального сектора Западно-Сибирской равнины. Определено их место на градиентах увлажнения и богатства-засоленности почв; рассчитаны экологические спектры ценофлоры. Дана синтаксономическая интерпретация этих сообществ, которые рассматриваются в ранге новой для науки ассоциации *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii* в составе союза *Deschampsion cespitosae*, порядка *Molinietalia* класса *Molinio–Arrhenatheretea*. Показана специфика описанной ассоциации по сравнению с ранее известными. Установлено, что луга ассоциации представляют собой коренные сообщества подтаежной и лесостепной подзон, являющиеся характерным элементом растительного покрова полугидроморфных ландшафтов. В их составе встречается молиния голубая – европейский луговой вид, находящийся в Западной Сибири на восточном пределе своего распространения.

**Ключевые слова:** низинные луга; флористическая классификация; порядок *Molinietalia*; подтаежная подзона; Западно-Сибирская равнина.

### Введение

Подтаежная подзона Западной Сибири представляет уникальное ландшафтное образование, не имеющее аналогов ни в европейской части России, ни в регионах Средней и Восточной Сибири. Свообразие растительного покрова подтаежных ландшафтов в первую очередь определяется господством коренных мелколиственных травяных лесов, в то время как в других лесных регионах мелколиственные (преимущественно березовые) леса являются производными на месте светлохвойных и темнохвойных лесов. Характерной чертой подтаежных территорий Западной Сибири является широкое распространение переувлажненных ландшафтов, что объясняется равнинным характером и слабым дренажем водораздельных пространств. В условиях повсеместной заболоченности обычным компонентом растительного покрова выступают коренные низинные луга.

До настоящего времени растительность подтаежной подзоны остается слабо охарактеризованной в геоботанической литературе, что связано с

труднодоступностью большей части районов, их меньшей хозяйственной значимостью в сравнении с расположенными южнее сельскохозяйственными регионами лесостепной и степной зон, а также и с северными таежными территориями – центрами заготовки древесины и добычи нефти. В период интенсивного сельскохозяйственного освоения юга Западной Сибири коренная растительность претерпела значительные изменения. В связи с этим актуально изучение современного состояния экосистем подтаежной подзоны, а одной из первоочередных задач является выявление и характеристика компонентов естественной растительности, в том числе и низинных лугов.

### Материалы и методики исследования

Район экспедиционных исследований охватил подтаежную и лесостепную подзоны Западной-Сибирской равнины: Тобол-Иртышское и Обь-Иртышское междуречья. Зональный комплекс растительности здесь формируют березовые и осиново-березовые травяные леса (класс *Brachypodio pinnati–Betuletea* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991) и гликофитные луга (класс *Molinio–Arrhenatheretea* R. Тх. 1937). Значительная часть луговых сообществ (порядок *Arrhenatheretalia* R. Тх. 1931) являются производными, сформировавшимися на вырубках, впоследствии распаханых или использовавшихся как постоянные сенокосы. В последние десятилетия площади вторичных лугов заметно сокращаются, так как многие пахотные угодья и сенокосы заброшены и зарастают деревьями и кустарниками. Можно предполагать, что в ближайшем будущем вторичные суходольные луга сохранятся лишь вблизи населенных пунктов. Элементом подтаежных ландшафтов являются лесные луга порядка *Carici macrourae–Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999, представляющие собой стадию естественной динамики лесной растительности, а также гликофитные луга, развивающиеся на полугидроморфных почвах по периферии заболоченных массивов. Последний тип сообществ относится к порядку *Molinietaalia* W. Koch 1926.

Характерной особенностью подтаежной подзоны, а в гораздо большей степени лесостепной подзоны, является сочетание процессов заболачивания с засолением верхних горизонтов почвы [1–3]. Б.Н. Городков в «Трудах почвенно-ботанических экспедиций» [1] само по себе существование подтаежной подзоны в растительном покрове Западной Сибири связывает с засолением почв, которого не выносят хвойные деревья. Характеризуя луговую растительность подтайги, он пишет, что естественные безлесные пространства на водоразделах, встречающиеся фрагментарно, представлены сообществами заболоченных и засоленных лугов. Заболоченные луга без заметного засоления еще более редки и локализованы в узком диапазоне условий – в переходной полосе между заболоченными березовыми лесами и засоленными лугами. Кроме этого упоминания об оригинальных сообществах слабо засоленных заболоченных лугов на Тобол-Иртышском междуречье, никаких

сведений о них в литературе обнаружить не удалось. В ходе экспедиционных исследований в этом районе нами были обнаружены сообщества разнотравно-злаковых низинных лугов с участием солевыносливых растений, о которых, вероятнее всего, и писал Б.Н. Городков. Задачей данной работы является описание и синтаксономическая интерпретация данного типа сообществ.

Материал собран в 2012 г. на территории Тюменской, Омской и Новосибирской областей. Геоботанические описания выполнялись на площадках в 100 м<sup>2</sup>. Для обработки материалов использовалась программа IBIS [4]. Данные по проективному покрытию видов представлены следующей шкалой (%): + – менее 1; 1 – 1–4; 2 – 5–9; 3 – 10–24; 4 – 25–49; 5 – 50–74; 6 – 75–100. Латинские названия видов даны по «Конспекту флоры Сибири» [5]. Номенклатура синтаксонов приведена в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» [6].

### Результаты исследования и обсуждение

На первом этапе из базы данных были отобраны 83 описания, представляющие низинные луга. Первым критерием выбора описаний было активное участие в их сложении широко распространенных луговых видов: *Achillea millefolium*, *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Amoria repens*, *Bromopsis inermis*, *Carum carvi*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Galium boreale*, *Geranium pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Phleum pratense*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago major*, *P. media*, *Poa trivialis*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Stellaria graminea*. Вторым критерием была представленность лугово-болотных растений: *Allium angulosum*, *Deschampsia cespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Galium uliginosum*, *Lathyrus palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Poa palustris*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, *Stellaria palustris*, *Veronica longifolia*. После этого была составлена валовая таблица описаний низинных лугов и проведена ее обработка с применением программы TWINSpan [7]. Среди прочих низинных лугов хорошо обособилась группа описаний, в частности, диагностирующаяся растениями, активными в сообществах солончаковатых и болотно-солончаковых лугов, относящихся к классу **Scorzonero-Juncetea** Golub 2001: *Cenolophium denudatum* и *Artemisia laciniata*. Для дальнейшей характеристики данного типа сообществ нами было отобрано 18 описаний.

В схеме DCA-ординации всей выборки описаний низинных лугов выделенная группа занимает вполне определенное место (рис. 1). На второй оси, которая может быть проинтерпретирована как градиент богатства-засоленности почвы, ценозы занимают крайнее положение. Исключение составляет лишь описание mg12-111, заметно отстоящее от группы.

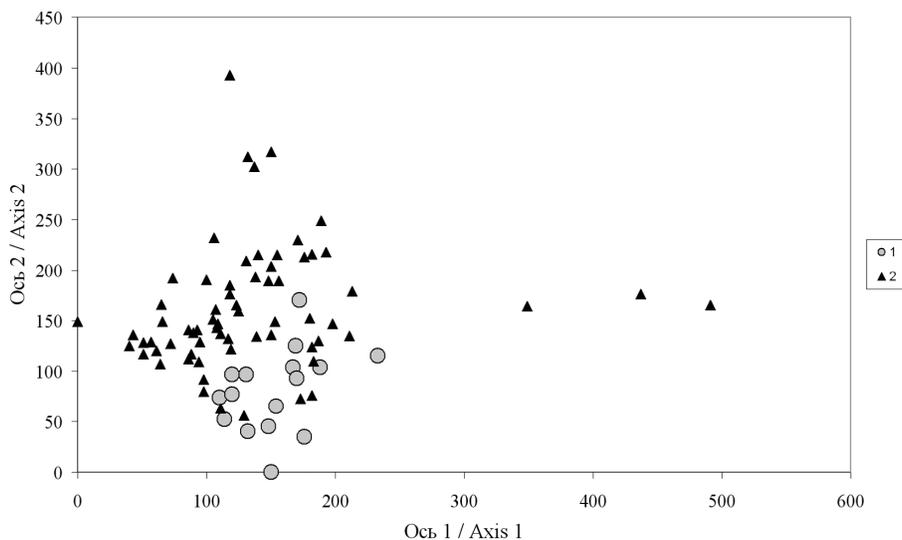


Рис. 1. Схема DCA-ординации луговых сообществ: 1 – описания с участием видов солончаковых и болотно-солончаковых лугов; 2 – описания низинных лугов /

Fig. 1. DCA-ordination of meadow communities: 1 - relevés with species of saline and wet saline meadows; 2 - relevés of lowland meadows

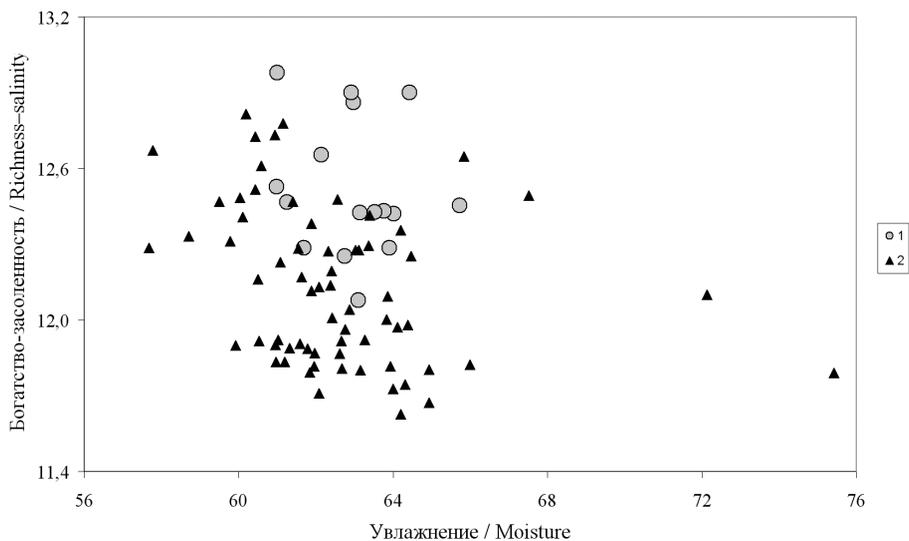


Рис. 2. Схема ординации луговых сообществ на градиентах увлажнения и богатства-засоленности почв: 1 – описания с участием видов солончаковых и болотно-солончаковых лугов; 2 – описания низинных лугов /

Fig. 2. Ordination of meadow communities on gradients of moisture and soil richness-salinity: 1 - relevés with species of saline and wet saline meadows; 2 - relevés of lowland meadows

Это объясняется исключительным видовым разнообразием данного луга (61 вид) и включением в его состав большого блока лугово-лесных видов. Ординация описаний с использованием экологических шкал растений показывает близкие результаты (рис. 2): положение анализируемой группы в более засоленных условиях (более 12-й ступени) и переходный характер описания mg12-111. По отношению к увлажнению выделенная группа не отделяется от других сообществ низинных лугов.

Выделившаяся группа представляет разнотравно-злаковые низинные луга, описанные с территории Тюменской, Омской и Новосибирской областей. Сообщества чаще всего располагаются по периферии сырых осиново-березовых колков, иногда формируют микропояс между суходольными лугами и травяными болотами. Нередко контуры низинных лугов контактируют с солончакватыми бескильницевыми и ячменевыми лугами. Встречаются данные сообщества и в долинах небольших рек. Травостой густой, высокий (до 90–110 см), хорошо разделен на два подъяруса. В верхнем доминируют *Calamagrostis epigeios*, *Brachypodium pinnatum* или *Filipendula ulmaria*, реже (в бассейне р. Вагай) – *Molinia caerulea*, а в нижнем – *Carex cespitosa*. Иногда клоны *Potentilla anserina* образуют третий, приземный, ярус. Общее проективное покрытие травостоя составляет 80–100%, видовое богатство сообществ – 41 вид на 100 м<sup>2</sup> при варьировании от 26 до 61 вида.

Как и большая часть травяных сообществ Западной Сибири, описываемые луга обычно представляют полидоминантные ценозы. Лишь в 5 из 18 описаний имелся явно выраженный доминант: в трех случаях *Calamagrostis epigeios*, и по одному – *Poa angustifolia* и *Molinia caerulea*. В 13 ценозах содоминировали от 2 до 6 видов растений, причем зачастую имели близкое обилие. 23 вида были отмечены хотя бы в одном из 18 описаний с покрытием 10% и более. Усредненный «портрет» описания можно вывести из показателей активности видов. Активность вычислялась как корень из произведения встречаемости вида на его среднее проективное покрытие. Самым активным растением выступает *Calamagrostis epigeios* (активность равна 40), при высокой встречаемости его покрытие в среднем составляет 20%, достигая 80% в монодоминантных вейниковых вариантах. Менее активны *Thalictrum simplex* и *Poa angustifolia* (активность 25 и 24), при стопроцентной встречаемости их среднее покрытие составляет 6%. Еще 20 потенциальных доминантов и содоминантов имеют активность от 5 до 15 (упорядочены в порядке уменьшения активности): *Cirsium canum*, *Filipendula ulmaria*, *Festuca pratensis*, *Inula salicina*, *Agrostis gigantea*, *Vicia cracca*, *Galium boreale*, *Elytrigia repens*, *Lathyrus pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Molinia caerulea*, *Sonchus arvensis*, *Sanguisorba officinalis*, *Artemisia laciniata*, *Potentilla anserina*, *Festuca rubra*, *Geranium pratense*, *Jacobaea erucifolia*, *Bromopsis inermis*, *Pimpinella saxifraga*.

Блок высококонстантных видов сложен несколькими группами. В одну из них входят виды сырых лугов и травяных болот (*Carex cespitosa*, *Angelica*

*palustris*, *Ptarmica salicifolia*, *Lysimacha vulgaris* и *Sanguisorba officinalis*), индицирующие избыточное увлажнение местообитаний, в другую – виды, свидетельствующие о наличии слабого засоления (*Cirsium canum*, *Artemisia laciniata*, *Cenolophium denudatum*). В сообществах достаточно полно представлены блоки луговых и лугово-лесных видов.

Экологический спектр ценофлоры по отношению к фактору увлажнения имеет четко выраженную колоколообразную форму с максимумом видов в группе эумезофитов, что в целом отражает луговую природу сообществ (табл. 1). Обращает на себя внимание значительная широта экологического спектра и связанная с этим экологическая неоднородность флористического состава, отражающаяся в сосуществовании ксерофитных и гигрофитных видов. Это в первую очередь определяется значительным динамизмом гидрологического режима местообитаний и их непосредственным контактом с ценозами остепненных солонцеватых лугов и травяных болот. Аналогичную структуру имеет и экологический спектр ценофлоры по отношению к фактору богатства-засоленности почв. Основу ее формируют эутрофные виды. Существование же периодов, когда верхние горизонты почвы иссушаются и в них происходит концентрация растворимых солей, определяет присутствие в составе лугов галофитных растений.

Таблица 1 / Table 1

**Экологические спектры ценофлоры по отношению к увлажнению  
и богатству-засоленности почв /**

**Ecological spectra of coenoflora in relation to moisture and richness–salinity of soils**

Экологическая группа / Ecological group	Число видов / Number of species	Доля в спектре (%) / Share in spectrum (%)
Эуксерофиты / Euxerophytes	1	0,7
Гипоксерофиты / Нурохерофиты	3	2,1
Гемиксерофиты / Hemixerophytes	13	9,3
Ксеромезофиты / Xeromesophytes	38	27,1
Эумезофиты / Eumesophytes	50	35,7
Гигромезофиты / Hygromesophytes	24	17,1
Гемигигрофиты / Hemihygrophytes	4	2,9
Гипогигрофиты / Нурогигрофиты	7	5,0
<b>ИТОГО / TOTAL</b>	<b>140</b>	<b>100,0</b>
Мезоолиготрофы / Mesooligotrophs	4	2,9
Мезотрофы / Mesotrophs	15	10,7
Мезоэутрофы / Mesoeutrophs	83	59,3
Эутрофы / Eutrophs	24	17,1
Гипогалофиты / Нурогалофиты	11	7,9
Мезогалофиты / Mesohalophytes	2	1,4
Ортогалофиты / Orthohalophytes	1	0,7
<b>ИТОГО / TOTAL</b>	<b>140</b>	<b>100,0</b>

Синтаксономическая интерпретация описанных сообществ на уровне класса и порядка не вызывает затруднений – они относятся к луговому классу *Molinio–Arrhenatheretea* и порядку *Molinietalia*, объединяющему низинные гликофитные луга на минеральных почвах, распространенные преимущественно на юге лесной зоны Западной и Средней Сибири, а также в предгорьях Алтае-Саянской горной области [8–10]. Из многочисленных союзов, описанных в составе порядка *Molinietalia*, наиболее близок к описываемым нами сообществам союз *Deschampsion cespitosae* Horvatić 1930, объединяющий относительно сухие варианты низинных лугов. Союз диагностируется преимущественно видами порядка. Так, его диагностическая комбинация для территории Чешской Республики [11] содержит всего лишь три вида, из которых первые два постоянны в описываемой нами ассоциации: *Festuca pratensis*, *Kadenia dubia*, *Alopecurus pratensis*.

Ассоциация *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii* ass. nov. hoc loco.

Номенклатурный тип (holotypus) ассоциации: табл. 2, оп. 1, полевой номер описания – mrl2-127.

Диагностические виды: *Angelica palustris*, *Artemisia laciniata*, *Cenolophium denudatum*, *Cirsium canum*, *Festuca rubra*, *Jacobaea erucifolia*.

Локалитеты описаний: оп. № 1–3 Омская обл., Колосовский р-н, между с. Дубрава и с. Вишневое, 14.07.12. Авторы: оп. № 1 М.П. Тищенко, оп. № 2, 3 А.Ю. Королюк; оп. № 4–6, 10–14, 17, 18 Тюменская обл., Омутинский р-н, севернее с. Окуневское, 18.07.12. Авторы: оп. № 4, 5 А.Ю. Королюк, оп. № 6 Н.И. Макунина; оп. № 10–14, 17, 18 М.П. Тищенко; оп. № 7, 8 Омская обл., Колосовский р-н, на юг от с. Вишневое. 12.07.12. Автор М.П. Тищенко; оп. № 9 Омская обл., Тюкалинский р-н, окр. с. Черноусово, 15.07.12. Автор М.П. Тищенко; оп. № 15, 16 Новосибирская обл., Чулымский р-н, 12 км к северо-востоку от с. Большеникольское, 23.07.12. Автор М.П. Тищенко.

Localities of relevés: rel. № 1–3 Omsk oblast, Kolosovskoe district, between v. Dubrava and v. Vishnyovoe, 14.07.12. Authors: rel. № 1 M.P. Tishchenko, rel. № 2, 3 A.Yu. Korolyuk; rel. № 4–6, 10–14, 17, 18 Tyumen oblast, Omutinskoe district, north of v. Okunyovskoe, 18.07.12. Authors: rel. № 4, 5 A.Yu. Korolyuk; rel. № 6 N.I. Makunina; rel. № 10–14, 17, 18 M.P. Tishchenko; rel. № 7, 8 Omsk oblast, Kolosovskoe district, south of v. Vishnyovoe. 12.07.12. Author M.P. Tishchenko; rel. № 9 Omsk oblast, Tyukalinsk district, environs of v. Chernousovo, 15.07.12. Author M.P. Tishchenko; rel. № 15, 16 Novosibirsk oblast, Chulymsk district, 12 km north-east of v. Bol'shenikol'skoe, 23.07.12. Author M.P. Tishchenko.

Ассоциация объединяет луга на влажных слабозасоленных почвах. Ареал ее охватывает подтаежную и лесостепную подзоны центрального сектора Западно-Сибирской равнины, характеризующегося широким развитием гидроморфных ландшафтов в условиях равнинного рельефа и слабой дренированности.

В системе эколого-фитоценотической классификации эти луга наиболее близки к формации вейниковых низинных лугов, выделенной Н.В. Логутенко [8] в лесостепи Обь-Иртышского междуречья.



Продолжение табл. 2 / Table 2 (continued)

<i>Phleum pratense</i>	.	.	.	2	+	2	.	2	+	1	.	2	.	+	2	56	
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	.	.	.	1	2	+	+	+	2	.	.	.	+	2	56	
<i>Veronica longifolia</i>	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	.	+	.	+	.	39	
<i>Poa palustris</i>	.	.	.	.	2	.	+	+	+	+	.	+	.	+	+	39	
<i>Molinia caerulea</i>	.	.	3	4	+	.	.	.	.	.	.	3	3	.	4	39	
<i>Parnica salicifolia</i>	.	.	.	.	.	.	1	1	+	+	.	.	.	+	+	39	
<i>Galium uliginosum</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	+	.	+	+	33	
<i>Lathyrus palustris</i>	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	17	
Д.в. порядка / D. s. of order <i>Carici macrospora</i> — <i>Crepidetalia sibirica</i>																	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	2	.	.	.	3	.	+	.	.	.	.	4	.	2	2	2	3
<i>Pulmonaria mollis</i>	.	.	.	.	+	2	+	.	.	2	.	.	.	.	+	+	39
<i>Serratula coronata</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	+	+	.	+	.	2	+	39	
Д.в. класса / D. s. of class <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>																	
<i>Poa angustifolia</i>	+	3	1	+	1	4	+	3	+	3	+	+	+	2	+	+	100
<i>Vicia cracca</i>	+	3	2	+	3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	94
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	2	.	1	2	1	+	+	2	1	+	.	2	+	+	+	89
<i>Achillea millefolium</i>	+	+	1	+	.	1	+	2	.	+	+	+	+	2	+	+	89
<i>Galium boreale</i>	+	+	.	+	2	+	.	.	2	+	+	3	2	2	.	3	78
<i>Elytrigia repens</i>	1	1	+	.	+	1	2	2	+	3	.	+	+	1	+	+	78
<i>Agrostis gigantea</i>	2	3	+	.	.	.	+	3	+	2	.	+	.	2	.	+	67
<i>Geranium pratense</i>	+	.	.	.	1	3	+	.	2	+	1	.	3	.	2	1	61
<i>Stellaria graminea</i>	+	+	.	.	+	+	+	+	.	+	.	+	.	+	+	+	56
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	+	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	+	+	+	.	+	56
<i>Ranunculus acris</i>	+	1	+	.	+	.	+	+	.	.	.	+	+	.	.	.	44
<i>Trifolium pratense</i>	+	+	+	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+	.	.	.	44





Из ассоциаций, описанных в рамках эколого-флористической классификации, описываемые низинные луга близки к ассоциации *Poo palustris-Caricetum distichae* Korolyuk in Korolyuk et Kirpijanovа 1998, объединяющей болотно-солончаковые лисохвостово-осоковые (*Carex disticha*, *Alopecurus arundinaceus*) луга лесостепной подзоны Западной Сибири. По флористическому составу выделенная нами ассоциация проявляет некоторое сходство с ассоциациями *Hordeo brevisubulati-Festucetum pratensis u Veronico longifoliae-Festucetum pratensis*, описанными в предгорьях Алтае-Саянской горной области [10], и *Cirsio esculenti-Molinietum caeruleae* Grigorjev et al. 2002 с Южного Урала [12]. Исследованные нами сообщества отличаются наличием видов, индицирующих слабое засоление почв (*Cirsium canum*, *Artemisia laciniata*, *Cenolophium denudatum*, *Galatella biflora*, *Plantago maxima*), заметной ролью лугово-лесных видов порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* и отсутствием диагностического вида союза *Alopecurus pratensis*.

Интересная особенность флористического состава описанной нами ассоциации – нахождение в его составе характерного элемента европейских влажных лугов, давших название порядку *Molinietalia*, – *Molinia caerulea* (молинии голубой). Основная часть ареала молинии охватывает бореальную зону Европы. В Западной Сибири местонахождения вида отмечены в Курганской, южной части Тюменской и на западе Омской области [13]. Таким образом, на территории Тобол-Иртышского междуречья вид находится на восточной границе своего ареала.

Проведенные нами ранее исследования показали, что по отношению к увлажнению *M. caerulea* может быть охарактеризована как гигромезофит – ее оптимум лежит на 63-й ступени увлажнения, амплитуда на этом градиенте достаточно узка – от 60-й до 68-й ступени. Она встречается в местообитаниях с переменным в течение вегетационного сезона уровнем грунтовых вод, но не выносит застойного увлажнения и недостатка влаги. По отношению к богатству-засоленности почв молиния занимает отрезок от 11-й до 13-й ступени и ведет себя как гликофит: она выносит лишь слабое засоление на фоне относительно высокого увлажнения, что соответствует местообитаниям сырых лугов по окраинам болотных массивов. Показатели отношения молинии к фактору увлажнения в целом соответствуют данным, приводимым в региональных экологических шкалах растений [14–18]. Однако амплитуда вида на градиенте богатства-засоленности почвы на восточном пределе его распространения значительно сужена по сравнению с основной частью ареала.

Так, на территории Тобол-Иртышского междуречья молиния встречается в подтаежной подзоне и не характерна для солонцеватых и солончаковатых лугов. А немного западнее, в Башкирии, описана ассоциация *Cirsio esculenti-Molinietum caeruleae*, представляющая солончаковатые луга с доминированием молинии, распространенные в степной зоне и отнесенные авторами к классу *Asteretea tripolium* Westhoff et Beefink in Beefink 1962 [12]. Эта ассоциация существенно отличается от выделенной нами, поскольку со-

общества, развиваясь в более ксерофитных условиях и на более засоленных почвах, не содержат в своем составе видов лесной флоры, а блок луговых видов класса *Molinio–Arrhenatheretea* значительно обеднен.

Сравнение флористического состава западносибирской ассоциации *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii* с ассоциациями центральноевропейских лугов союза *Molinion caeruleae* Koch 1926 [19–21] показало наличие большого блока общих видов (*Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis*, *Agrostis gigantea*, *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Phleum pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Potentilla anserina*, *Salix cinerea*, *Veronica longifolia*, *Trifolium pratense*, *Galium uliginosum*, *Inula salicina*, *Achillea millefolium*, *Vicia cracca*, *Cirsium canum*, *Ptarmica cartilaginea*, *Calamagrostis epigeios* и др.), что объясняется сходством режима увлажнения местообитаний. Однако разница эдафических условий придает специфику западносибирским сообществам, где присутствует группа видов, устойчивых к слабому и умеренному засолению почв: *Cenolophium denudatum*, *Melampyrum cristatum*, *Galatella biflora*, *Plantago maxima* и др.

Из других особенностей флористического состава сообществ описанной нами ассоциации можно отметить высокое постоянство синантропных видов класса *Chenopodietea* Br.-Bl. 1952 em. Lohin., J. et R. Tx. 1961 ex Matusz. 1962 (*Cirsium setosum* и *Sonchus arvensis*). Это обусловлено сильной антропогенной трансформацией растительного покрова подтайги и северной лесостепи, связанной с распашкой обширных водораздельных пространств, откуда синантропные виды проникают во все луговые фитоценозы, независимо от их генезиса. Кроме того, в составе сообществ единично встречаются виды остепненных лугов, обычные для лесостепи (*Galium ruthenicum*, *Fragaria viridis*, *Phlomoidea tuberosa*). Вероятно, их присутствие связано со спецификой экологических режимов местообитаний слабозасоленных влажных лугов – наличием в течение вегетационного сезона коротких периодов иссушения почв.

### Заключение

Таким образом, анализ массива геоботанических описаний, представляющих фитоценотическое разнообразие лугов южной части Западно-Сибирской равнины, позволил выделить своеобразный тип сообществ, представляющих разнотравно-злаковые низинные луга с участием солевыносливых видов растений. Данные сообщества были описаны в ранге новой ассоциации *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii*, относящейся к союзу *Deschampsion cespitosae*, порядку *Molinietales* класса *Molinio–Arrhenatheretea*. Ассоциация представляет коренные луга подтаежной и лесостепной подзон, являющиеся характерным элементом растительного покрова полугидроморфных ландшафтов. В составе ассоциации принимает участие молиния голубая – европейский луговой вид, в пределах Тобол-Иртышского между-

речья находящийся на восточном пределе своего ареала. Наряду с коренным характером ценозов это определяет высокую природоохранную значимость описанных нами сообществ.

### Литература

1. Горюшков Б.Н. Подзона лиственных лесов в пределах Ишимского уезда Тобольской губернии // Тр. почв.-бот. экспедиций по исследованию колонизационных р-нов Азиатской России. Ч. II : Бот. исслед-я 1912 г. Вып. 3. Петроград : Переселенческое управление Главного управления землеустройства и земледелия, 1915. 200 с.
2. Горшенин К.П. Почвы южной части Сибири. М. : Наука, 1955. 592 с.
3. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука СО, 1985. 251 с.
4. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск : Томский государственный университет, 2007. 304 с.
5. Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
6. Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature 3rd ed. // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11, № 5. P. 739–768.
7. Hill M.O. DECORANA and TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology, 1979. 58 p.
8. Логутенко Н.В. Низинные луга и травяные болота лесостепной и степной зон Алтайского края и Новосибирской области // Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1963. С. 306–333.
9. Павлова Г.Г. Луговая растительность междуречья Бирюса – Усолка // Растительный покров Красноярского края. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1964. С. 116–144.
10. Макунина Н.И., Мальцева Т.В. Растительность лесостепных и подтаежных предгорий Алтае-Саянской горной области // Сибирский ботанический вестник: электрон. журн. 2008. Т. 3, вып. 1–2. С. 45–156.
11. Vegetation of the Czech Republic. 1. Grassland and Heathland Vegetation / Ed. by Milan Chytrý. Praha : Academia, 2010. 528 p.
12. Григорьев И.Н., Соломещ А.И., Алимбекова Л.М., Онищенко Л.И. Влажные луга Республики Башкортостан. Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа : Гилем, 2002. 157 с.
13. Флора Сибири. Поасеае (Gramineae). Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2. 361 с.
14. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
15. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule in Zurich. 1977. Vol. 64. P. 1–208.
16. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 198 с.
17. Ellenberg H., Weber H.E., Dull R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. 1991. Vol. 18. 248 p.
18. Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv : Phytosociocentre, 2011. 176 p.
19. Botta-Dukát Z., Chytrý M., Hájková P., Havlová M. Vegetation of lowland wet meadows along a climatic continentality gradient in Central Europe // Preslia, Praha. 2005. Vol. 77. P. 89–111.
20. Suder A. Purple-moor grass meadows (alliance *Molinion caeruleae* Koch 1926) in the eastern part of Silesia Upland: phytosociological diversity and aspects of protection // Nature Conservation. 2008. Vol. 65. P. 63–77.

21. *Zelnik I., Čarni A.* Wet meadows of the alliance *Molinion* Koch 1926 and their environmental gradients in Slovenia // *Biologia*. 2008. Vol. 63, № 2. P. 1–10.

*Поступила в редакцию 21.01.2014 г.; принята 18.05.2014 г.*

**Авторский коллектив:**

**Королюк Андрей Юрьевич** – д-р биол. наук, с.н.с., зав. лабораторией геосистемных исследований Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).  
E-mail: [akorolyuk@rambler.ru](mailto:akorolyuk@rambler.ru)

**Тищенко Марина Павловна** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории геосистемных исследований Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).  
E-mail: [tishenko-1957@mail.ru](mailto:tishenko-1957@mail.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 84–100*

**Andrey Yu. Korolyuk, Marina P. Tishchenko**

*Laboratory of Geosystem Research, Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation.*

\*E-mail: [akorolyuk@rambler.ru](mailto:akorolyuk@rambler.ru)

**New association of the West Siberian lowland meadows  
*Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii***

The wide spreading of semihydromorphic landscapes is a characteristic feature of the West Siberian subtaiga subzone. It is explained by a plain relief and poor draining of watersheds. Considerable anthropogenic transformation of the territory makes the study of contemporary state of ecosystems and preserved components of original vegetation topical. We carried out field studies in the central sector of the West Siberian plain: on the Tobol-Irtysh and the Ob-Irtysh watersheds. In the course of these studies, we discovered original communities of primary lowland meadows with salt-tolerant plants. Such communities usually occur near wet aspen-birch forests but sometimes form a vegetation belt between watershed meadows and herb mires. They often contact with saline meadows. Our task was description and syntaxonomic interpretation of these communities. By means of direct ordination and DCA-ordination, we showed that the studied group of meadows occurs in more salty habitats (more than 12 stages) in comparison with other lowland meadows but it is not separated on the gradient of moisture. The described communities commonly represent polydominant phytocenoses where codominate *Calamagrostis epigeios*, *Brachypodium pinnatum*, *Filipendula ulmaria* and rarely (in the Vagay river basin) - *Molinia caerulea*. *Calamagrostis epigeios* has the highest activity: its constancy is 78% and the cover averages 20% up to 80% in monodominant variants. The floristic composition always contains species of wet meadows and eutrophic mires, which indicates excessive moisture of habitats and species implying weak salt soils. Groups of meadow and meadow-forest species are represented completely enough as well as meadow-steppe and synanthropic plants. The ecological spectrum of coenoflora in relation to moisture has expressly bell-form with maximum of eumesophytes in the group that indicates the meadow character of communities. A considerable width of ecological spectrum is connected with ecological heterogeneity of floristic composition which manifests itself in coexistence of xerophyte and hygrophyte species. The ecological spectrum of coenoflora in relation

to richness–salinity has a similar structure. Its basis is formed by eutrophic species. The floristic list of meadows contains halophyte species, their appearance is connected with periods of drying up of upper soil horizons when the concentration of soluble salts rises. According to a phytosociological classification, these communities were identified as a new association *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii* from alliance *Deschampsion cespitosae*, order *Molinietalia*, class *Molinio–Arrhenatheretea*. The described association contains a considerable bloc of species common with meadow associations of alliance *Molinion caeruleae* from Central Europe since their habitats have the same regime of moistening. But, because of peculiarities of edaphic conditions, the communities from West Siberia contain a group of halo-tolerant species which are not typical of European wet meadows. We found blue moor (*Molinia caerulea*) – European meadow species which has the east limit of distribution in West Siberia in the communities of the association. It also determines a primary native character of phytocoenosis high nature-protection signification of the described communities.

*The article contains 2 figures, 2 tables, 21 ref.*

**Keywords:** lowland meadows; phytosociological classification; order *Molinietalia*; subtaiga subzone; West Siberian Plane.

### References

1. Gorodkov BN. Podzona listvennykh lesov v predelakh Ishimskogo uезда Tobol'skoy gubernii [Subzone of leaf-bearing forests within Ishim county of Tobolsk province]. Vol.3. P.2. Botanicheskie issledovaniya 1912 goda. Fedchenko BA, editor. *Trudy pochvenno-botanicheskikh ekspeditsiy po issledovaniyu kolonizatsionnykh rayonov Aziatskoy Rossii* [In: Proceedings of the soil and botanical expeditions to study colonized regions of Asiatic Russia]. Petrograd: Tipografiya A. E. Kollins; 1915. 198 p. In Russian
2. Gorshenin KP. Pochvy yuzhnoy chasti Sibiri [Soils of the southern part of Siberia]. Moscow: Nauka Publishing House; 1955. 592 p. In Russian
3. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetative cover of the West Siberian Plain]. Il'ina IS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1985. 251 p. In Russian
4. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in researches of vegetative cover: Text-book]. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 2007. 304 p. In Russian
5. Konspekt flory Sibiri: Sosudistye rasteniya [Summary of Siberian flora: Vascular plants]. Baykov KS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 2005. 362 p. In Russian
6. Weber HE, Moravec J, Theurillat J-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition. *J. Vegetation Science*. 2000;11(5):739-768.
7. Hill MO. DECORANA and TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology; 1979. 58 p.
8. Logutenko NV. Nizinnye luga i travyanye bolota lesostepnoy i stepnoy zon Altayskogo kraya i Novosibirskoy oblasti [Lowland meadows and herb mires of forest-steppe and steppe zones of Altai krai and Novosibirsk oblast]. *Rastitel'nost' stepnoy i lesostepnoy zon Zapadnoy Sibiri* [In: *Vegetation of steppe and forest-steppe zones of the West Siberian Plain*]. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences; 1963. pp. 306-333. In Russian
9. Pavlova GG. Lugovaya rastitel'nost' mezhdurech'ya Biryusa–Usolka [Meadow vegetation of the Biryusa–Usolka watershed]. *Rastitel'nyy pokrov Krasnoyarskogo kraya* [In: *Vegetative cover of Krasnoyarsk krai*]. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences; 1964. pp. 116-144. In Russian

10. Makunina NI, Mal'tseva TV. Rastitel'nost' lesostepnykh i podtayozhnykh predgoriy Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [Vegetation of forest-steppe and subtaiga foothills of the Altai-Sayan mountain system]. *Sibirskiy botanicheskiy vestnik*: electron. zhurn. 2008;3[1-2]:45-156. In Russian
11. Vegetation of the Czech Republic. 1. Grassland and Heathland Vegetation. Milan Chytrý, editor. Praha: Academia; 2010. 528 p.
12. Grigor'ev IN, Solomeshch AI, Alimbekova LM, Onishchenko LI. Vlazhnye luga Respubliki Bashkortostan. Sintaksonomiya i voprosy okhrany [Wet meadows of the Republic of Bashkortostan. Syntaxonomy and problems of protection]. Ufa: Gilem Publishing House; 2002. 157 p. In Russian
13. Flora Sibiri. *Poacea (Gramineae)* [Flora of Siberia. *Poacea (Gramineae)*]. Vol. 2. Malyshev LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publishing house; 1990. 361 p. In Russian
14. Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological estimation of fodder lands by vegetative cover]. Moscow: Sel'khozgiz Publishing House; 1956. 472 p. In Russian
15. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veroff: Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule in Zurich*. 1977;64:1-208. In German
16. Tsyganov DN. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in coniferous and broad-leaved forests subzone]. Moscow: Nauka Publishing House; 1983. 198 p. In Russian
17. Ellenberg H, Weber HE, Dull R, Wirth V, Werner W, Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta geobotanica*. 1991;18:1-248. In German
18. Didukh YaP. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre Publishing House; 2011. 176 p.
19. Botta-Dukát Z, Chytrý M, Hájková P, Havlová M. Vegetation of lowland wet meadows along a climatic continentality gradient in Central Europe. *Preslia, Praha*. 2005;77:89-111.
20. Suder A. Purple-moor grass meadows (alliance *Molinion caeruleae* Koch 1926) in the eastern part of Silesia Upland: phytosociological diversity and aspects of protection. *Nature Conservation*. 2008;65:63-77.
21. Zelnik I, Čarni A. Wet meadows of the alliance *Molinion* Koch 1926 and their environmental gradients in Slovenia. *Biologia*. 2008;63(2):1-10.

Received 21 January 2014;

Accepted 18 May 2014

Korolyuk AYu, Tishchenko MP. New association of the West Siberian lowland meadows – *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii*. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):84-100. In Russian, English Summary.

УДК 581.192

А.А. Селиверстова, Л.Н. Зибарева, В.И. Еремина

Сибирский ботанический сад  
Томского государственного университета, г. Томск, Россия

## Закономерности распространения экистероидов в растениях секции *Otites* Otth рода *Silene* L.: хемотаксономический подход

Проведено сравнение различных систематик секции *Otites* Otth, описанных в отечественной и зарубежной литературе. Показано, что в настоящее время нет единого взгляда на классификацию видов как в отдельных секциях, так и в роде *Silene* L. в целом. Рассмотрена тенденция выделения секции *Otites* в род *Otites* Adans. Приведены результаты хемотаксономического изучения некоторых видов секции *Otites* рода *Silene* L. Проанализирован экистероидный профиль *Silene colporphylla* Wrigley, полученный с помощью методов ВЭЖХ и ВЭЖХ/МС. Выделены и идентифицированы мажорные экистероиды вида (20-гидроксиэкидизон, полиподин В, экидизон, 2-дезоксизэкидизон, 2-дезоксиз-20-гидроксиэкидизон, интегристерон А). Выявлены основные закономерности распространения экистероидов, характерные для некоторых видов секции *Otites* (*Silene sendtneri* Boiss., *Silene roemeri* Friv., *Silene otites* Wibel., *Silene pseudotites* Besser: ex Reichenb., *Silene colporphylla*). Рассмотрена закономерность распределения различных 26-оксипроизводных экистероидов в некоторых видах рода *Silene*. Показана возможность применения фитоэкистероидов в качестве таксономических маркеров.

**Ключевые слова:** экистероиды; хемосистематика; род *Silene*; *Silene colporphylla*; гвоздичные; *Otites* Otth.

### Введение

Виды рода *Silene* L. (Caryophyllaceae) – смолевки – являются сверхконцентраторами биологически активных соединений (БАВ), таких как фенилпропаноиды, тритерпеновые сапонины, экистероиды [1]. Смолевки используются в народной медицине и сельском хозяйстве, являются перспективными источниками БАВ для получения фитопрепаратов разнообразного физиологического действия [2]. Многие виды *Silene* успешно адаптируются к различным климатическим условиям с сохранением способности к биосинтезу БАВ [3].

Мнения разных авторов о количестве и составе секций крупнейшего рода *Silene* расходятся. В настоящее время род насчитывает, по некоторым оценкам, до 700 видов [4]. В состав рода одними авторами были внесены такие рода, как *Melandrium* Roehl [5], другими – *Lychnis* L., *Cucubalus* L. [4]. Главной

причиной разногласий по этому вопросу, по всей вероятности, являются естественный полиморфизм рода, наличие гибридов близкородственных видов, сложная система внутренней классификации, включающая неоднозначную систему подродов, секций и подсекций. Зачастую причиной такого внутреннего деления является отсутствие хотя бы одного признака, позволяющего с уверенностью провести границу между близкими секциями или родами.

Для решения возникших проблем систематики недостаточно применения только эколого-географических и анатомо-морфологических критериев, необходим комплексный подход, включающий наряду с указанными критериями и биохимические, молекулярно-генетические характеристики видов. В настоящее время исследователи часто привлекают хемосистематику при решении спорных вопросов о статусе некоторых видов. Такая потребность возникла при изучении многочисленного рода *Silene*, поскольку его систематика довольно сложная и нечеткая. В ряде работ доказана возможность применения анализа содержания вторичных метаболитов (флавоноидов, три-терпеновых сапонинов) [6, 7] для решения спорных вопросов в отношении статуса как отдельных видов, так и близкородственных секций, родов. Ранее на примере секции *Sclerocalycinae* рода *Silene* было показано, что экдистероиды могут быть использованы в качестве хемотаксономических маркеров [8].

В данной работе рассмотрена одна из наиболее спорных секций рода *Silene* – *Otites* Otth. Спорадическое распространение видов секции обуславливает образование полиморфных форм и гибридов между близкородственными видами. Это в значительной мере затрудняет и усложняет систематику рода *Silene* в целом.

Целью работы является хемотаксономическое изучение некоторых видов секции *Otites* рода *Silene* и сравнение их экдистероидного состава.

### Материалы и методики исследования

В качестве объектов исследования использованы следующие виды *Silene*, культивируемые в Сибирском ботаническом саду: *Silene colpophylla* Wrigley, *Silene sendtneri* Boiss., *Silene roemeri* Friv., *Silene otites* Wibel., *Silene pseudotites* Besser. ex Reichenb.

*S. colpophylla* – эндемик, произрастающий в юго-восточной части Франции и на сопредельных территориях. Семена растений получены из ботанического сада Парижа (Muséum National d'Histoire Naturelle, France). Культивируются в Сибирском ботаническом саду ТГУ (г. Томск) с 2009 г. В условиях Западной Сибири ведет себя как двулетнее травянистое растение с прямостоящими стеблями. Высота надземной части 70–90 см.

*S. sendtneri* – эндемик восточной части Балканского полуострова. Семена растений получены из ботанического сада Галле (Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Germany). Культивируются в Сибирском ботаническом саду ТГУ (г. Томск) с 1994 г. В условиях Западной

Сибири ведет себя как многолетнее травянистое растение с прямостоящими стеблями. Высота надземной части 40–60 см.

*S. roemeri* – эндемик Балканских гор, произрастающий в центральной и северной части Италии. Семена растений получены из ботанического сада Берлина (Botanische Garten Berlin-Dahlem, Germany). Культивируются в Сибирском ботаническом саду с 1994 г. В условиях Западной Сибири ведет себя как многолетнее травянистое растение с прямостоящими стеблями. Высота надземной части 40–60 см.

*S. otites* – широко распространенный вид в центральной и восточной Европе. Семена растений получены из ботанического сада Берлина (Botanische Garten Berlin-Dahlem, Germany). Культивируются в Сибирском ботаническом саду с 1997 г. В условиях Западной Сибири ведет себя как двулетнее травянистое растение с прямостоящими стеблями. Высота надземной части 30–50 см.

*S. pseudotites* – вид, произрастающий в северной Италии и на северо-востоке Франции. Семена растений получены из ботанического сада Нанси (Conservatoire and Jardin Botaniques de Nancy, France). Культивируются в Сибирском ботаническом саду с 1997 г. В условиях Западной Сибири ведет себя как двулетнее травянистое растение с прямостоящими стеблями. Высота надземной части 30–50 см.

Растения всех указанных видов проходят весь вегетативный цикл: на первом году жизни достигают виргинильной стадии развития, а на втором – генеративной. В конце второго года формируются полноценные семена. Цветение начинается во второй половине июня – начале июля и заканчивается в начале августа.

Извлечение экидистероидов из *S. colpophylla*, *S. sendtneri*, *S. roemeri* проводили исчерпывающей экстракцией измельченного воздушно-сухого сырья (масса 180,0; 24,5; 46,0 г соответственно) 70%-ным этанолом при нагревании до 55°C. Этанольный экстракт концентрировали под вакуумом при температуре 40°C вследствие лабильности стероидных соединений. Концентрированный остаток разбавляли водой в соотношении 1:5 и очищали от липофильных веществ однократной экстракцией н-гексаном. Экидистероиды из очищенного экстракта многократно извлекали н-бутанолом. Объединенные бутанольные фракции исследуемых видов концентрировали до смолообразного состояния (масса 20,7; 3,6; 5,7 г соответственно).

Концентрированный остаток экстракта *S. colpophylla* растворяли в системе растворителей хлороформ – этанол (9:1). Далее хлороформно-этанольную фракцию бутанольного экстракта (далее сумма экидистероидов) нанесли на силикагель марки КСКГ (ХромАналит, Россия) с размером частиц 0,10–0,16 мм и подвергали многократному хроматографическому разделению на колонках. В качестве элюентов использовали системы растворителей: хлороформ – этанол с увеличением полярности от 15:1 до 1:1. Последние фракции были получены при промывании колонки 70%-ным этанолом.

Контроль полученных фракций осуществляли с помощью тонкослойной хроматографии (ТСХ) на пластинках «Sorbfil UV 254» (Imid Ltd., Россия). Индивидуальные соединения перекристаллизовывали из системы растворителей этилацетат – этанол в соотношении 7:1 и 5:1.

Анализ с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) выполнен на жидкостном хроматографе «Agilent 1100» (Agilent Technology Inc., USA) с диодно-матричным детектором. Хроматографическая колонка ZORBAX Eclipse XDB C8; 4,6×150 мм, размер зерна сорбента 5 мкм. Градиентное элюирование вели системой растворителей метанол – 0,1% трифторуксусная кислота от 2 до 100% метанола; скорость элюирования 0,8 мл/мин. Аналитическая длина волны  $\lambda_{\max} = 254$  нм для регистрации фитоэкдистероидов.

ВЭЖХ/МС анализ проводили на жидкостном хроматографе «Agilent 1200» (Agilent Technology Inc., USA) с диодно-матричным детектором и гибридным квадруполь-времяпролетным масс-спектрометром micrOTOF-Q (Bruker Daltonics, USA). Колонка: Zorbax SB-C18; 2,1×250 мм. Элюент: 2% HCOOH-CH<sub>3</sub>OH (линейный градиент содержания ACN от 10 до 90% с 0-й до 20-й минуты). Скорость потока: 0,2 мл/мин. Рабочие параметры масс-детектирования: химическая ионизация и электростатическое распыление при атмосферном давлении (APCI pos. и API-ES); сканирование положительных и отрицательных ионов в диапазоне  $m/z = 100-3\ 000$ ; поток газа-осушителя (азот): 4 л/мин, температура 220°C.

Данные об экдистероидном составе *S. otites*, *S. pseudotites* взяты из литературных источников [15, 17].

### Результаты исследования и обсуждение

Секция *Otites* наиболее близка двум родственным секциям – *Holopetalae* Schischk. и *Balcanosilene* Šourková, которые объединяют с секцией *Otites* в подрод *Otites* Peterm. [5, 9–13]. Все виды трех данных секций имеют одинаковое строение лепестка и очень близкое строение соцветий [14]. В табл. 1 приведены некоторые виды секции *Otites* согласно классификации, указанной авторами [5, 9–14].

Исследователи рода *Silene* неоднозначно проводят границу между секциями. Это хорошо видно на примере *S. sibirica* (L.) Pers., которую различные авторы относят как к секции *Otites*, так и к секции *Holopetalae* Schischk. ex Chowdhuri. Во «Флора Еуропаеа» [5] этот вид отнесен к секции *Otites*, а в обзоре, представленном Д.Л. Белкиным [9], – к *Holopetalae*. Во «Флоре Восточной Европы» *S. sibirica* указана как *O. sibirica* (L.) Raf., в обзоре Г.А. Лазькова [14] – как *S. holopetala* Ledeb.

Интересна также тенденция, прослеживающаяся в современной литературе, по выделению секции *Otites* из рода *Silene* и присоединению ее к роду *Otites* Adans (ушанки). Из табл. 1 видно, что одни авторы признают как

Таблица 1 / Table 1

Систематика видов секции *Orites* Отт рода *Silene* и рода *Orites* Аданс /  
Systematics of species of the section *Orites* Otth. genus *Silene* and genus *Orites* Adans

Flora Europaea, 1993 [5]	Белкин Д.Л. (Горный Алтай), 2009 [9] / Belkin DL. (Altai Mountains)	Флора Сибири, 1986 [10] / Flora of Siberia, 1986 [10]	Флора Восточной Европы, 2004 [11] / Flora of Eastern Europe, 2004 [11]	Лазьков Г.А., 1998, 2003 [13, 14] / Laz'kov GA, 1998, 2003 [13, 14]
<i>Silene sibirica</i> (L.) Pers.	<b>S. sibirica</b> (L.) Pers. ( <i>S. holopetalata</i> Bunge, <i>Cucubalus sibiricus</i> L.) Вид внесен в секцию / In section <i>Holopetalatae</i> Schischk. ex Chowdhuri	<b>S. sibirica</b> (L.) Pers. ( <i>Cucubalus sibiricus</i> L.)	<b>O. sibirica</b> (L.) Raf. ( <i>S. sibirica</i> (L.) Pers., ( <i>S. polaris</i> Kleopow, <i>S. holopetalata</i> Lazkov) Вид внесен в секцию / In section <i>Holopetalatae</i> (Schischk. ex Chowdhuri) Tzvel.	<b>S. holopetalata</b> Ledeb. ( <i>S. sibirica</i> (L.) Pers., <i>Cucubalus sibiricus</i> L., <i>S. holopetalata</i> auct. non Bunge, включая (including) <i>O. holopetalata</i> (Bunge) Tzvel) Вид внесен в секцию / In section <i>Holopetalatae</i> Schischk. ex Chowdhuri
–	–	–	<b>O. sibirica</b> Subsp. <b>kleopovii</b> Tzvel. Вид внесен в секцию / In section <i>Holopetalatae</i> (Schischk. ex Chowdhuri) Tzvel. Подвид внесен в секцию / In section <i>Holopetalatae</i> (Schischk. ex Chowdhuri) Tzvel.	–
<b>S. roemerii</b> Friv. ( <i>Orites roemerii</i> (Friv.) J. Holub) Вид внесен в секцию / In section <i>Orites</i>	–	–	–	<b>S. roemerii</b> Friv. Вид внесен в секцию / In section <i>Capitellatae</i> (Rohrb.) Schischk.
<b>S. sendtneri</b> Boiss. ( <i>O. sendtneri</i> (Boiss.) J. Holub) Вид внесен в секцию / In section <i>Orites</i>	–	–	–	<b>S. sendtneri</b> Boiss. Вид внесен в секцию / In section <i>Capitellatae</i> (Rohrb.) Schischk.

Продолжение табл. 1 / Table 1 (continued)

Flora Europaea, 1993 [5]	Белкин Д.Л. (Горный Алтай), 2009 [9] / Belkin DL. (Altai Mountains)	Флора Сибири, 1986 [10] / Flora of Siberia, 1986 [10]	Флора Восточной Европы, 2004 [11] / Flora of Eastern Europe, 2004 [11]	Лазыков Г.А., 1998, 2003 [13, 14] / Laz'kov GA, 1998, 2003 [13, 14]
<i>S. ventricosa</i> Adamović ( <i>O. ventricosa</i> (Adamović) J. Holub)	–	–	–	–
<i>S. borysthénica</i> (Gruner) Walters ( <i>O. borysthénica</i> (Gruner) Klokov); <i>S. otites</i> var. <i>borysthénica</i> Gruner; <i>S. parviflora</i> (Ehrh.) Pers.; <i>S. ebr-bitiana</i> Soó)	<i>S. borysthénica</i> (Gruner) Walters	–	<i>O. borysthénica</i> (Gruner) Klokov ( <i>S. otites</i> (L.) Wib. var. <i>borysthénica</i> , <i>S. borysthénica</i> (Gruner) Chater et Walters, <i>S. parviflora</i> auct. non Pers., <i>O. parviflora</i> auct. non (Hornem.) Raf.)	<i>S. borysthénica</i> (Gruner) Walters
<i>S. media</i> (Litv.) Kleopow	–	<i>O. medius</i> (Litv.) Klokov ( <i>S. otites</i> var. <i>media</i> Litv.)	<i>O. media</i> (Litv.) Klokov. ( <i>S. otites</i> (L.) Wib. var. <i>media</i> , <i>S. media</i> (Litv.) Kleopow)	–
<i>S. hellmannii</i> Claus ( <i>O. graniticola</i> Klokov) (Включает <i>O. krymensis</i> Kleopow)	–	–	<i>O. hellmannii</i> (Claus) Klokov. ( <i>S. hellmannii</i> Claus, <i>O. graniticola</i> Klokov, <i>S. graniticola</i> (Klokov) Šourkova)	–
<i>S. cyri</i> Schischkin in Grossh. <i>S. velebitica</i> (Degen) Wrigley ( <i>S. otites</i> var. <i>velebitica</i> Degen; <i>O. velebitica</i> (Degen) J. Holub)	–	–	<i>O. cyri</i> (Schischk.) Grossh. ( <i>S. cyri</i> Schischk.)	–
<i>S. wolgensis</i> (Hornem.) Otth in DC. (Включает <i>O. orae-syvaschicae</i> Klokov)	<i>S. wolgensis</i> (Willd.) Bess. ex Spreng.	<i>O. wolgensis</i> (Hornem.) Grossh. ( <i>Viscago wolgensis</i> Hornem., <i>Cucubalus wolgensis</i> Willd., <i>S. wolgensis</i> (Hornem.) Otth, <i>S. effuse</i> Otth, <i>S. otites</i> subsp. <i>wolgensis</i> (Hornem.) Schmalh.)	<i>O. wolgensis</i> (Hornem.) Grossh. ( <i>Viscago wolgensis</i> Hornem., <i>Cucubalus wolgensis</i> Willd., <i>S. wolgensis</i> (Hornem.) Otth, <i>S. effuse</i> Otth, <i>S. otites</i> subsp. <i>wolgensis</i> (Hornem.) Schmalh.)	<i>S. wolgensis</i> (Hornem.) Bess. ex Spreng.

Продолжение табл. 1 / Table 1 (continued)

Flora Europaea, 1993 [5]	Белкин Д.Л. (Горный Алтай), 2009 [9] / Belkin DL. (Altai Mountains)	Флора Сибири, 1986 [10] / Flora of Siberia, 1986 [10]	Флора Восточной Европы, 2004 [11] / Flora of Eastern Europe, 2004 [11]	Лазьков Г.А., 1998, 2003 [13, 14] / Laz'kov GA, 1998, 2003 [13, 14]
<i>S. baschkirorum</i> Jamisch. (Включает (including) <i>O. polaris</i> Kleopow)	<i>S. baschkirorum</i> Jamisch.	<i>O. baschkirorum</i> (Jamisch.) Holub	<i>O. baschkirorum</i> (Jamisch.) Holub ( <i>S. baschkirorum</i> Jamisch., <i>S. wolgensis</i> auct. non (Hornem.) Grossh.)	<i>S. baschkirorum</i> Jamisch.
<i>S. otites</i> Subsp. <i>otites</i> (L.) Wibel	–	–	<i>O. cuneifolia</i> Raf. ( <i>Cucubalus otites</i> L., <i>S. pseudotites</i> non Bess., <i>S. wolgensis</i> non (Hornem.) Oith)	<i>S. otites</i> (L.) Wibel
<i>S. otites</i> Subsp. <i>hungarica</i> Wrigley	–	–	–	–
<i>S. pseudotites</i> Besser ex Reichenb	–	–	–	<i>S. pseudotites</i> Besser ex Reichenb
<i>S. donetzica</i> Kleopow ( <i>S. silingeri</i> Hendrych).	–	–	<i>O. donetzica</i> (Kleopow) Klokov ( <i>S. donetzica</i> Kleopow, <i>S. densiflora</i> auct. non D'Urv.)	–
<i>S. colpophylla</i> Wrigley	–	–	–	–
<i>S. densiflora</i> D'Urv. ( <i>O. dolibocarpa</i> Klokov)	–	–	<i>O. densiflora</i> (D'Urv.) Grossh. ( <i>S. densiflora</i> D'Urv., <i>S. otites</i> subsp. <i>densiflora</i> (D'Urv.) Aschers. et Graebn.)	<i>S. densiflora</i> D'Urv.
<i>S. exaltata</i> Friv. ( <i>O. exaltata</i> (Friv.) J. Holub)	–	<i>O. exaltatus</i> (Friv.) Holub ( <i>S. exaltata</i> Friv.)	–	–
<i>S. chersonensis</i> (Zapal) Kleopow (Включает (including) <i>O. moldavica</i> Klokov)	–	–	<i>O. chersonensis</i> (Zapal.) Klokov ( <i>S. densiflora</i> D'Urv. var. <i>chersonensis</i> Zapal., <i>S. densiflora</i> auct. non D'Urv., <i>S. exaltata</i> auct. non Friv., <i>S. media</i> (Litv.) Klokov, <i>S. exaltata</i> auct. non (Friv.) Holub)	–

Окончание табл. 1 / Table 1 (end)

Flora Europaea, 1993 [5]	Белкин Д.Л. (Горный Алтай), 2009 [9] / Belkin DL. (Altai Mountains)	Флора Сибири, 1986 [10] / Flora of Siberia, 1986 [10]	Флора Восточной Европы, 2004 [11] / Flora of Eastern Europe, 2004 [11]	Лазыков Г.А., 1998, 2003 [13, 14] / Laz'kov GA, 1998, 2003 [13, 14]
-	-	<i>O. polaris</i> (Kleopow) Holub ( <i>S. polaris</i> Kleopow)	<i>O. polaris</i> (Kleopow) Holub ( <i>S. polaris</i> Kleopow, <i>S. oitites</i> subsp. <i>polaris</i> , <i>S. wolgensis</i> auct. non (Hornem.) Grossh.)	
-	-	-	<i>O. maenitica</i> Klokov ( <i>S. maenitica</i> (Klokov) Czer.)	
-	-	-	<i>O. orae-syvaschicae</i> Klokov Czer., <i>O. wolgensis</i> auct. non (Hornem.) Grossh.)	
-	-	-	<i>O. moldavica</i> Klokov ( <i>S. moldavica</i> (Klok.) Šourkova, <i>S. chersonensis</i> (Zapal) Kleopow)	
-	-	-	<i>O. krymensis</i> (Kleopow) Klokov ( <i>S. krymensis</i> Kleopow)	
-	-	-	<i>O. eugeniae</i> (Kleopow) Klokov ( <i>S. eugeniae</i> Kleopow, <i>S. pseudotites</i> non (Bess.) Klokov, <i>S. donezica</i> auct. non Kleopow)	
-	-	-	<i>O. dolichocarpa</i> Klokov ( <i>S. dolichocarpa</i> auct. non D'Urv.)	
-	-	-	<i>O. klopotovii</i> Tzvel.	
-	-	-	<i>O. artemisetorum</i> Klokov ( <i>S. artemisetorum</i> (Klokov) Czer., <i>S. chersonensis</i> (Zapal.) Kleopow subsp. <i>littoralis</i> Kleopow, <i>S. chersonensis</i> (Zapal) Kleopow)	

Примечание: «→» в таблице указаны виды, не встречающиеся в указанных обзорах и флорах, в скобках даны виды смолеток и ушанок, приведенных в качестве синонимичных. / Note: «→» in the Table indicates the species not encountered in the given studies and floras; *Silene* and *Oitites* Adams species listed as synonymous are presented within brackets.

синонимичные разные виды смолевков и расходятся во мнениях по поводу классификации указанной секции, в то время как другие [10–12] относят их к роду *Otites*. Так, *S. borysthena*, *S. sibirica* и др. приводятся во «Флора Еуропае» как смолевки, тогда как во «Флоре Сибири», а также во «Флоре Восточной Европы» эти же виды приведены как ушанки [5, 10, 11].

Достаточно часто встречаются расхождения и в выделении отдельных подвидов или внесении их в состав других видов смолевков. Во «Флоре Восточной Европы» *O. sibirica* subsp. *Kleopovii* Tzvel вынесен как отдельный подвид *O. sibirica*, в то время как в других источниках он не упоминается. Во «Флора Еуропае» *S. chersonensis* (Zapal) Kleopow включает *O. moldavica* Klokov, во «Флоре Восточной Европы» и обзоре Н.Н. Цвелева [12] *O. moldavica* Klokov отнесен к роду *Otites* как самостоятельный вид. То же самое можно заметить в отношении *O. krymensis*, *O. polaris*, *O. orae-syvaschicae*. Еще одним интересным моментом является синонимичность отдельных видов смолевков и ушанок, приведенных в различных источниках. Так, *S. parviflora* (Ehrh.) Pers. во «Флора Еуропае» приведена как синоним вида *S. borysthena* (Gruner) Walters и синоним вида *O. borysthena* (Gruner) Klokov, в то время как во «Флоре Восточной Европы» *S. parviflora* (Ehrh.) Pers. указывается как самостоятельный вид, от которого первый отличается более мощным каудексом и стеблями с более многочисленными узлами, сильно удлиненными соцветиями и почти шаровидными коробочками [11].

Одним из распространенных способов хематаксонического изучения является определение соответствующих хематаксонических маркеров из числа вторичных метаболитов. Как показано ранее на примере секции *Sclerocalycinae* [8], фитоэкистероиды информативны в качестве маркеров. Эта группа веществ имеет весьма широкое разнообразие химических структур, доказана их устойчивая внутривидовая и внутривидовая корреляция. Одновременно в одном виде может присутствовать до 30 различных экистероидов и их производных (в *S. otites* – более 30) [15].

Проведенные хроматографические исследования позволили составить экистероидный профиль вида *S. colpophylla*, в котором установлено методами УФ и масс-спектрометрии присутствие 14 экистероидов. Сравнение со стандартами показало, что выделенными веществами являются: 20-гидроксиэкидизон, полиподин В, экидизон, 2-дезоксизэкидизон, 2-дезоксиз-20-гидроксиэкидизон, интегристерон А. Установка структур других выявленных соединений является следующим этапом исследования химического состава данного вида.

В табл. 2 приведены литературные и экспериментальные данные экистероидных профилей близкородственных видов секции *Otites*. Особый интерес представляет сравнительный анализ состава экистероидов *S. otites*, *S. colpophylla* и *S. pseudotites*, поскольку последний вид является гибридом первых двух.

Полученные результаты свидетельствуют о сходстве составов мажорных компонентов экдистероидной суммы – *S. otites*, *S. pseudotites*, *S. colpophylla*, *S. sendtneri* и *S. roemeri*. Основными мажорными соединениями являются: 20-гидроксиэкдизон, полиподин В, 2-дезоксидэкдизон, 2-дезоксид-20-гидроксиэкдизон. Однако отсутствие экдизона в *S. sendtneri* и *S. roemeri* может быть положительным аргументом в пользу систематики Г.А. Лазькова. Из табл. 2 видно, что полиподин В отсутствует в *S. otites*, но синтезируются в *S. pseudotites* и *S. colpophylla*. Этот факт может свидетельствовать о наследовании признака от *S. colpophylla*. Сидистерон в *S. pseudotites* синтезируются, вероятно, благодаря материнскому виду *S. otites*, тогда как в *S. colpophylla* этот экдистероид пока не обнаружен.

Таблица 2 / Table 2

Экдистероидные профили некоторых видов секции *Otites* Otth /  
Ecdysteroid profiles of some species of the section *Otites* Otth

Экдистероиды / Ecdysteroids	<i>S. otites</i> [15]	<i>S. pseudo-</i> <i>tites</i> [17]	<i>S. colpophylla</i>	<i>S. sendtneri</i> [16]	<i>S. roemeri</i> [17]
20-гидроксиэкдизон / 20-hydroxyecdysone	+	+	+	+	+
Полиподин В / Polypodine B	–	+	+	+	+
Экдизон / Ecdysone	+	+	+	–	–
2-Дезоксиэкдизон / 2-deoxyecdysone	+	+	+	+	+
2-Дезокси-20- гидроксиэкдизон / 2-deoxy-20- hydroxyecdysone	+	+	+	+	+
Интегристерон А/ Integristerone A	+	–	+	–	+
2-Дезокси- интегристерон А / 2-deoxyintegristerone A	+	+	–	–	–
Сидистерон / Sidisterone	+	+	–	–	–
2-Дезокси-20, 26-дигидроксиэкдизон / 2-deoxy-20,26- dihydroxyecdysone	–	+	–	–	–
20,26-Дигидрокси- экдизон / 20,26-dihydroxyecdysone	+	–	–	–	–

Примечание. Знаком «+» обозначены экдистероиды, обнаруженные в видах смолевок, «–» – экдистероиды, не обнаруженные в видах смолевок. /

Note: «+» marks ecdysteroids found in *Silene* species, «–» marks ecdysteroids not found in *Silene* species.

Биосинтез различных 26-оксипроизводных экдистероидов, как отмечено ранее, является характерной особенностью рода *Silene* [15, 17]. Поскольку в родственных видах *S. otites* и *S. pseudotites* обнаружены 26-оксипроизвод-

ные (20,26-дигидроксиэкидизон и 2-дезоксидигидроксиэкидизон соответственно), то возможно в дальнейшем среди неидентифицированных минорных экистероидов *S. colpophylla* удастся выявить 26-гидроксиэкистероиды.

Таким образом, показано, что фитоэкистероиды можно использовать в качестве хемотаксономических маркеров для видов секции *Otites* рода *Silene*.

### Заключение

Выполнено сравнение различных систематик секции *Otites*, существующих на данный момент в литературе. Проведено хемотаксономическое изучение некоторых видов рода *Silene* секции *Otites*: *S. otites*, *S. pseudotites*, *S. colpophylla*, *S. sendtneri*, *S. roemeri*. Проанализирован экистероидный профиль *Silene colpophylla*. Обнаружено 14 различных экистероидов, 6 из них (20-гидроксиэкидизон, полиподин В, экидизон, 2-дезоксидигидроксиэкидизон, интегристерон А) идентифицированы. Выявлены закономерности распространения экистероидов, характерные для секции *Otites*. Сходство состава мажорных экистероидных компонентов *S. otites*, *S. pseudotites*, *S. colpophylla* подтверждает близкородственное положение данных видов.

### Литература

1. Zibareva L., Volodin V., Saatov Z., Savchenko T., Whiting P., Lafont R., Dinan L. Distribution of phytoecdysteroids in the *Caryophyllaceae* // *Phytochemistry*. 2004. Vol. 64, № 2. P. 499–517.
2. Дармограй В.Н., Серова Т.Г. Фитохимическое изучение растений рода *Oberna Adans.* семейства *Caryophyllaceae* Juss. // *Современные наукоемкие технологии*. 2004. № 5. С. 111.
3. Зибарева Л.Н., Лафон Р., Дайнен Л. Влияние экологических условий Зап. Сибири на аккумуляцию экистероидов в растениях, интродуцированных из ботанических садов Западной Европы // *Актуальные проблемы экологии и природопользования Сибири в глобальном контексте*. Томск, 2007. С. 132–135.
4. Greuter W. *Silene* (*Caryophyllaceae*) in Greece: a subgeneric and sectional classification // *Taxon*. 1995. Vol. 44. P. 543–581.
5. Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D. A. *Flora Europaea*. United Kingdom : Cambridge University Press, 1993. Ed 2. Vol. 1. 629 p.
6. Высочина Г.И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. Новосибирск : Наука, 2004. 204 с.
7. Шадрин Д.М., Пылина Я.И., Родионов А.В., Володина С.О., Ткаченко К.Г., Володин В.В. Закономерности распространения сапонинов и экистероидов в растениях: хемотаксономический и молекулярно-генетические подходы // *Известия Самарского научного центра РАН*. 2010. Т. 12, № 1 (3). С. 857–862.
8. Zibareva L., Yeriomina V.I., Munkhjargal N., Girault J.-P., Dinan L., Lafont R. The Phytoecdysteroid Profiles of 7 Species of *Silene* (*Caryophyllaceae*) // *Archives of insect biochemistry and physiology*. 2009. Vol. 72, № 4. P. 234–248.

9. Белкин Д.Л. Род *Silene* L. (смолевка) в Алтайской горной стране // Turczaninowia. 2009. Т. 12, № 3–4. С. 5–16.
10. Флора Сибири / под ред. Л. И. Малышевой, Г. А. Пешкова. Новосибирск : Наука, Сибирское отделение, 1993. Т. 6. 310 с.
11. Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н. Цвелева. М. ; СПб. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. Т. XI. 536 с.
12. Цвелев Н.Н. О родах трибы смолевковых (Caryophyllaceae) в восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2001. Т. 33. С. 90–113.
13. Зибарева Л.Н., Еремина В.И., Иванова Н.А., Лазьков Г.А. Распределение фитоэцидстероидов в трибе *Sileneae* Dumort. (Caryophyllaceae Juss.) // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 3. С. 45–53.
14. Лазьков Г.А. Обзор секции *Holopetalae* рода *Silene* (Caryophyllaceae) // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 5. С. 89–95.
15. Bathori M., Girault J.-P., Kalasz H., Mathe I., Dinan L.N., Lafont R. Complex phytoecdysteroid cocktail of *Silene otites* (Caryophyllaceae) // Archives of Insect Biochemistry and Physiology. 1999. Vol. 41. P. 1–8.
16. Meng J., Whiting P., Zibareva L., Bertho G., Girault J.-P., Lafont R., Dinan L. Identification and quantitative analysis of the phytoecdysteroids in *Silene* species (Caryophyllaceae) by high performance liquid chromatography. Novel ecdysteroids from *Silene pseudotites* // J. Chromatography. 2001. Vol. 935. P. 309–319.
17. Zibareva L. Distribution and levels of phytoecdysteroids in plants of genus *Silene* during development // Archives of insect biochemistry and physiology. 2000. Vol. 43. P. 1–8.

#### Авторский коллектив:

**Селиверстова Анна Александровна** – сотрудник лаборатории фотохимии Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (г. Томск, Россия). E-mail: [anna.july@sibmail.com](mailto:anna.july@sibmail.com)

**Зибарева Лариса Николаевна** – д-р хим. наук, профессор, зав. лабораторией фотохимии Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (г. Томск, Россия). E-mail: [zibareva.lara@yandex.ru](mailto:zibareva.lara@yandex.ru)

**Еремина Валентина Ивановна** – учебный мастер лаборатории фотохимии Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

Поступила 16.08.2013 г.; повторно 20.06.2014 г.; принята 17.07.2014 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 101–114*

**Anna A. Seliverstova, \*Larisa N. Zibareva, Valentina I. Eremina**

*Laboratory of Photochemistry, Siberian Botanical Garden of Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.*

E-mail: [zibareva.lara@yandex.ru](mailto:zibareva.lara@yandex.ru)

#### **Patterns of phytoecdysteroids distribution in the plants of the section *Otites* of the genus *Silene* L.: chemotaxonomic approach**

Species of the genus *Silene* L. (Caryophyllaceae) contain a big quantity of biologically active substances such as phenylpropanoids, triterpene saponins and phytoecdysteroids. Many *Silene* species have successfully adapted to different climatic conditions while maintaining the ability to biosynthesis of biologically active substances. But classification of the genus is an enough challenging task for today. To

resolve problems of systematization, authors recommend applying not only ecology-geographical and anatomy-morphological criteria, but also a complex biochemical approach. The purpose of this work is chemotaxonomic studying of some species of sections *Otites* Otth of genus *Silene* and their composition of ecdysteroids.

We conducted a chemotaxonomic study of some species of the genus *Silene* and compared different systematics of *Otites* Otth section described in national and international literature. It is shown that there is currently no single view of classification of species, both in individual sections and in genus. We considered the tendency of section *Otites* separation in the genus *Otites* Adans and isolated and studied the phytoecdysteroids *Silene colpophylla* Wrigley, *Silene sendtneri* Boiss. and *Silene roemerii* Friv. The given results testify a similar composition of major components of the sum of ecdysteroids - *Silene otites* Wibel., *S. pseudotites* Besser. ex Reichenb., *S. colpophylla*, *S. sendtneri* и *S. roemerii*. These species are introduced into Siberian Botanical Garden of Tomsk State University. Plants of all specified species go through the whole vegetative cycle and reach the generative stage on the second year of life. At the end of the second year, viable seeds are formed. Flowering begins in the second half of June - the beginning of July and comes to an end in the beginning of August. We analyzed the ecdysteroid profile of *S. colpophylla* by HPLC and HPLC/MS methods. It is revealed that the given species synthesizes 14 ecdysteroids. Six ecdysteroids of the species were identified: 20-hydroxyecdysone, polypodine B, ecdysone, 2-deoxy-20-hydroxyecdysone, 2-deoxyecdysone and integristerone A. We detected the basic patterns of ecdysteroids distribution characteristic of some species (*S. sendtneri*, *S. roemerii*, *S. otites*, *S. pseudotites*, *S. colpophylla*) of the section and analyzed the occurrence of different 26-oxyderivative ecdysteroids in some species of the genus *Silene*. The possibility of using ecdysteroids as chemotaxonomic markers was shown for section *Otites*.

The article contains 2 tables, 17 ref.

**Keywords:** ecdysteroids; chemosystematics; *Silene* L.; *Silene colpophylla* Wrigley; Caryophyllaceae; *Otites* Otth.

### References

1. Zibareva L, Volodin V, Saatov Z, Savchenko T, Whiting P, Lafont R, Dinan L. Distribution of phytoecdysteroids in the Caryophyllaceae. *Phytochemistry*. 2004;64(2):499-517.
2. Darmogray VN, Serova TG. Fitokhimicheskoe izuchenie rasteniy roda *Oberna* Adans. semeystva Caryophyllaceae Juss. [Phytochemical study of plants of the genus *Oberna* Adans. of the family Caryophyllaceae Juss.] *Sovremennyye naukoemkie tekhnologii*. 2004;5:111. In Russian
3. Zibareva LN, Lafont R, Dinan L. Vliyaniye ekologicheskikh usloviy Zap. Sibiri na akkumulirovaniye ekdisteroidov v rasteniyakh, introdutsirovannykh iz botanicheskikh sadov Zapadnoy Evropy [Influence of Western Siberia ecological conditions on ecdysteroid accumulation in plants introduced from botanical gardens of Western Europe]. *Aktual'nye problemy ekologii i prirodopol'zovaniya Sibiri v global'nom kontekste* [In: Contemporary problems of ecology and nature management in a global context]. Tomsk: Tomsk Polytechnic University Publushung House; 2007. p. 132-135. In Russian
4. Greuter W. *Silene* (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification. *Taxon*. 1995;44:543-581.
5. Flora Europaea. Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Valentine DH, Walters SM, Webb DA, editors. 2<sup>nd</sup> ed. United Kingdom: Cambridge University Press; 1993. Vol. 1. 629 p.
6. Vysochina GI. Fenol'nye soedineniya v sistematike i filogenii semeystva grechishnykh [Phenolic compounds in systematics and phylogeny of the family Polygonaceae]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 2004. 204. In Russian

7. Shadrin DM, Pylina YaI, Rodionov AV, Volodina SO, Tkachenko KG, Volodin VV. Regularities of saponins and ecdysteroids distribution in plants: chemotaxonomical and molecular phylogenetic approaches. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2010;12(1(3)):857-862. In Russian
8. Zibareva L, Eremina VI, Munkhjargal N, Girault J-P, Dinan L, Lafont R. The Phytoecdysteroid Profiles of 7 Species of *Silene* (Caryophyllaceae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. 2009;72(4):234-248. doi: [1002/arch.20331](https://doi.org/10.1002/arch.20331)
9. Belkin DL. Genus *Silene* L. in Altai mountain country. *Turczaninowia*. 2009;12(3-4):5-16. In Russian
10. Flora Sibiri [Flora of Siberia]. Vol. 6. Malysheva LI, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1993. 310 p. In Russian
11. Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. XI. Tsvelev NN, editor. Moscow; Saint-Petersburg: Publishing House KMK, 2004. 536 p. In Russian
12. Tsvelev NN. O rodakh triby smolevkovykh (Caryophyllaceae) v vostochnoy Evrope [On the genera of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) in Eastern Europe]. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy*. 2001;33:90-113. In Russian
13. Zibareva LN, Eremina VI, Ivanova NA, Laz'kov GA. Distribution of phytoecdysteroids in the tribe *Sileneae* Dumort. the family *Caryophyllaceae*. *Rastitel'nye resursy*. 2003;39(3):45-54. In Russian
14. Laz'kov GA. Obzor seksii Holopetalae roda *Silene* (Caryophyllaceae) [Overview of the section *Holopetalae* of the genus *Silene* (Caryophyllaceae)]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1998;83(5):89-95. In Russian
15. Bathori M, Girault J.-P, Kalasz H, Mathe I, Dinan LN, Lafont R. Complex phytoecdysteroid cocktail of *Silene otites* (Caryophyllaceae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. 1999;41:1-8. doi: [10.1002/\(SICI\)1520-6327\(1999\)41:1<1::AID-ARCH2>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6327(1999)41:1<1::AID-ARCH2>3.0.CO;2-R)
16. Meng J, Whiting P, Zibareva L, Bertho G, Girault J.-P, Lafont R, Dinan L. Identification and quantitative analysis of the phytoecdysteroids in *Silene* species (Caryophyllaceae) by high performance liquid chromatography. Novel ecdysteroids from *Silene pseudotites*. *Chromatography*. 2001;935:309-319. doi: [10.1016/S0021-9673\(01\)00893-7](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(01)00893-7)
17. Zibareva L. Distribution and levels of phytoecdysteroids in plants of genus *Silene* during development. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. 2000;43:1-8. doi: [10.1002/\(SICI\)1520-6327\(200001\)43:1<1::AID-ARCH1>3.0.CO;2-D](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6327(200001)43:1<1::AID-ARCH1>3.0.CO;2-D)

Received 16 August 2013;

Revised 20 June 2014;

Accepted 17 July 2014.

Seliverstova AA, Zibareva LN, Eremina VI. Patterns of phytoecdysteroids distribution in the plants of the section *Otites* of the genus *Silene* L.: chemotaxonomic approach. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):101-114. In Russian, English Summary.

УДК 631.484

**О.В. Трефилова, Е.В. Екимов, А.С. Шишкин**

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

## **Влияние узкочерепной полёвки (*Microtus gregalis* Pall.) на свойства реплантозёмов Канской лесостепи**

*Исследование влияния узкочерепной полёвки (*Microtus gregalis* Pall., 1778) на свойства реплантозёмов проведено на отвалах угольного разреза «Бородинский» (Канско-Ачинский бассейн Красноярского края). По данным шестилетних наблюдений отвала, рекультивированного с нанесением плодородного слоя почв, установлено, что, узкочерепная полёвка количественно доминирует в населении мелких млекопитающих с долей участия в сообществе 44–100%. Её семейно-групповые поселения площадью от 0,8 до 120 м<sup>2</sup> в период подъема и пика численности занимают до 10% поверхности отвала. В пределах поселений жизнедеятельность узкочерепной полёвки приводит к трансформации свойств реплантозёма, в слое 5–15 см увеличиваются аэрация, содержание валового и минерального азота, количество микробной биомассы. Обнаружено, что состав минерального азота в реплантозёмах колоний на 20–77% представлен нитратами, тогда как участки, не занятые полевками, характеризуются преобладанием аммиачных форм. Таким образом, жизнедеятельность узкочерепной полёвки способствует ускоренному вовлечению в метаболические процессы плодородного слоя почв.*

**Ключевые слова:** реплантозёмы; население мелких млекопитающих; *Microtus gregalis*; роющая деятельность; биологическая активность техногенных почв.

### **Введение**

Узкочерепная полёвка (*Microtus gregalis* Pall., 1778) – один из многочисленных колониальных видов мышевидных грызунов лесостепной зоны Центральной Сибири. В процессе жизнедеятельности такие животные сооружают подземную систему нор и гнездовых камер, вынося на поверхность почвенный материал, внося в них продукты экскреции (преимущественно в виде мочевины), а также биомассу: пищевые запасы и травяную ветошь для устройства гнезд [1–6]. Подземные сооружения, созданные мелкими млекопитающими в период роста и пика их численности, разрушаются в период депрессии и сооружаются заново на прежних и новых местах во время следующей волны размножения [5]. Это приводит к изменению морфологических, физических свойств, направленности и характера трансформации органического вещества почв, гидрологического и термического режимов [1–6]. Происходящая таким образом необратимая трансформация свойств

почв в сочетании с ее пространственной масштабностью позволяет рассматривать жизнедеятельность массовых мышевидных грызунов в качестве значимого фактора почвообразования [3, 4, 7].

Большая часть исследований влияния мелких млекопитающих на свойства почв проводилась в степных и полупустынных районах [2, 3, 5]. Ряд работ посвящен изучению роющей активности обского и копытного леммингов в тундре [8, 9], крота европейского – в экосистемах тайги [10–15], обыкновенного слепыша и обыкновенной полёвки – в лесостепной зоне [1]. Данных об участии мелких млекопитающих в трансформации свойств «молодых» почв, формирующихся в посттехногенных экосистемах, крайне мало. В связи с этим цель настоящей работы заключалась в оценке направленности и степени влияния узкочерепной полевки на актуальные свойства реплантозёмов, формирующихся на промышленных отвалах.

### Материалы и методики исследования

Материал для исследования получен на экспериментальном полигоне Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (55°52' с.ш., 94°54' в.д.), который расположен в Канской котловине на территории одного из самых крупных разрезов Канско-Ачинского угольного бассейна «Бородинский» (Красноярский край). Стационарные исследования организованы с целью изучения структуры, особенностей динамики и функционирования биогеоценозов, формирующихся на промышленных отвалах нетоксичных пород в условиях лесостепи.

Климат исследуемой территории умеренный. Годовое количество осадков изменяется в пределах 375–400 мм (ГТК 1,2). Среднегодовая температура воздуха составляет 0,6°С [16].

Полевые работы проводились на рекультивированном отвале с предварительно спланированной выровненной поверхностью и нанесенным плодородным слоем почвы мощностью 20–35 см. Отвал является насыпным и представлен хаотичной смесью вмещающих и вскрышных пород. Созданные таким образом техногенные поверхностные образования (ТПО) относятся к подгруппе реплантозёмов в группе квазизёмы [17]. На момент исследования биологический возраст реплантозёмов не превышал 25 лет (сформированы в 1987 г.). После отсыпки рекультивированные отвалы не вовлекались в сельскохозяйственное пользование и оставлены под самозаращение.

Растительный покров отвала в настоящее время представлен злаково-разнотравными сообществами с участием сорных видов (описания растительного покрова отвала составлены к.б.н. Д.Ю. Ефимовым, которому авторы признательны за предоставленные материалы). Проективное покрытие травостоя составляет 50–60% при средней высоте растений 40–50 см. В числе основных видов-доминантов выступают: мятлик луговой (*Poa pratensis* L.),

вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.), кипрей узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub), осот полевой (*Sonchus arvensis* L.), горошек приятный (*Vicia amoena* Fisch.) и др.

Описание морфологических, агрохимических и микробиологических свойств реплантозёмов экспериментального полигона опубликовано ранее, поэтому в данном сообщении не приводится [18, 19].

Изучение современного влияния узкочерепной полёвки на реплантозёмы осуществляли на основе широко используемого метода парных площадок [1, 7]. Метод заключается в сравнении состояния почвы сопряженных пар участков, на одном из которых (контрольном) отсутствуют признаки жизнедеятельности изучаемых животных. Для оценки свойств реплантозёмов подобраны 18 парных участков, «контроль» закладывали на расстоянии 3–7 м от периферической части колонии. Образцы отбирали с боковых сторон призматических прикопок размером 30×30×40 см на глубине 5–15 см. В пределах указанной толщи сконцентрирована основная масса подземных ходов, гнездовые камеры, как правило, расположены на глубине 25–30 см. В пределах колоний прикопки располагались в центральной части, где сосредоточены выходные отверстия нор, а ПСП подвержен наибольшему воздействию.

Влажность образцов (весовой метод), удельный и объемный вес по [20], определяли в лабораторных условиях. На основании этих показателей рассчитывали порозность и аэрацию реплантозёмов. Содержание валового азота оценивали методом К.Е. Гинзбург [21], рН – потенциметрически. Аммиачные формы азота определяли с реактивом Несслера, нитраты – с дисульфифеноловой кислотой, легкогидролизуемый азот – методом Корнфильда [22]. Так как при определении легкогидролизуемого азота в гидролизат переходит и обменный аммоний, количество последнего вычитали. Микробную биомассу оценивали в свежих образцах методом регидратации [23]. На основании оценок влажности и объемной массы рассчитывали запас влаги для изучаемого слоя реплантозёмов.

Для определения запасов и структуры подземной фитомассы на глубине 10–15 см отбирались цилиндрические монолиты ( $V = 100 \text{ см}^3$ ) в трех повторностях. В лабораторных условиях монолиты отмывали от мелкозёма на ситах, высушивали и разбирали. Визуально определяли и отбирали живые корни, фракцию взвешивали, массу пересчитывали на абсолютно сухую навеску.

Состав, структуру и динамику населения мелких млекопитающих изучали в течение 6 лет, образцы реплантозёма собраны в конце этого периода в фазе снижения численности. Животные отлавливались в давилки типа Геро и ловчие конусы в течение 3–5 сут [24]. Фактические результаты отловов пересчитаны в число особей на 100 ловушко-суток. В пределах наиболее типичного участка ( $S = 1 \text{ га}$ ) отвала осуществляли картирование, маркировку и оценку площади каждой колонии.

Статистический анализ полученных данных и представленный графический материал выполнены с использованием программы MS Excel. Статистическую значимость различий между выборками оценивали путем расчета непараметрического теста  $\chi^2$ .

### Результаты исследования и обсуждение

По результатам шестилетних наблюдений узкочерепная полёвка количественно доминировала в отловах мелких млекопитающих, обитающих на отвалах Бородинского угольного разреза. В разные годы доля этого вида составляла 44–100% населения (табл. 1).

Таблица 1 / Table 1

Динамика состава населения мелких млекопитающих  
отвала за период 2007–2012 гг. (доля в %) /

Population dynamics of small mammals on dump for 2007-2012 (part, percentage)

Виды / Species	Годы наблюдения / Observation years					
	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Узкочерепная полёвка ( <i>Microtus gregalis</i> Pallas, 1779)	100	53	57	100	80	44
Полевая мышь ( <i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771)	–	27	18	–	7	56
Гундряная бурозубка ( <i>Sorex tundrensis</i> Merriam, 1900)	–	7	25	–	11	–
Обыкновенная бурозубка ( <i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758)	–	0	–	–	2	–
Плоскочерепная бурозубка ( <i>Sorex roboratus</i> Hollister, 1913)	–	13	–	–	–	–

Помимо узкочерепной полёвки, в отловах отмечены представители еще 5 видов (см. табл. 1), однако среди них только этот вид образует компактные семейно-групповые поселения, обеспечивая продолжительное влияние на реплантозёмы. В связи с этим участки, занятые поселениями узкочерепной полёвки, наиболее продуктивны для изучения различных сторон влияния жизнедеятельности мелких млекопитающих на свойства почв [1].

Поселения узкочерепной полёвки хорошо идентифицируются даже без контрольного отлова, а их границы распознаются по характерному возвышению над фоновой территорией и составу растительности. Площади таких колоний в 2012 г. варьировали от 0,8 до 120 м<sup>2</sup>, наиболее часто встречались поселения 5–40 м<sup>2</sup>. Значительный разброс размеров площади колоний обусловлен мозаичностью микрорельефа и динамикой численности вида. Преобладание небольших колоний с относительно малым числом жилых выходов характеризовало «спад» численности узкочерепной полёвки. При последующем росте популяции (от 2–20 до 60–70 особей на 100 ловушко-суток) зверьки заселяют все пустующие станции. В результате освоения пе-

риферии крупных и слияния мелких колоний возникают поселения площадью более 100 м<sup>2</sup>.

Исследования 2012 г. приходятся на «послепиковый» период численности (рис. 1), когда жилые колонии покрывали до 10% площади отвала. Такой показатель освоения территории достаточно близок к опубликованным сведениям о заселенности естественных местообитаний другими видами массовых мелких млекопитающих. Так, колонии степной пеструшки в южных степях Кургальджинской впадины занимают от 1 до 10% площади [2]. На старых кедровых горях Западного Саяна северные пищухи перекапывают 1–5% площади [25]. Колониальные поселения копытного лемминга в мохово-ивняковой тундре о-ва Врангеля занимают 1–3% площади [9]. Близкие к естественному уровню относительные оценки освоения площади отвала позволяют получить представление о темпах освоения территории отвала за 25 лет.

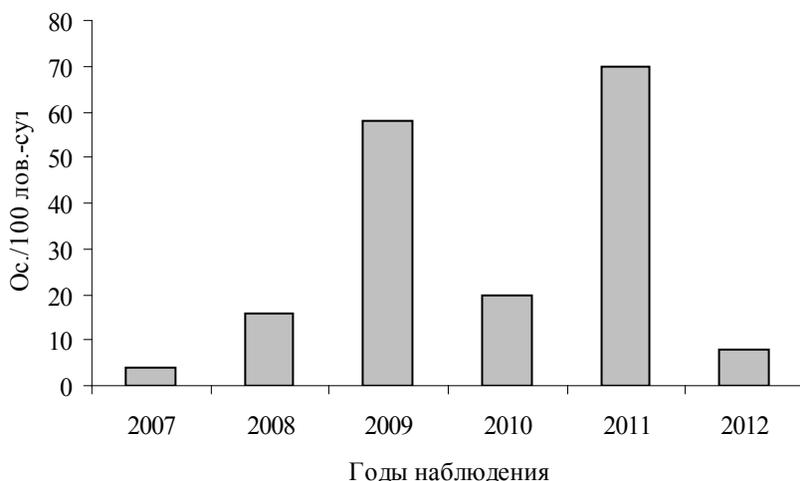


Рис. 1. Динамика относительной численности узкочерепной полевки (ос./100 лов.-сут.) за шестилетний период исследований /

Fig. 1. Relative abundance dynamics of *Microtus gregalis* for six years (on the ordinate axis - Relative abundance (ind/100 trap-day); on the abscissa axis - Research years)

Разрыхляя и пронизывая ходами верхний слой почвы (5–15 см), узкочерепная полёвка нарушает сложение ТПО в пределах поселения, что в первую очередь сказывается на плотности верхнего слоя реплантозёмов (табл. 2). В освоенном полёвками слое плотность ПСП снижается почти на 30%, что обуславливает увеличение аэрации пространства на 27%.

При схожих величинах влажности грунта ПСП парных участков запас влаги в верхнем (5–15 см) слое реплантоземов колоний на 30% ниже, чем на «контроле»: 2,4, против 3,1 г/см<sup>2</sup> соответственно, что, вероятней всего, связано с роящей активностью полёвок.

Таблица 2 / Table 2

**Изменения свойств реплантозёмов в колониях узкочерепной полевки и на неосвоенных участках («контроль») /  
Changes in the replantozem properties in *Microtus gregalis* colonies and on unsettled plots (“control”)**

Параметры / Parameters	Колония / Colony		Контроль / Unsettled plots		Вероятность ошибки, %/ Error probability, % P
	M±m	V,%	M±m	V,%	
Объемная масса, г/см <sup>3</sup> / Bulk density, g/cm <sup>3</sup>	0,7±0,02	8	0,90±0,03	9	<5
Аэрация, % / Aeration, %	48,0±2,0	10	35±2	15	<1
Влажность, % / Moisture, %	34,0±0,5	5	34,0±0,6	6	n/v
pH	6,9±0,1	5	6,8±0,1	4	n/v
Микробная биомасса, мгС/г <sup>-1</sup> / Microbial biomass, mg C/g <sup>-1</sup>	184,0±25	42	81±15	60	<5
Содержание азота / Forms of nitrogen content:					
валового, % / total, %	0,54	15	0,45	12	<5
легкогидролизуемого, мг/100г <sup>-1</sup> / hydrolyzable, mg/100 g <sup>-1</sup>	13,2±0,6	12	13,3±0,7	16	n/v
минерального, мг/100 г <sup>-1</sup> / mineral, mg/100 g <sup>-1</sup>	2,1±0,4	58	0,7±0,1	31	<5
в т.ч. нитратный, мг/100 г <sup>-1</sup> / incl. nitrate, mg/100 g <sup>-1</sup>	1,20	–	0,1	–	–
аммиачный азот, мг/100 г <sup>-1</sup> / ammonia nitrogen, mg/100 g <sup>-1</sup>	0,87	32	0,62	38	<5

*Примечание / Note.* М – среднее арифметическое значение (mean value); m – ошибка среднего (error of mean); V – коэффициент вариации (variation coefficient); «–» – данные не определялись (data have not been determined); «н/д» – различия статистически незначимы (not valid).

Исследованиями Б.Д. Абатурова [7] показано, что хотя норы мелких млекопитающих и создают благоприятные условия для более интенсивного и глубокого увлажнения почв атмосферными осадками, эти условия реализуются далеко не всегда. В нашем случае препятствия для эффективного влияния нор на степень увлажнения изучаемых реплантозёмов могут быть различными. Во-первых, колонии в подавляющем большинстве случаев приурочены к повышениям микрорельефа, а из выносимого из нор грунта формируются холмики, что способствует микростоку осадков. Во-вторых, поверхность реплантозёмов, как и естественных почв островных лесостепей юга Центральной Сибири, существенно иссушается в летний период [26]. Отбор образцов грунта колоний и контрольных участков осуществляли во второй декаде августа, когда поступающая на поверхность ТПО атмосферная влага полностью поглощается верхними слоями, не образуя стока. В-третьих, степень увлажнения верхнего слоя реплантозёмов колоний, вероятно, дополнительно регулируется более полным использованием доступ-

ной влаги на фоне увеличения плотности (на 50%) корневой системой растений до  $0,8 \pm 0,3$  г/см<sup>3</sup> против  $0,4 \pm 0,1$  г/см<sup>3</sup> на контроле.

Пространственные колебания величины рН в слое реплантозёмов глубиной 5–15 см как в поселениях, так и на контрольных участках не позволяют сделать однозначного вывода о существенном влиянии жизнедеятельности полёвок на кислотность почвы (см. табл. 2). К схожим выводам приходят О.А. Зайченко и А.И. Щетников [6], изучая влияние роющей деятельности полёвок на кислотно-щелочные свойства южных чернозёмов Южно-Минусинской котловины, а также А.В. Быков и А.Б. Лысков [14], работая в сосняках на слабодерновых слабоподзолистых супесчаных почвах, освоенных кротом (Подмосковье). Результаты исследований Л.П. Белова с соавт. [27], напротив, указывают на подщелачивание участков, освоенных обыкновенной полёвкой. При этом кислотность водной вытяжки дерново-слабоподзолистой почвы (Черноголовская биостанция) изменяется в значительных пределах: от 5,8 (контроль) до 6,5 на стенках нор и 7,1 – на тропинках колонии.

Строительство и последующая эксплуатация нор мелкими млекопитающими подразумевают латеральное перераспределение продуктов их жизнедеятельности: остатков корма, злаковой ветоши для устройства гнезд, продуктов экскреции и т.д. [2, 3]. Эти субстраты благоприятны для размножения и жизнедеятельности микроорганизмов, что, вероятно, обуславливает значительные, статистически значимые различия концентраций микробной биомассы в колониях и в неосвоенном полевыми реплантозёме. Средняя величина микробной биомассы в норах узкочерепной полёвки в 2 раза выше, чем на контроле (см. табл. 2). Следует отметить высокую вариабельность этого показателя, особенно в пробах из поселений животных: 73–316 и 29–150 мг/С/г<sup>-1</sup> для колоний и контроля соответственно. Неравномерное распределение микробной биомассы, видимо, обусловлено спецификой поведения животных [28], которые, например, склонны оставлять экскременты в постоянных местах, используют одни и те же тропы и ходы для перемещения на поверхности и под землёй. При интерпретации полученных данных необходимо учитывать несовершенство представленной методики отбора почвенных образцов на колониях узкочерепной полёвки и технологические особенности формирования насыпных почв на угольных отвалах, детально освещенные И.Л. Клевенской и соавт. [29].

Ранее, при исследовании реплантозёмов Канской котловины, не вовлеченных в сельскохозяйственное производство, обнаружено, что за 30-летний период развития в метаболические процессы вовлекается только верхний (0–10 см) слой ТПО [19]. Строительство и продолжительная во времени эксплуатация подземных сооружений способствуют обогащению почвогрунтов микробной биомассой, обуславливая увеличение мощности так называемого биологически активного слоя реплантозёмов в среднем до 15–20 см, а на местах локализации гнездовых камер – до 25–30 см.

Среднее содержание валового азота в слое 5–15 см ПСП колоний на 17% выше, чем на участках, не освоенных узкочерепной полёвкой. Выявленные

различия статистически значимы ( $p < 5\%$ ) и не противоречат литературным данным. Запас валового азота в чернозёме, перерытом обыкновенным сляпшом, на 16% выше, чем в почве контрольных участков [1]. Различия по содержанию азота в почве со стенок нор обыкновенной полёвки и контрольных участков залежной дерново-слабоподзолистой легкосуглинистой почвы Черноголовской биостанции ИПЭЭ РАН составляют 22% [27].

Реплантозёмы, освоенные узкочерепной полёвкой, в большей степени обеспечены доступными для растений формами азота. В среднем оценки концентрации минерального азота в почве колоний в 3 раза превосходят аналогичные для участков контроля. Минеральный азот реплантозёмов контрольных участков в основном представлен аммиачными формами – от 75 до 98% (рис. 2), для ПСП колоний данная величина изменяется в широких пределах – от 20 до 77% (среднее 54%). Для сравнения: почвы агроценозов, в которых доля нитратного азота достигает 60%, считаются хорошо окультуренными [30]. По содержанию нитратных форм участки колонии превосходят контрольные в 3–20 раз.

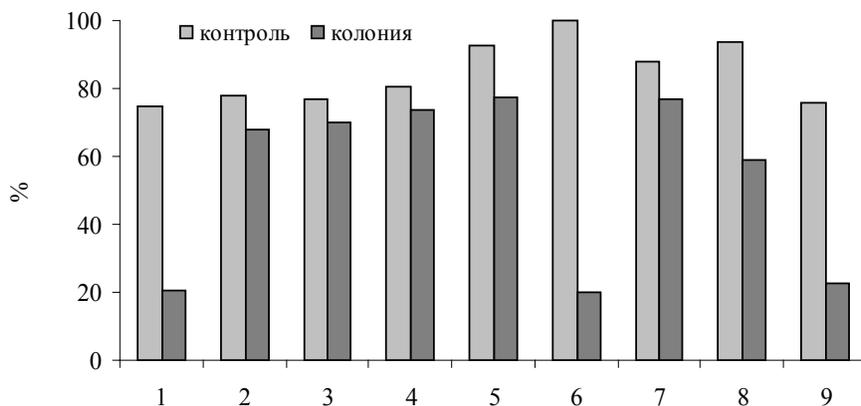


Рис. 2. Относительная доля аммиачных форм в составе минерального азота реплантоземов на участках «колония» и «контроль» /

Fig. 2. Relative contribution of nitrogen ammonia forms to mineral nitrogen of replantozem on "control" and "colony" plots (on the ordinate axis - relative contribution (%); on the abscissa axis - serial number of "control" (light grey) and "colony" (dark grey) plots)

Низкая концентрация нитратных форм азота в «контрольных» реплантозёмах, возможно, является следствием слабого развития процессов нитрификации. Значительные колебания величин концентрации нитратного азота на участках, освоенных колониями, обуславливаются не только особенностями локализации вносимого в норы органического материала, методическими неопределенностями и неоднородным распространением микробного сообщества, но и многообразием факторов, контролирующих интенсивность нитрификации.

Вызывает интерес тот факт, что различные между собой по содержанию и составу минеральных форм азота участки колонии и контроля схожи по концентрации легкоминерализуемого азота. В силу подвижности легкогидролизуемую органику рассматривают как непосредственный источник образования минеральных форм азота. Механизм влияния жизнедеятельности узкочерепной полёвки на азотный фонд освоённых реплантозёмов в полной мере не ясен. Можно предположить, что реплантозёмы колонии, исходно обладающие таким же, как на участках контроля, резервом для восполнения запасов минеральных соединений азота, характеризуются отличной скоростью и направленностью процессов трансформации азотсодержащей органики. При этом увеличение концентрации минеральных форм азота происходит как отклик на изменения эндогенных условий протекания биохимических реакций цикла азота, обусловленных разрыхлением почвенной толщи. В пользу такого предположения можно добавить, что участки «колония» и «контроль» характеризуются близкими величинами влажности, оптимальными для развития процесса нитрификации величинами рН, а верхний слой изучаемого реплантозёма обеспечен аммиачным азотом и доступным фосфором на уровне зональных черноземов [18, 19]. Последующее увеличение мортмассы корней на колониях узкочерепной полёвки, как и регистрируемое изменение структурно-функциональной организации микробных комплексов [31, 32], выступают в качестве соподчиненных явлений. В таком случае влияние узкочерепной полёвки на азотный фонд реплантозёмов окажется опосредованным. С другой стороны, можно предположить, что основным источником «дополнительного» минерального азота на колониях являются продукты прижизненных выделений зверьков. Оценить состоятельность данной гипотезы весьма сложно, так как практически отсутствуют данные об относительном вкладе продуктов жизнедеятельности полёвок в пул минерального азота реплантозёмов. Представленные рассуждения остаются не более чем гипотетическими, а природа обнаруженных явлений, безусловно, требует специального изучения.

### Заключение

Результаты проделанной работы показали, что в процессе жизнедеятельности узкочерепная полёвка существенно трансформирует свойства реплантозёма. На участках, освоённых колониями зверьков, снижается плотность сложения почвенной толщи, увеличивается аэрация порового пространства. В местах постоянного проживания поселений узкочерепной полёвки регистрируется более чем двукратное увеличение микробной биомассы. При этом строительство и эксплуатация подземных сооружений, латеральное распределение продуктов жизнедеятельности грызунов способствуют ускоренному вовлечению в метаболические процессы более глубоких слоев реплантозёмов. Таким образом, увеличивается мощность так называемой биологически

активной толщии реплантозёмов, оставленных под самозаращение. Участки насыпных почв, освоенные колониями узкочерепной полевки, статистически значимо отличаются от контрольных более высоким содержанием валового и минерального азота, при этом концентрация легкоминерализуемой фракции практически не меняется. В условиях колонии процесс минерализации азотсодержащей органики заканчивается образованием нитратов, на долю которых приходится от 20 до 77% состава доступного растениям азота. Для участков реплантозёмов, где современные следы колониальных поселений отсутствуют, характерно преобладание аммиачных форм, а относительное участие нитратного азота не превышает 15%.

### Литература

1. Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М. : Наука, 1974. 200 с.
2. Абатуров Б.Д. О влиянии степных пеструшек (*Lagurus lagurus* Pall.) на почвы // Почвоведение. 1963. № 2. С. 95–100.
3. Дмитриев П.П., Худяков О.И. Зоофактор как причина неоднородности почвенного покрова сухих степей Монголии // Доклады АН СССР. 1989. Т. 304, № 3. С. 757–762.
4. Дмитриев П.П. Млекопитающие в степных экосистемах Внутренней Азии / отв. ред. Л.В. Жирнов, О. Шагдарсурэн. М., 2006. 224 с. (Биологические ресурсы и природные условия Монголии : Труды Совм. Рос.-Монг. компл. биол. экспедиции. Т. 48).
5. Динесман Л.Г., Киселева Н.К. Роющая деятельность млекопитающих в почвах // Почвоведение. 1991. № 8. С. 18–30.
6. Зайченко О.А., Щетников А.И. Влияние роющей деятельности грызунов на степные почвы // География и природные ресурсы. 1993. № 4. С. 110–114.
7. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М. : Наука, 1984. 286 с.
8. Тихомиров Б.А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1959. 104 с.
9. Кирющенко С.П. Влияние роющей деятельности копытных леммингов на растительный покров арктических тундр острова Врангеля // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 1978. Вып. 2. С. 28–35.
10. Абатуров Б.Д. Влияние роющей деятельности крота (*Talpa europea* L.) на круговорот веществ в лесном биогеоценозе // Доклады АН СССР. 1966. Т. 168, № 4. С. 935–937.
11. Абатуров Б.Д., Безрова Е.А. Роющая деятельность крота в широколиственно-еловом лесу // Лесоведение. 1967. № 3. С. 44–59.
12. Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. О влиянии крота на почву в лесу // Почвоведение. 1965. № 6. С. 24–32.
13. Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. Роющая деятельность крота и ее роль в почвообразовании в широколиственно-еловых лесах Московской области // Проблемы почвенной зоологии. М. : Наука, 1966. С. 8–10.
14. Быков А.В., Лысиков А.Б. Влияние деятельности крота на характер загрязнения почв лесных придорожных полос // Почвоведение. 1991. № 8. С. 31–39.
15. Быков А.В., Бухарева О.А. Влияние роющей деятельности мелких млекопитающих на лесные травы в средней полосе Европейской России // Лесоведение. 2013. № 4. С. 52–56.
16. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. Вып. 21. Л. : Гидрометеоздат, 1990. 623 с.

17. Классификация и диагностика почв в России / Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
18. Гродницкая И.Д., Трефилова О.В., Шишкин А.С. Агрохимические и микробиологические свойства техногенных почв отвалов (Канско-Рыбинской котловины) // Почвоведение. 2010. № 7. С. 867–878.
19. Трефилова О.В., Гродницкая И.Д., Ефимов Д.Ю. Динамика эколого-функциональных параметров реплантоземов на отвалах угольных разрезов Центральной Сибири // Почвоведение. 2014. № 1. С. 109–119.
20. Растворова О.Г. Физика почв (практическое руководство). Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1983. 196 с.
21. Гинсбург К.Е., Щеглова Г.М., Вульфийус Е.В. Ускоренный метод сжигания почв и растений // Почвоведение. 1963. № 5. С. 89–96.
22. Пособие по проведению анализов почв и составлению агрохимических картограмм. М. : РОССЕЛЬХОЗИЗДАТ, 1969. 328 с.
23. Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева. М. : МГУ, 1991. 304 с.
24. Карасева Е.В., Теплицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М. : Наука, 1996. 227 с.
25. Хлебникова И.П. Северная пищуха в горных лесах Сибири. Новосибирск : Наука, 1978. 118 с.
26. Чижигов В.В. Некоторые водно-термические свойства почв Канской лесостепи // Труды Красноярского сельскохозяйственного института. 1964. Т. XVIII. С. 42–52.
27. Белов Л.П., Костина Н.В., Наумова Е.И., Умаров М.М. Особенности трансформации азота в дерново-подзолистой почве на участках, заселенных обыкновенной полёвкой *Microtus arvalis* // Известия АН. Сер. биол. 2002. № 1. С. 102–105.
28. Кучерук В.В. Травоядные млекопитающие в аридных экосистемах внетропической Евразии // Млекопитающие в наземных экосистемах. М. : Наука, 1985. С. 166–223.
29. Клевенская И.Л., Трофимов С.С., Таранов С.А., Кандрашин Е.Р. Сукцессии и функционирование микробоценозов и молодых почв техногенных экосистем Кузбасса // Микробоценозы почв при антропогенном воздействии. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1985. С. 3–21.
30. Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л. Микробиологическая трансформация азота в почве. М. : ГЕОС, 2007. 138 с.
31. Манаева Е.С., Ломовцева Н.О., Костина Н.В., Горленко М.В., Умаров М.М. Биологическая активность почв поселений восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевков // Известия РАН. Сер. биол. 2013. №4. С. 495–504.
32. Богородская А.В., Екимов Е.В., Шишкин А.С. Влияние жизнедеятельности узкочерепной полёвки (*Microtus gregalis* Pall.) на активность микробоценозов почвогрунтов отвалов Бородинского буроугольного разреза // Вестник КрасГАУ. 2013. № 10. С. 51–55.

Поступила в редакцию 04.12.2013; повторно 22.04.2014 г.;  
принята 25.06.2014 г.

**Авторский коллектив:**

**Трефилова Ольга Владимировна** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории техногенных лесных Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН (г. Красноярск, Россия). E-mail: [trefilova\\_dom@mail.ru](mailto:trefilova_dom@mail.ru)

**Екимов Евгений Владимирович** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории техногенных лесных экосистем Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН (г. Красноярск). E-mail: [sibowl@rambler.ru](mailto:sibowl@rambler.ru)

**Шишикин Александр Сергеевич** – д-р биол. наук, зав. лабораторией техногенных лесных экосистем Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН (г. Красноярск).  
E-mail: [shishikin@ksc.krasn.ru](mailto:shishikin@ksc.krasn.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 115–129*

**Ol'ga V. Trefilova\*, Evgeniy V. Ekimov, Alexander S. Shishikin**

*Laboratory of Technogenic Forest Ecosystem, V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation.*

\*E-mail: [trefilova\\_dom@mail.ru](mailto:trefilova_dom@mail.ru)

### **Influence of *Microtus gregalis* Pall. on the properties of the Kansk basin replantozems**

Our research aimed at studying the effect of *Microtus gregalis* Pall. activity on replantozem features formed on open-pit coal mine dumps. There is a significant part of studying the dynamics, ecology and evolution of anthropogenic soils.

Our study was carried out on 25-yr dumps of the Borodinskiy open pit coal mine in the Kansk-Achinsk Coal Basin (the Russian Federation) (55°52' N, 94°54' E). The dumps were recultivated; a fertile soil layer (FSL) was placed on the surface of the leveled dump surface. The material of the dump is a chaotic compacted mixture of overburden and enclosing rocks of the coal open-pit mine and fragments of mineral coal.

The results of six years of our observations (2007-2012) showed that 44 to 100% of the reclaimed areas are dominated by the *Microtus gregalis* Pall., 1779. The animals build family settlements ranging from 0.3 to 120 m<sup>2</sup>, after the peak period covering up to 10% of the surface of such dumps. To study the effect of the *Microtus gregalis* settlements on replantozem features, we used a method of paired sites ("settlement" and "control").

Our results showed that replantozem aeration in the areas occupied by narrow-skulled voles increases by 27%. It is assumed that it conditioned an increase in urease activity: 0.4 (the coefficient of variation - V = 40%) for the "control" and 0.8 mg N-NH<sub>3</sub> g<sup>-1</sup> (V=53%). Moisture pool reduced from 3.1 to 2.4 g cm<sup>-2</sup>. Spatial variation of pH in the "settlement" and "control" does not allow a definite conclusion about a significant influence of voles burrowing activity on soil. Ammonium composes a major part of mineral nitrogen replantozem on "control", and comparative part of nitrate nitrogen does not exceed 15%. Nitrate part varies widely (from 20 to 77%) on family settlements replantozem. Replantozems burrowed by voles have a higher total nitrogen content - 0.54 (V=15%), versus 0.45% (V=12%) for the "control". The average concentrations of microbial biomass in the *Microtus gregalis* burrows are 2 times higher than in "control". Significant microbial biomass fluctuations (from 73 to 316 and from 29 to 150 mg C g<sup>-1</sup> for the "settlement" and "control", respectively) are, probably, due to uneven distribution of excreta in burrows of narrow-skulled voles, which, in its turn, is associated with specific behavior of animals. Root biomass stock in replantozem areas, rummaged by *Microtus* burrows, are usually higher than in "control": 0.8 versus 0.4 g cm<sup>-3</sup>, respectively.

**Acknowledgments:** The authors are grateful to Ph.D. D.Yu. Efimov (V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation) for the description of the dump vegetation cover.

*The article contains 2 figures, 2 tables, 32 ref.*

**Keywords:** replantozems; populations of small mammals; *Microtus gregalis*; colony area; burrowing activity; biological and enzymatic properties of anthropogenic soils.

### References

1. Zlotin RI, Khodashova KS. Rol' zhivotnykh v biologicheskom krugovorote lesostepnykh ekosistem. [Role of animals in the biological cycle of forest-steppe ecosystems] Moscow: Nauka Publishing House; 1974. 200 p. In Russian
2. Abaturov BD. O vliyaniy stepnykh pestrushek (*Lagurus lagurus* Pall.) na pochvy [On the influence of steppe *Lagurus lagurus* Pall. on soil]. *Pochvovedenie*. 1963;2:95-100. In Russian
3. Dmitriev PP, Hudyakov OI. Zoofaktor kak prichina neodnorodnosti pochvennogo pokrova sukhikh stepey Mongolii [Zoofaktor as a cause of heterogeneity of soil cover of Mongolian dry steppes]. *Doklady AN SSSR*. 1989;304(3):757-762. In Russian
4. Dmitriev PP. Mlekopitayushchie v stepnykh ekosistemakh Vnutrenney Azii [Mammals in steppe ecosystems of Inner Asia]. *Biologicheskie resursy i prirodnye usloviya Mongolii. Trudy Sovm. Ros.-Mong. kompl. biol. ekspeditsii* [Biological resources and natural conditions of Mongolia. Proc. of the Joint. Ros.-Mong. Compl. Biol. Expedition]. Vol. 48. Zhirnov LV, Shagdarsuren O, editors. Moscow; 2006. 224 p. In Russian
5. Dinesman LG, Kiseleva NK. Royushchaya deyatel'nost' mlekopitayushchikh v pochvakh [Burrowing activity of mammals]. *Pochvovedenie*. 1991;8:18-30. In Russian
6. Zaychenko OA, Schetnikov AI. Vliyanie royushchey deyatel'nosti gryzunov na stepnye pochvy [Effect of burrowing rodent activity on steppe soils]. *Geografiya i prirodnye resursy*. 1993;4:110-114. In Russian
7. Abaturov BD. Mlekopitayushchie kak komponent ekosistem [Mammals as a component of ecosystems]. Moscow: Nauka Publishing House; 1984. 286 p. In Russian
8. Tikhomirov B.A. Vzaimosvyazi zhivotnogo mira i rastitel'nogo pokrova tundry [The relationship of wildlife and vegetation of the tundra]. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publishing House; 1959. 104 p. In Russian
9. Kiryushchenko SP. Vliyanie royushchey deyatel'nosti kopytnykh lemmingov na rastitel'nyy pokrov arkticheskikh tundr ostrova Vrangelya [Influence of digging activity ungulate lemmings on the vegetation cover of the arctic tundra of Wrangel Island]. *Billyuten Moscow Society of Naturalists. Dep. Biol*. 1978;2:28-35. In Russian
10. Abaturov BD. Vliyanie royushchey deyatel'nosti krota (*Talpa europea* L.) na krugovorot veshchestv v lesnom biogeotsenoze [Influence of mole burrowing activity (*Talpa europea* L.) on the matter cycle in forest ecosystems]. *Doklady AN SSSR*. 1966;168(4):935-937. In Russian
11. Abaturov BD, Bezrova EA. Royushchaya deyatel'nost' krota v shirokolistvenno-elovom lesu [Mole burrowing activity in deciduous and spruce forest]. *Lesovedenie*. 1967;3:44-59. In Russian
12. Abaturov BD, Karpachevskii LO. O vliyaniy krota na pochvu v lesu [On the influence of the mole on the soil in the forest]. *Pochvovedenie*. 1965;6:24-32. In Russian
13. Abaturov BD, Karpachevskii LO. Royushchaya deyatel'nost' krota i ee rol' v pochvoobrazovaniy v shirokolistvenno-elovykh lesakh Moskovskoy oblasti [Mole burrowing activity and its role in soil formation in the deciduous and spruce forests of Moscow oblast]. *Problemy pochvennoy zoologii* [In: *Problems of Soil Zoology*]. Moscow: Nauka Publishing House; 1966. p.8-10. In Russian
14. Bykov AV, Lysikov AB. Vliyanie deyatel'nosti krota na kharakter zagryazneniya pochv lesnykh pridorozhnykh polos [Mole holes and pollution of forest soils adjacent to highways]. *Pochvovedenie*. 1991;8:31-39. In Russian

15. Bykov AV, Bukhareva OA The influence of burrowing activity and underground passages of small mammals on forest grasses in European Russia. *Lesovedenie*. 2013;4:52-56. In Russian
16. Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimatu SSSR [Applied research handbook on the climate of the USSR]. Borisenkov EP, editor. Iss. 3. Perennial data. Part 1-6. Vol. 21. Krasnoyarsk region, Tuva ASSR. Leningrad: Gidrometeoizdat Publishing House; 1990. 623 p. In Russian
17. Klassifikatsiya i diagnostika pochv v Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Shishoff LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimov MI, editors. Smolensk: Ojkumena Publishing House; 2004. 342 p. In Russian
18. Grodnitskaya ID, Trefilova OV, Shishikin AS. Agrochemical and Microbiological Properties of Technogenic Soils on Dumps in the Kansk-Rybinsk Depression. *Eurasian Soil Science*. 2010;43(7):810-821. doi: [10.1134/S1064229310070124](https://doi.org/10.1134/S1064229310070124)
19. Trefilova OV, Grodnitskaya ID, Efimov DYu. Dynamics of the Ecological-Functional Parameters of Replantozems on Dumps of Open-pit Coal Mines in Central Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(12):1253-1262. doi: [10.7868/S0032180X14010134](https://doi.org/10.7868/S0032180X14010134)
20. Rastvorova OG. Fizika pochv (prakticheskoe rukovodstvo) [Soil physics (practical guidelines)]. Leningrad: Leningrad State University Publishing House; 1983. 196 p. In Russian
21. Ginsburg KE, Shcheglova GM, Vul'fus EV. Uskorennyy metod szhiganiya pochv i rasteniy [Shortcut method of soil and plant burning]. *Pochvovedenie*. 1963;5:89-96. In Russian
22. Posobie po provedeniyu analizov pochv i sostavleniyu agrokhimicheskikh kartogramm [Guidelines for soil analysis and preparation of agrochemical cartograms]. Karpinskii NP, editor. Moscow: Rosselhozizdat Publishing House; 1969. 328 p. In Russian
23. Metody pochvennoy mikrobiologii i biokhimi [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Zvyagintsev DG, editor. Moscow: Moscow State University Publishing House; 1991. 304 p. In Russian
24. Karaseva EV, Teplitsina AY. Metody izucheniya gryzunov v polevykh usloviyakh [Methods of studying rodents in field conditions]. Moscow: Nauka Publishing House; 1996. 227 p. In Russian
25. Khlebnikov IP. Severnaya pishchukha v gornyykh lesakh Sibiri [Northern pika in mountain forests of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1978. 118 p.
26. Chyzykyov VV. Nekotorye vodno-termicheskie svoystva pochv Kanskoy lesostepi [Some water and thermal properties of soils the Kansk forest-steppe]. *Trudy Krasnoyarskogo sel'skokhozyaystvennogo instituta*. 1964;XVIII:42-52. In Russian
27. Belov LP, Kostina NV, Naumova EI, Umarov MM. Specific features of nitrogen transformation in the soddy-podsolic soil in the colonies of the common vole *Microtus arvalis*. *Biology Bulletin*. 2002;29(1):88-91. doi: [10.1023/A:1013202204855](https://doi.org/10.1023/A:1013202204855)
28. Kucheruk VV. Travoyadnye mlekopitayushchie v aridnykh ekosistemakh vnetropicheskoy Evrazii [Herbivorous mammals in arid ecosystems of extratropical Eurasia]. *Mlekopitayushchie v nazemnykh ekosistemakh* [In: *Mammals in terrestrial ecosystems*]. Moscow: Nauka Publishing House; 1985. p.166-223. In Russian
29. Klevensky IL, Trofimov SS, Taranov SA, Kandrashina ER. Suktsessii i funktsionirovanie mikrobootsenozov i molodykh pochv tekhnogennykh ekosistem Kuzbassa [Succession and functioning of microbocenosis and young soils of Kuzbass man-made ecosystems]. *Mikrobootsenozy pochv pri antropogennom vozdeystvii* [In: *Soil microbocenosis under anthropogenic impact*]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1985. p. 3-21. In Russian
30. Umarov MM, Kurakov AV, Stepanov AL. Mikrobiologicheskaya transformatsiya azota v pochve [Microbiological transformation of nitrogen in the soil]. Moscow: GEOS Publishing House; 2007. 138 p. In Russian

31. Manaeva ES, Kostina NV, Gorlenko MV, Lomovtseva NO, Umarov MM. Biological activity of soil in the settlements of southern (*Microtus rossiaemeridionalis*) and bank (*Clethrionomys glareolus*) voles. *Biology Bulletin*. 2013;4:495-504. doi: [10.7868/S0002332913040115](https://doi.org/10.7868/S0002332913040115)
32. Bogorodskaya AV, Ekimov EV, Shishikin AS. The influence of the narrow-skulled vole (*Microtus gregalis* Pall.) vital activity on soil microbocenoses of the Borodino lignite cut dumps. *Vestnik Krasnoyarskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2013;10:51-55. In Russian

*Received 4 December 2013;*

*Revised 22 April 2014;*

*Accepted 25 June 2014*

Trefilova OV, Ekimov EV, Shishikin AS. Influence of *Microtus gregalis* Pall. on the properties of the Kansk basin replantozems. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):115-129. In Russian, English summary.

## КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 575.22; 502.4

Э.А. Снегин, О.Ю. Артемчук

Белгородский государственный

Национальный исследовательский университет, г. Белгород, Россия

### Оценка состояния популяционных генофондов виноградной улитки (*Helix pomatia* L.) урбанизированных территорий с помощью *ISSR*-маркеров ДНК

На основе метода полимеразной цепной реакции с использованием *ISSR*-маркеров ДНК проанализировано состояние генофондов пяти адвентивных популяций *Helix pomatia* L. (248 особей), обитающих в условиях урбанизированных территорий юго-восточной части современного ареала. Исследования были проведены в г. Белгороде и его окрестностях, а также в городах Харьков, Киев и Житомир. Согласно полученным данным, в большинстве изученных групп отмечается высокий уровень гетерозиготности ( $H_e = 0,273 \pm 0,150$ ) и, несмотря на сильную изоляцию адвентивных популяций, степень генетической дифференциации между ними оказалась невысока. Согласно модели М. Неи (1975) индекс дифференциации  $G_{st} = 0,166$ , а средний поток генов  $Nm = 2,5$  особи за поколение. Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) также выявил большое сходство между популяциями *H. pomatia*:  $\Phi_{st} = 0,210$ ,  $Nm = 4,1$ . Такое генетическое сходство вызвано, вероятно, родственным происхождением или похожими микроклиматическими условиями в городской среде, обуславливающими аналогичные векторы естественного отбора. Это может быть также следствием эффекта «генетической революции», когда в условиях изоляции, т.е. в условиях, в которых сегодня находятся все изучаемые нами популяции *H. pomatia*, селективную ценность получили одни и те же гены, особенно жизнеспособные в гомозиготном состоянии и редкие в открытых популяциях.

**Ключевые слова:** ПЦР; наземные моллюски; популяционный генофонд; урбанизированный ландшафт.

#### Введение

Данная работа посвящена изучению популяционной структуры виноградной улитки (*Helix pomatia* Linnaeus, 1758), которая является одним из самых крупных наземных моллюсков Европы. Исходный ареал этого вида приходится на Среднюю и Юго-Восточную Европу, однако в настоящее время, благодаря интродукции, виноградная улитка успешно освоила западные

районы Белоруссии, Украину, Прибалтику, включая г. Калининград [1, 2]. Кроме того, моллюск был отмечен в таких городах, как Санкт-Петербург, Курск, Москва, Харьков и др. [3–5]. Есть информация об интродукции *H. pomatia* на территории Финляндии [6] и США [7]. Такое искусственное расселение объясняется тем, что виноградная улитка издавна считалась ценным пищевым объектом, в связи с чем на территориях, ранее представлявших собой частные парки, поместья, усадьбы и т.п., проводились зачастую успешные попытки акклиматизации *H. pomatia* с целью введения вида в культуру. Возникшие изолированные адвентивные популяции в настоящее время стали хорошими моделями для изучения эволюционных процессов, происходящих в урбанизированных ландшафтах.

В наших предыдущих исследованиях популяционная структура этого вида была изучена с помощью анализа конхиологических признаков и аллозимов [8, 9]. Но использование этих маркеров генетической структуры имеет ряд ограничений. Во-первых, морфометрические параметры раковины у этого моллюска не дискретны и подвержены модификационной изменчивости, что не позволяет проследить за генетическими процессами, протекающими в исследуемых группах. Во-вторых, известно, что белковые маркеры отражают изменчивость только в кодирующей части генома, которая по разным оценкам составляет около 10% от общего количества ДНК, а остальная, так называемая «молчащая» ДНК, остается вне поля зрения. В связи с этим дальнейший анализ состояния популяционных генофондов *H. pomatia* был проведен нами на основе *ISSR*-маркеров ДНК, применение которых основано на использовании одного праймера, имеющего множественные комплементарные участки, разбросанные по всему геному.

Цель работы: на основе межмикросателлитных маркеров ДНК (*ISSR*) оценить состояние генофондов адвентивных популяций *H. pomatia*, обитающих в условиях урбанизированных территорий юго-восточной части современного ареала.

### Материалы и методики исследования

Материалом для исследования послужили образцы тканей особей *H. pomatia*, хранящиеся в криобанке, созданном при лаборатории популяционной генетики и генотоксикологии НИУ «БелГУ». Выборки из популяций были сделаны во время экспедиций в период с 2010 по 2013 г. Моллюсков собирали вручную с поверхности почвы, со стеблей и листьев растений, иногда в подстилке. Чтобы избежать умерщвления особей, для анализа были взяты небольшие образцы ткани ноги животных. Всего было исследовано 248 особей из пяти популяций *H. pomatia* (табл. 1).

Анализ изменчивости проводили с использованием полимеразной цепной реакции – методы *ISSR* (*Inter simple sequence repeats*) [10]. Для анализа использовали два праймера (табл. 2). Амплификацию осуществляли в тер-

моциклерах MJ Mini и MyCycler (*Bio-Rad, USA*). Реакцию проводили в 25 мкл смеси, содержащей 20 нг геномной ДНК, ПЦР-буфер (67 мМ трис-НСl (рН 8,8), 16 мМ (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 5 мМ β-меркаптоэтанол, 7 мМ ЭДТА, 3 мМ MgCl<sub>2</sub>), 0,25 мМ dNTP, 0,5 мкМ праймера, 1 единицу Taq ДНК полимеразы (ингибированной для горячего старта). Реакция проходила в следующих условиях: «горячий старт» – 2 мин / 94°C, 40 циклов (денатурация – 30 с / 94°C, отжиг праймера – 30 с / 55°C, синтез – 2 мин / 72°C), дополнительный синтез – 10 мин / 72°C, охлаждение до 4°C. Продукты ПЦР разделяли с помощью электрофореза в 2%-ном агарозном геле с использованием ТАЕ буфера (охлажденного до +4°C), 100 В – 45 мин. Блоки окрашивали бромистым этидием.

Таблица 1 / Table 1

**Описание пунктов сбора /  
Description of collection points**

Пункт / Point	Описание биотопа / Description of biotope	Координаты / Coordinates
1. Белгород / Belgorod	г. Белгород (Россия), ивовый лес в пойме р. Везёлка, вблизи от комплекса зданий НИУ БелГУ, вдоль ул. Левобережная / Belgorod city (Russia), willow forest in the floodplain of the river Vezelka, near Belgorod state university, along Levoberegnaia street	50°35'39.1" с. ш. / north 36°34'04.49" в. д. / east
2. Майский / Maisky	Белгородский район, пос. Майский (Россия). Лесополоса между пшеничным полем и трассой Белгород – Харьков напротив Белгородской сельскохозяйственной академии / Belgorod region, settlement Maisky (Russia). Forest belt between the wheat field and Belgorod-Kharkov highway, opposite Belgorod Agricultural Academy	50°31'28.65" с. ш. / north 36°27'10.69" в. д. / east
3. Харьков / Kharkov	г. Харьков (Украина), городской парк им. Т.Г. Шевченко, пойма р. Лопань / Kharkov city (Ukraine), T.G. Shevchenko city park, the Lopan' river floodplain	50°00'15.72" с. ш. / north 36°13'31.31" в. д. / east
4. Киев / Kiev	г. Киев (Украина), ботанический сад им. А.В. Фомина / Kiev city (Ukraine), A.V. Fomin Botanical Garden	50°24'52.38" с. ш. / north 30°33'29.29" в. д. / east
5. Житомир / Zhitomir	г. Житомир (Украина), лесопарковая зона поймы реки Тетерев, на противоположной стороне реки городской парк культуры и отдыха им. Ю.А. Гагарина / Zhitomir city (Ukraine) Parks floodplain, on the opposite side of the Teterev river, Yuri Gagarin city recreation park	50°14'19.27" с. ш. / north 28°40'07.79" в. д. / east

По электрофореграммам амплифицированных фрагментов составляли бинарные матрицы, где присутствие полосы обозначалось как «1» (аллель *p*), отсутствие – «0» (аллель *q*).

У данного вида в диапазоне от 3 тыс. п. о. до 200 п.о. нами обнаружено 18 локусов с использованием праймера *SAS 1* и 12 локусов с использованием праймеров и *UBC 827*.

Обработка полученных данных проводилась с применением программ GenAlEx [11], POPGENE 32 [12], MEGA5 [13], StatSoft STATISTICA 6.0.

Таблица 2 / Table 2

Характеристика используемых праймеров /  
Characteristics of used primers

Обозначение праймера / Primer designation	Нуклеотидная последовательность / Nucleotide sequence	Количество локусов / Number of loci
<i>UBC 827</i>	5'-(AC) <sub>8</sub> G-3'	12
<i>SAS 1</i>	5'-(GTG) <sub>4</sub> GC-3'	18

### Результаты исследования и обсуждение

Одним из ключевых моментов в описании популяционной структуры вида является оценка уровня внутривидового и межвидового генетического разнообразия, а также выяснение степени дифференциации популяций.

На рис. 1 приведены данные об уровне ожидаемой гетерозиготности 30 выявленных локусов. Результаты демонстрируют, что наиболее изменчивыми являются локусы *SAS1-4*, *-5*, *-6*, а также *UBS827-7*. Самыми мономорфными оказались низкомолекулярные локусы *SAS1-18*, *UBS827-11*, *-12*. При этом средние уровни ожидаемой гетерозиготности, вычисленные по отдельным праймерам, достоверно не отличаются друг от друга: по *SAS1*  $He = 0,269 \pm 0,016$ ; по *UBS827*  $He = 0,279 \pm 0,043$ .

Показатели генетической изменчивости, а также графические полигоны исследуемых популяций приведены в табл. 3 и на рис. 2. Согласно полученным данным в большинстве изученных популяций отмечается довольно высокий уровень гетерогенности. Из всех групп наиболее мономорфной оказалась популяция из пос. Майский. Это явление можно объяснить двумя причинами. С одной стороны, данная группа, находясь на границе агроландшафта и оживленной автомобильной трассы, систематически подвергается действию пестицидов и выхлопных газов. В результате она чаще других групп могла проходить через эффект так называемого «бутылочного горлышка», что в конечном итоге привело к потере генетического разнообразия [14]. С другой стороны, в таких жестких условиях, вероятно, действует стабилизирующий отбор, приводящий к гомозиготности по определенным локусам, обеспечивающим устойчивость организмов к действию токсинов. Подобное явление мы наблюдали ранее при изучении популяций кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum*), обитающих в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов [15].

Построенные полигоны Дебеца (рис. 2) и результаты кластерного анализа на основе генетических расстояний [16] невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA, рис. 3) демонстрируют, что популяция из пос. Майский (2) явно дистанцируется от остальных групп.

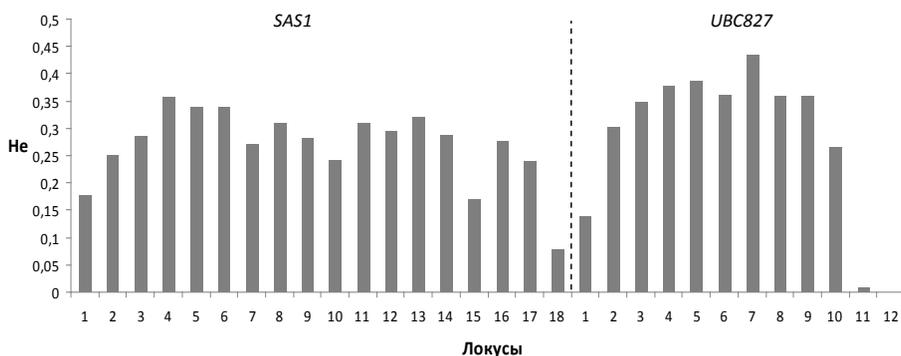
Рис. 1. Уровни ожидаемой гетерозиготности ISSR локусов *H. pomatia* /Fig. 1. Levels of expected heterozygosity ISSR of loci *H. pomatia*

Таблица 3 / Table 3

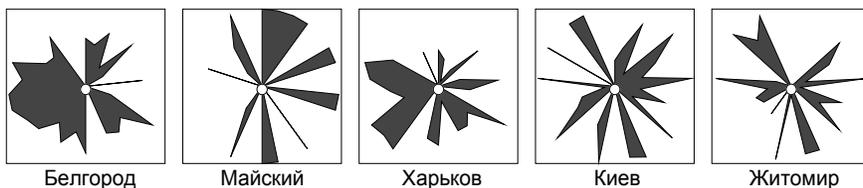
**Усредненные по совокупности ДНК-локусов меры генетической гетерогенности  
в популяциях *H. pomatia* /**

**Genetic heterogeneity measures in populations of *H. pomatia* averaged on the basis of DNA-loci**

Пункт / Point	<i>N</i>	<i>P</i> %	<i>A</i>	<i>Ae</i>	<i>I<sub>sh</sub></i>	<i>He</i>
1. Белгород / Belgorod	61	96,67	1,967 ±0,183	1,485 ±0,273	0,465 ±0,180	0,303 ±0,136
2. Майский / Maisky	67	66,67	1,667 ±0,479	1,292 ±0,357	0,267 ±0,277	0,174 ±0,194
3. Харьков / Kharkov	59	96,67	1,967 ±0,183	1,528 ±0,267	0,490 ±0,176	0,324 ±0,133
4. Киев / Kiev	28	93,33	1,933 ±0,254	1,381 ±0,272	0,397 ±0,191	0,250 ±0,141
5. Житомир / Zhitomir	33	93,33	1,933 ±0,254	1,516 ±0,283	0,477 ±0,193	0,314 ±0,144
Среднее / Average		89,33 ±5,71	1,893 ±0,271	1,440 ±0,290	0,419 ±0,203	0,273 ±0,150

*Примечание.* *N* – количество проанализированных особей; *P*% – процент полиморфных локусов; *A* – среднее число аллелей на локус; *Ae* – эффективное число аллелей; *I<sub>sh</sub>* – индекс Шеннона; *He* – ожидаемая гетерозиготность.

Note: *N* – number of analyzed individuals; *P*% – percentage of polymorphic loci; *A* – mean number of alleles per locus; *Ae* – effective number of alleles; *I<sub>sh</sub>* – Shannon index; *He* – expected heterozygosity.

Рис. 2. Полигоны Дебца, построенные по совокупности частот *q*-аллеля 30 локусов ДНК в популяциях *H. pomatia* /Fig. 2. Debets site, built on the basis of *q*-allele frequencies of 30 DNA loci in populations of *H. pomatia* (Belgorod, Maisky, Kharkov, Kiev, Zhitomir)

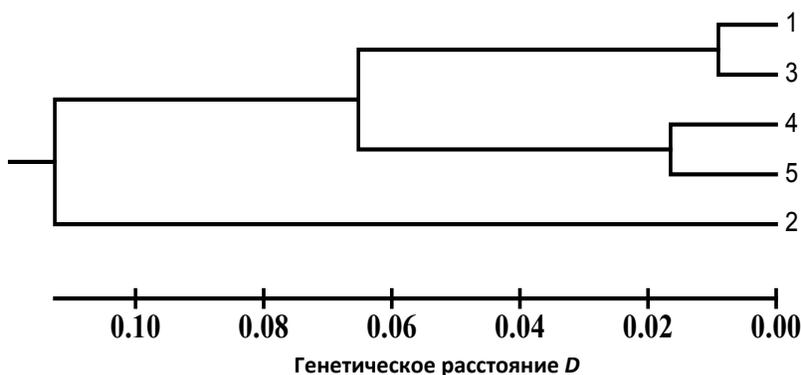


Рис. 3. Дендрограмма генетических расстояний по Неи [14] (UPGMA) между популяциями *H. pomatia* /

Fig. 3. Dendrogram of genetic distances according to Nei [14] (UPGMA) between populations of *H. pomatia* (on the abscissa axis - Genetic distance D)

При этом другие популяции показывают определенное сходство генетической структуры в зависимости от географического расстояния. Так, группа «Харьков» оказалась наиболее близкой (генетически и географически) к группе «Белгород», а популяция «Житомир» – к группе «Киев».

Тем не менее, несмотря на определенную оригинальность, все изучаемые группы демонстрируют высокую генетическую близость. Так, оценка степени дифференциации популяций *H. pomatia* на основе модели, предложенной М. Неем [17], показала низкую генетическую разобщенность изучаемых групп ( $G_{st} = 0,166$ , табл. 4). При этом средний поток генов оказался больше единицы ( $Nm = 2,519$ ). Согласно «теории эволюции со смещающимся равновесием» [20] для поддержания панмиксии в метапопуляции требуется поток генов 1–2 особей за поколение.

Известно, что средние величины  $G_{st}$  соответствуют уровню генетической дифференциации при селективно-нейтральном процессе. В таком случае локусы с большими значениями  $G_{st}$  вероятнее всего испытывают действие дизруптивного отбора, а локусы с низкими показателями индекса подразделенности подвержены влиянию стабилизирующего отбора [18]. Согласно полученным данным, наибольшая дифференциация между популяциями зафиксирована по локусам *SAS 1-12, -14, -17*, а наименьшая – *UBC 827-1, -9, -11*.

Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) [19] также выявил большее сходство между популяциями *H. pomatia* (табл. 5). Только 21% изменчивости приходится на межпопуляционные различия, при этом индекс дифференциации  $\Phi_{st} = 0,210$ , а средний поток генов  $Nm = 4,1$  особи за поколение.

Разумеется, подобное генетическое сходство вряд ли можно объяснить интенсивным обменом генетической информацией между изучаемыми популяциями. Причина кроется либо в сходном происхождении групп (т.е. улитки могли быть завезены человекам в эти населенные пункты из какого-

то одного источника), либо, что более вероятно, сходными микроклиматическими факторами, характерными для городских условий юго-восточной части Европы. Эти факторы могли привести к отбору одних и тех же аллелей и их комбинаций в разных популяциях.

Таблица 4 / Table 4

Показатели генетической дифференциации популяции *H. pomatia* (по Nei [15]) /  
Genetic differentiation of populations of *H. pomatia* (by Nei [15])

Праймер / Primer	Лocus / Locus	$H_t$	$H_s$	$G_{st}$	$N_m$
SAS 1	1	0,187	0,178	0,048	10,035
	2	0,270	0,252	0,068	6,888
	3	0,303	0,287	0,055	8,664
	4	0,375	0,357	0,048	9,929
	5	0,449	0,339	0,244	1,547
	6	0,409	0,341	0,166	2,520
	7	0,290	0,273	0,056	8,359
	8	0,444	0,311	0,299	1,174
	9	0,304	0,283	0,070	6,641
	10	0,271	0,242	0,105	4,271
	11	0,472	0,311	0,340	0,970
	12	0,496	0,295	0,405	0,733
	13	0,435	0,323	0,257	1,447
	14	0,488	0,288	0,410	0,721
	15	0,201	0,172	0,145	2,960
	16	0,449	0,276	0,385	0,798
	17	0,434	0,242	0,443	0,630
	18	0,081	0,079	0,026	18,935
UBC827	1	0,141	0,139	0,009	52,685
	2	0,331	0,303	0,083	5,521
	3	0,365	0,348	0,047	10,064
	4	0,386	0,379	0,019	25,258
	5	0,403	0,388	0,036	13,457
	6	0,373	0,363	0,028	17,712
	7	0,449	0,434	0,035	13,985
	8	0,381	0,360	0,056	8,473
	9	0,361	0,359	0,005	92,052
	10	0,270	0,267	0,014	36,151
	11	0,010	0,010	0,009	56,057
	12	0,000	0,000	****	****
Среднее / Average		0,328±0,018	0,273±0,011	0,166	2,519

Примечание.  $G_{st}$  – доля межпопуляционного генного разнообразия в общем разнообразии;  $H_t$  – ожидаемая доля гетерозиготных генотипов во всей популяции;  $H_s$  – среднее для всех субпопуляций значение внутривидового разнообразия;  $N_m$  – средний поток генов за поколение /

Note:  $G_{st}$  - share of interpopulation genetic diversity in the total diversity;  $H_t$  - the expected proportion of heterozygous genotypes in the general population;  $H_s$  - the average value for all subpopulations of intra-population diversity;  $N_m$  - average gene flow per generation.

Таблица 5 / Table 5

Значения молекулярной дисперсии (AMOVA) по ДНК-локусам  
в популяциях *H. pomatia* /Values of molecular variance (AMOVA) for DNA loci in populations of *H. pomatia*

Источник изменчивости / Variability source	Число степеней свободы / The number of degrees of freedom ( <i>df</i> )	Сумма квадратов / Sum of squares ( <i>SS</i> )	Средний квадрат / Mean square ( <i>MS</i> )	Дисперсия / Variance ( <i>V</i> )	%	$\Phi_{st}$	P	Nm
Между популяциями / Between populations	4	278,437	69,609	1,337	21	0,210	0,010	4,100
Внутри популяций / Within populations	243	1218,631	5,015	5,015	79			
Итого / In total	247	1497,069	74,624	6,352				

Еще одно объяснение такой слабой генетической дифференциации между популяциями *H. pomatia* связано с тем, что все изученные группы являются адвентивными и существуют в изолированном состоянии. Это явление могло спровоцировать так называемый эффект «генетической революции», который описан для узколокальных изолированных групп [14]. Согласно данной гипотезе, в условиях изоляции, т.е. в условиях, в которых сегодня находятся все изучаемые нами популяции *H. pomatia*, селективную ценность получают гены, которые особенно жизнеспособны в гомозиготном состоянии и редки в открытых популяциях из-за доминирования в них так называемых «хорошо смешивающихся генов». Попав в условия иной генетической среды, так называемые «солисты» оказались в более выгодном положении. Причем, по мнению Майра, этот процесс мог затронуть одновременно большое количество локусов.

Не исключено, что все вышеуказанные факторы могли действовать одновременно, что привело к определенному сходству между довольно удаленными друг от друга популяциями *H. pomatia*.

### Заключение

Таким образом, полученные данные показывают высокую генетическую изменчивость изучаемых групп *Helix pomatia* и демонстрируют определенное сходство векторов естественного отбора, присутствующих в популяциях виноградной улитки урбанизированных территорий, что, вероятно, вызыва-

ет определенные сходные реакции популяционных генофондов. Тем не менее антропогенное воздействие может снизить уровень генетического разнообразия в адвентивных популяциях, что в конечном итоге может привести к вымиранию групп. Стоит отметить также, что представленные результаты можно считать отправной точкой для дальнейшего мониторинга этого вида в районе исследования с целью выяснения особенностей эволюционных процессов, происходящих в его популяциях.

### Литература

1. Стародубцева Е.Г., Дедков В.П. Виноградная улитка *Helix pomatia* L.: распространение по территории Калининградской области, распределение по биотопам и оценка численности // Вестник Калининградского государственного университета. Серия Экология региона Балтийского моря. 2003. Вып. 1. С. 82–87.
2. Румянцева Е.Г., Дедков В.П. Биология размножения виноградной улитки *Helix pomatia* L. в Калининградской области // *Ruthenica*. 2005. Т. 15, № 2. С. 131–138.
3. Величковский В. Моллюски. Очерк фауны Валуйского уезда Воронежской губернии. Харьков, 1910. Вып. 6. 111 с.
4. Белецкий П. Материалы к познанию фауны моллюсков России. Моллюски кл. *Gastropoda* Харьковской губернии // Труды Харьковского общества испытателей природы. 1918. № 49. С. 31–42.
5. Лихарев И.М., Раммельмейр Е.С. Наземные моллюски фауны СССР // Определители по фауне. М.; Л., 1952. Вып. 43. 512 с.
6. Jarvinen O., Sisula H., Varvio-Aho S.-L., Salminen P. Genetic variation in isolated marginal populations of the Roman snail *Helix pomatia* L. // *Hereditas*. 1976. Vol. 82. P. 101–110.
7. Dees L.T. Edible land snails in the United States / U.S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife. Resource Publication 91. 1970. 8 p.
8. Снегин Э.А. Анализ жизнеспособности популяций особо охраняемых видов на примере *Helix pomatia* L. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 2. С. 91–96.
9. Артемчук О.Ю., Снегин Э.А. Морфогенетический анализ популяций *Helix pomatia* L. в условиях лесостепи Среднерусской возвышенности // Структурные и функциональные изменения в популяциях и сообществах на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки: материалы XII научно-практической экологической конференции / под ред. А.В. Присного. Белгород: ИД «Белгород», 2012. С. 12–13.
10. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR) – anchored polymerase chain reaction amplification // *Genomics*. 1994. Vol. 20, № 2. P. 176–181.
11. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University, Canberra, Australia. 2001. URL: <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx>
12. Yeh F.C., Yang R., Boyle T.J., Ye Z., Xiyang J.M. POPGENE 32, Microsoft Window-based Freeware for Population Genetic Analysis, Version 1.32; Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta: Edmonton, Canada. 2000. URL: [http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene\\_download.html](http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene_download.html)
13. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*. 2011. URL: <http://www.kumarlab.net/publications>

14. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М. : Мир, 1968. 398 с.
15. Снегин Э.А. Оценка состояния популяционных генофондов наземных моллюсков в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов на примере *Bradybaena fruticum* Müll (Gastropoda, Pulmonata) // Экологическая генетика. 2010. Т. VIII, № 2. С. 45–55.
16. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89. P. 583–590.
17. Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam, 1975. 278 p.
18. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / под ред. Ю.П. Алтухова. М. : Наука, 2004. 619 с.
19. Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. 1992. № 131. P. 479–491.
20. Wright S. Random drift and shifting balance theory of evolution // Mathematical Topics in Population Genetics. Berlin: Springer Verlag, 1970. P. 1–31.

Поступила в редакцию 06.05.2014 г.; повторно 9.07.2014 г.;  
принята 25.07.2014 г.

#### Авторский коллектив:

**Снегин Эдуард Анатольевич** – д-р биол. наук, доцент, зав. кафедрой биоценологии и экологической генетики биолого-химического факультета Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).  
E-mail: [snegin@bsu.edu.ru](mailto:snegin@bsu.edu.ru)

**Артемчук Олеся Юрьевна** – аспирант кафедры биоценологии и экологической генетики биолого-химического факультета Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия). E-mail: [ris-med@yandex.ru](mailto:ris-med@yandex.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 130–141*

**Eduard A. Snegin, Olesia Y. Artemchuk**

*Department of Biocenology and Ecological Genetics, Faculty of Biology and Chemistry,  
Belgorod State National Research University, Belgorod, Russian Federation.*  
E-mail: [snegin@bsu.edu.ru](mailto:snegin@bsu.edu.ru)

#### **Study of the population gene pool of the Roman snail (*Helix pomatia* L.) in urban areas using ISSR-DNA markers**

This work is devoted to the study of population structure of *Helix pomatia* Linnaeus, 1758, which is one of the biggest land snails in Europe.

Our objective was to assess the state of five adventitious populations gene pools of this species (248 individuals) living in urbanized areas of the southeastern part of the present areas, basing on the polymerase chain reaction using ISSR DNA markers.

We conducted the studies in Belgorod and its surroundings (Russia), as well as in the cities of Kharkov, Kiev and Zhitomir (Ukraine). The analysis was made using primers *UBS827* (5'-(AC)<sub>8</sub>G-3') and *SASI* (5'-(GTG)<sub>4</sub>GC-3'). Amplification was performed in a thermal cycler and MJ Mini MyCycler (*Bio-Rad, USA*). We found 30 loci of this species (interval from 3 kbp to 200 bp.). The monomorphic and polymorphic amplicons were identified. The degree of genetic variability of populations was determined. According to our study, in most groups quite a high level of heterozygosity was

observed ( $H_e=0,273\pm 0,150$ ). However, in one of the groups we noted an increase in the proportion of monomorphic loci, caused, probably, by anthropogenic influence. We also established that, despite the strong isolation of the adventitious populations, the degree of genetic differentiation between them was low. According to the model M. Nei (1975) index  $G_{st} = 0.166$ ,  $N_m = 2.519$ , the analysis of molecular variance (AMOVA) also showed greater similarity between populations of *H. pomatia*:  $\Phi_{st} = 0.210$ , and the average gene flow  $N_m = 4.1$ , individual per generation.

The obtained data showed a high genetic variability of the studied groups *H. pomatia* and demonstrate a certain similarity of natural selection vectors in snail populations in urban areas, which is likely to cause certain similar reactions of population gene pools. Nevertheless, anthropogenic impact can reduce genetic diversity in adventitious populations, which can, eventually, lead to the extinction of these groups.

*The article contains 3 figures, 5 tables, 20 ref.*

**Keywords:** PCR; terrestrial mollusks; population gene pool; the urbanized landscape.

### References

1. Starodubceva EG, Dedkov VP. Vinogradnaya ulyitka *Helix pomatia* L. rasprostranenie po territorii Kaliningradskoy oblasti, raspredelenie po biotopam i otsenka chislennosti [The snail *Helix pomatia* L. distribution on the territory of Kaliningrad oblast, spreading and abundance estimation of habitats]. *Vestnik Kaliningradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seria Ecologia regiona Baltiiskogo moria*. 2003;1:82-87. In Russian
2. Roumyantseva EG, Dedkov VP. Reproductive properties of the Roman snail *Helix pomatia* L. in Kaliningrad oblast. *Ruthenica*. 2005;15(2):131-138. In Russian
3. Velichkovski V. Molluski. Ocherk fawni Valuyskogo ujezda Voronezhskoy gubernii [Mollusks. Fauna characteristics of Valuisky county, Voronezh province]. Kharkov. 1910; Vol. 6. 111 p. In Russian
4. Beleckii P. Materialy k poznaniyu fawni molluskov Rossii. Molluski kl. Gastropoda Kharkovskoi gubernii [Materials to the knowledge of the mollusks fauna of Russia. Mollusks *Gastropoda* of Kharkov province]. *Proceedings of Kharkov Society of Naturalists*. Kharkov. 1918;49:31-42. In Russian
5. Liharev IM, Rammelmeyr ES. Nazemnie molluski fauni SSSR [Terrestrial mollusks of the USSR fauna]. Keys to the fauna. Moscow-Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR; 1952. Vol. 43. 512 p. In Russian
6. Jarvinen O, Sisula H, Varvio-Aho S.-L, Salminen P. Genetic variation in isolated marginal populations of the Roman snail *Helix pomatia* L. *Hereditas*. 1976;82:101-110.
7. Dees LT. Edible land snails in the United States. *U.S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife, Resource Publication*. 1970;91:8.
8. Snegin EA. The analysis of viability of the populations of specially protected species by the example of *Helix pomatia* L. (*Mollusca, Gastropoda, Pulmonata*). *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiy*. 2010;2:91-96. In Russian
9. Artemchuk OY, Snegin EA. Morfogenetichesky analiz populyatsy *Helix pomatia* L. v usloviyah lesostepi Srednerusskoy vozvysheynosti [Morphogenetic analysis of populations of *Helix pomatia* L. in forest-steppe of Mid-Russian Upland]. *Strukturnyye and funktsionalnyye izmeneniya v populyatsiyah and soobshchestvakh na territoriyah s raznim urovnem antropogennoy nagruzki. Materialy XII nauchno-prakticheskoy ekologicheskoy konferentsii* [Structural and functional changes in populations and communities in areas with different levels of anthropogenic stress. Proc. of the XII scientific and practical environmental conference]. Prysniy AV, editor. Belgorod: "Belgorod" Publishing House; 2012. p. 12-13. In Russian

10. Zietkiewicz E, Rafalski A, Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR) – anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*. 1994;20(2):176-181.
11. Peakall R, Smouse PE. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University, Canberra, Australia. 2001. [Electronic resource]. Available at: <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/> (accessed 10.03.2014).
12. Yeh FC, Yang R, Boyle TJ, Ye Z, Xiyang J.M. POPGENE 32, Microsoft Window-based Freeware for Population Genetic Analysis, Version 1.32; Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta: Edmonton, Canada. 2000. [Electronic resource]. Available at: [http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene\\_download.html](http://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene_download.html) (accessed 15.03.2014).
13. Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*. 2011. [Electronic resource]. Available at: <http://www.kumarlab.net/publications> (accessed 29.02.2014).
14. Mayr E. Zoologicheskoye vid i evolyutsiya [Animal species and evolution]. Moscow: Mir Publishing House; 1968. 398 p. In Russian
15. Snegin EA. Assessment of the state of population gene pools of terrestrial mollusks in conditions of influence of ore dressing combines from the example *Bradybaena fruticum* Mull. (Gastropoda, Pullmonata). *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2011;1(5):379-389. doi: [10.1134/S2079059711050133](https://doi.org/10.1134/S2079059711050133)
16. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 1978;89:583-590.
17. Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: North-Holland; 1975. 278 p.
18. Dinamika populacionnih genofondov pri antropogennih vozdeistviyah [Population dynamics of gene pools under anthropogenic impacts]. Altuhov YP, editor. Moscow: Nauka Publishing House; 2004. 619 p. In Russian
19. Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*. 1992;131:479-491.
20. Wright S. Random drift and shifting balance theory of evolution. *Mathematical Topics in Population Genetics*. 1970;1:1-31. doi: [10.1007/978-3-642-46244-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-46244-3_1)

Received 6 May 2014;

Revised 9 July 2014;

Accepted 25 July, 2014

Snegin EA, Artemchuk OY. Study of the population gene pool of the Roman snail (*Helix pomatia* L.) in urban areas using ISSR-DNA markers. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):130-141. In Russian, English summary.

# ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

**Ю.В. Иванов<sup>1</sup>, А.И. Иванова<sup>1</sup>, А.В. Карташов<sup>1</sup>,  
А.Д. Федулова<sup>2</sup>, Ю.В. Савочкин<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва, Россия

<sup>2</sup>Российский государственный аграрный университет –  
МСХА имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия

## **Минеральное питание сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия цинка**

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 12-04-01715-а).

*Изучено воздействие цинка в диапазоне 1,26–300 мкМ ZnSO<sub>4</sub> на рост сеянцев сосны обыкновенной в условиях водной культуры и содержание в их органах важнейших элементов минерального питания (калий, кальций, магний, фосфор, цинк, железо, марганец). Показана высокая чувствительность сосны на данном этапе онтогенеза к токсическому действию цинка, проявляющаяся в значительном угнетении роста даже при минимальной экспериментальной концентрации (50 мкМ ZnSO<sub>4</sub>). Преимущественное накопление цинка в корневой системе характеризует сеянцы сосны обыкновенной как исключения данного металла. Обнаружены серьезные нарушения минерального питания сеянцев, связанные со снижением поглощения элементов корневой системой и их транслокацией в надземные органы. Наиболее выраженным последствием токсического действия цинка для минерального питания растений явился острый дефицит марганца, содержание которого снижалось в 3,5 раза в корневой системе и хвое сеянцев сосны при воздействии 300 мкМ ZnSO<sub>4</sub>. Выявлены органоспецифические различия в содержании исследуемых элементов минерального питания при действии цинка в повышенных концентрациях. Нарушение баланса магния, марганца и железа могло быть одной из причин наблюдаемого снижения содержания хлорофиллов *a* и *b* в ассимилирующих органах сеянцев.*

**Ключевые слова:** тяжелые металлы; дефицит элементов минерального питания; поглощение и транслокация; фотосинтетические пигменты.

### **Введение**

Стремительный рост объемов поступления цинка в окружающую среду делает его одним из наиболее опасных поллютантов. Вследствие интенсивного загрязнения этим металлом сельскохозяйственных земель и лесных угодий снижается биологическая продуктивность и устойчивость растений, произрастающих на данных территориях [1]. Под влиянием цинка в избы-

точных концентрациях у большинства видов растений замедляются рост и развитие, снижаются темпы накопления биомассы, сопровождающиеся хлорозом ассимилирующих органов вследствие нарушения поглощения, транспорта и утилизации необходимых химических элементов [2].

Высокая лесистость территории Российской Федерации, преобладание видов хвойных растений и их длительный онтогенез определяют стратегическую важность изучения физиолого-биохимических механизмов ответа хвойных растений на рост содержания в окружающей среде тяжелых металлов. Сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) – типичного представителя хвойных лесов России – являются удобным объектом для изучения механизмов адаптации хвойных древесных растений к действию цинка ввиду высокой чувствительности по сравнению с большинством цветковых растений [3].

Целью данного исследования является установление характера и механизмов воздействия цинка в токсических концентрациях на содержание отдельных микро- и макроэлементов в органах и на минеральное питание сеянцев в целом.

### Материалы и методики исследования

Семена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), предоставленные Учебно-опытным лесхозом Брянской государственной инженерно-технологической академии, проращивали в растворах  $ZnSO_4$  (концентрации 1,26 (контроль), 50, 150 и 300 мкМ) на дистиллированной воде. После сброса семенной кожуры и развертывания семядолей сеянцы переносили на питательную среду следующего ионного состава:  $NH_4^+$  – 2,0 мМ;  $K^+$  – 1,5 мМ;  $Ca^{2+}$  – 1,0 мМ;  $Mg^{2+}$  – 0,5 мМ;  $Na^+$  – 0,21 мМ;  $Fe^{2+}$  – 9,5 мкМ;  $Mn^{2+}$  – 5 мкМ;  $Zn^{2+}$  – 1,26 мкМ;  $Cu^{2+}$  – 0,32 мкМ;  $Co^{2+}$  – 0,02 мкМ;  $NO_3^-$  – 2,0 мМ;  $Cl^-$  – 2,0 мМ;  $PO_4^{3-}$  – 1,5 мМ;  $SO_4^{2-}$  – 0,616 мМ;  $BO_3^{3-}$  – 55 мкМ; ЭДТА<sup>4-</sup> – 9,5 мкМ;  $I^-$  – 1,0 мкМ;  $MoO_4^{2-}$  – 0,1 мкМ, pH = 4,5 [4] с соответствующими концентрациями цинка. Проращивание семян и выращивание сеянцев осуществляли в климатической камере при 16-часовом световом периоде при освещении светом от люминесцентных ламп OSRAM L36W/765 ( $150 \pm 30 \mu E/m^2 \cdot c^{-1}$ ) в течение 6 недель [5, 6].

Оценку темпов накопления биомассы сеянцами проводили гравиметрическим методом. Для определения сухой массы и содержания воды в органах сеянцев их высушивали до постоянной массы [3].

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллы *a* и *b*) в ассимилирующих органах сеянцев определяли на спектрофотометре «Genesys 10UV» («Thermo Electron Corporation», США) в соответствии с ранее описанной процедурой [3, 7].

Содержание ионов цинка, калия, кальция, магния, марганца и железа в органах сеянцев определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре

«Формула ФМ400» («Лабист», Россия) после минерализации в растворах концентрированных азотной и хлорной кислот [3].

Содержание фосфора в органах семян определяли спектрофотометрически по содержанию фосфатов в минерализованных образцах методом, основанном на восстановлении аскорбиновой кислотой фосфорномолибденового комплекса с образованием продукта с максимумом оптического поглощения при 825 нм [8]. К 0,5 мл разбавленного образца добавляли раствор молибдата аммония в серной кислоте, после тщательного перемешивания добавляли водный раствор аскорбиновой кислоты. Полученная реакционная смесь объемом 2,0 мл содержала: 100 мМ  $\text{H}_2\text{SO}_4$ , 0,85 мМ  $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ , 43 мМ аскорбиновую кислоту. После развития окраски в течение 1 ч проводили измерение оптической плотности.

Значения коэффициентов биологического поглощения (отношение содержания элемента в корневой системе семян к содержанию его в питательном растворе) и коэффициентов транслокации (отношение содержания элемента в надземных органах к содержанию в корневой системе) исследованных химических элементов минерального питания выражали в расчете на сырую массу органов семян.

Статистическую обработку результатов выполняли в программе Microsoft Excel 2007. Из каждой выборки исключали значения параметров, выходящие за рамки  $\pm 3\sigma$ . Итоговые значения, представленные в таблицах и на рисунках, являются средней арифметической величиной  $\pm$  основная ошибка средней арифметической величины. Оценку существенности различий средних величин проводили с использованием t-критерия Стьюдента, корреляционный анализ – на основании всех имеющихся экспериментальных данных, за исключением отклоняющихся, оценку коэффициентов корреляции – в соответствии со шкалой Чеддока.

### Результаты исследования и обсуждение

Хроническое действие цинка во всем диапазоне исследованных концентраций приводило к значительному снижению темпов накопления массы сеянцами сосны по сравнению с контрольной группой растений ( $r = -0,90$ ,  $p < 0,001$ ): на 18,5% при 50 мкМ и на 66,1% при 300 мкМ  $\text{ZnSO}_4$ . Анализ изменений сухой массы органов семян выявил отрицательные корреляции с испытанными концентрациями цинка ( $p < 0,001$ ): корневая система ( $r = -0,88$ ), гипокотили ( $r = -0,78$ ), семядоли ( $r = -0,49$ ), хвоя ( $r = -0,92$ ), свидетельствующие о значительном подавлении развития всех органов семян. Однако ингибирование развития корневой системы и хвои семян было более выраженным в сравнении с гипокотильями и семядолями (рис. 1). Воздействие 50 мкМ  $\text{ZnSO}_4$  приводило к снижению (при  $p < 0,001$ ) прироста массы корневой системы на 30,2%, хвои – на 19,3% по сравнению с контролем, а 300 мкМ  $\text{Zn}^{2+}$  – на 77,3 и 74,6%, соответственно. В результате вклад гипокотилей и семядолей в общую биомассу семян, выращенных в при-

сутствии 150 и 300 мкМ цинка, увеличивался по сравнению с контролем соответственно на 66,9 и 107,5%.

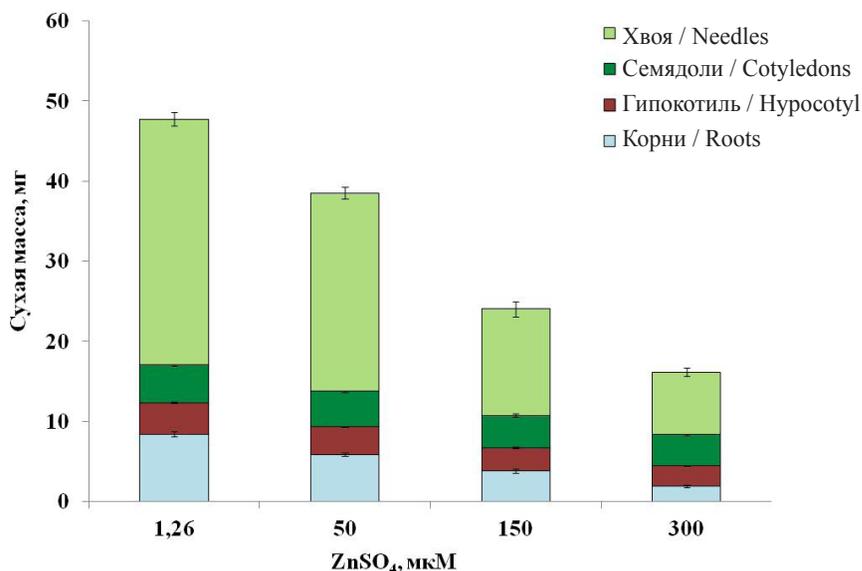


Рис. 1. Сухая масса органов сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия цинка /

Fig. 1. Dry weight of Scots pine seedlings organs under the chronic effect of zinc ions

Вследствие подобного характера изменения масс органов сеянцев использование соотношения массы надземных и подземных органов для характеристики токсического воздействия цинка на сеянцы сосны представляется нам не совсем корректным. Несмотря на наличие высокой корреляции ( $r = 0,80$ ,  $p < 0,001$ ) данного соотношения с использованными концентрациями цинка, максимальное его увеличение составляло 64,9% при 300 мкМ и лишь 14,8 и 12,7% соответственно – при 50 и 150 мкМ ZnSO<sub>4</sub>, несмотря на сильное ингибирование роста корневой системы и хвои сеянцев при этих концентрациях (рис. 1).

В ранее проведенных исследованиях воздействие 150 мкМ ZnSO<sub>4</sub> в питательном растворе с реакцией среды, близкой к нейтральной ( $pH = 6,6$ ), ингибировало накопление массы сеянцами на 21% по сравнению с контролем [3], а в данном эксперименте ( $pH = 4,5$ ), при прочих идентичных параметрах, – на 49,5% (см. рис. 1). Столь значительное подавление развития сеянцев сосны при воздействии повышенных концентраций цинка, наблюдаемое в настоящем эксперименте, свидетельствует об усилении токсического эффекта цинка в кислой среде [4]. В то же время минеральный состав и pH питательной среды, используемой в

настоящем эксперименте, более предпочтительны для выращивания сеянцев сосны, так как масса контрольной группы сеянцев в два раза превышала массу растений, полученных в предыдущих экспериментах [3], и лишь на 16,4% уступала массе однолетних сеянцев, выращенных в открытом грунте [9].

Снижение темпов роста сеянцев сосны при действии цинка, регистрируемое по уменьшению прироста сухой массы, могло быть обусловлено непосредственным токсическим действием цинка на макромолекулы и нарушением водно-ионного гомеостаза. Анализ содержания воды в органах сеянцев (табл. 1) выявил отрицательные (за исключением гипокотилей) корреляции с концентрациями цинка в питательном растворе (при  $p < 0,001$ ): корневая система ( $r = -0,85$ ), гипокотили ( $r = 0,43$ ), семядоли ( $r = -0,41$ ), хвоя ( $r = -0,52$ ). Максимальное снижение содержания воды отмечалось в семядолях во всем диапазоне концентраций цинка в среднем на 2,6% по сравнению с контролем. Только при воздействии 300 мкМ  $ZnSO_4$  регистрировалось значимое ( $p < 0,001$ ) снижение содержания воды в корневой системе (на 3,6%) и хвое сеянцев (на 1,5%) в сравнении с соответствующими контрольными значениями.

Таблица 1 / Table 1

**Содержание воды (%) в органах сеянцев сосны в условиях  
хронического действия цинка /  
Water content (%) in organs of Scots pine seedlings  
under the chronic effect of zinc ions**

Орган сеянца / Seedling's organ	$ZnSO_4$ , мкМ / $ZnSO_4$ , uM			
	1,26	50	150	300
Корневая система / Root system	91,47 ± 0,08	91,31 ± 0,12	90,18 ± 0,31	88,20 ± 0,34
Гипокотиль / Hypocotyl	71,49 ± 0,48	72,15 ± 0,39	72,27 ± 1,08	74,32 ± 0,50
Семядоли / Cotyledons	77,38 ± 0,33	75,74 ± 0,43	75,53 ± 0,41	74,89 ± 0,42
Хвоя / Needles	81,39 ± 0,10	80,71 ± 0,14	80,53 ± 0,22	80,20 ± 0,21

Наблюдаемое снижение содержания воды в органах сеянцев могло происходить как вследствие нарушения поглощения воды корнем, изменения структуры проводящих тканей, так и за счет миниатюризации клеток, увеличения общего объема клеточных стенок и их лигнификации [10].

Анализ содержания цинка в контрольной группе сеянцев свидетельствует о достаточной обеспеченности им растения и преимущественном накоплении в корневой системе и семядолях (табл. 2). В пользу данного утверждения свидетельствуют данные элементного анализа хвои взрослых растений сосны обыкновенной в естественных условиях произрастания. В частности,

в хвое текущего года накапливалось  $0,49 \pm 0,03$  мкмоль цинка/г сухой массы, а в однолетней и многолетней хвое –  $0,63 \pm 0,07$  мкмоль/г сухой массы [11].

Увеличение концентрации цинка в питательном растворе сопровождалось практически пропорциональным ростом его содержания в осевых органах сеянцев (при  $p < 0,001$ ): корневая система ( $r = 0,92$ ), гипокотиль ( $r = 0,96$ ), а также и каскадным ростом ( $p < 0,001$ ) в ассимилирующих органах: семядоли ( $r = 0,61$ ), хвоя ( $r = 0,83$ ). Воздействие  $50 \text{ мкМ ZnSO}_4$  приводило к увеличению содержания цинка в корневой системе в 13,8, а в гипокотильях – в 3,6 раз по сравнению с контролем, а  $300 \text{ мкМ ZnSO}_4$  – в 35,0 и 23,4 раз соответственно.

Таблица 2 / Table 2

Содержание элементов минерального питания в органах сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия цинка /  
Content of mineral elements in organs of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions

ZnSO <sub>4</sub> , мкМ / ZnSO <sub>4</sub> , μM	Содержание элемента, мкмоль/г сухой массы / Element content, umole/g of dry weight						
	Zn	P	K	Mg	Ca	Mn	Fe
Корневая система / Root system							
1,26	1,70±0,09	81,7±1,5	830,0±17,3	55,4±0,8	21,0±0,9	3,10±0,22	27,7±1,6
50	23,39±1,32	77,0±2,4	755,0±19,4	43,5±0,8	15,8±1,1	1,44±0,08	34,1±1,9
150	44,38±4,55	73,2±7,3	561,7±60,0	37,0±3,4	15,6±2,9	0,96±0,05	35,0±5,7
300	59,51±1,85	71,3±3,8	570,5±18,6	42,1±1,1	17,5±1,5	0,88±0,05	33,6±2,1
Гипокотиль / Hypocotyl							
1,26	0,82±0,06	29,5±1,7	210,6±6,0	62,2±1,6	20,4±1,9	1,02±0,07	2,75±0,61
50	2,92±0,14	28,9±1,3	205,6±3,0	52,6±1,5	17,9±0,8	0,82±0,03	4,19±1,06
150	9,57±0,58	26,1±1,5	193,4±2,6	48,1±1,5	13,9±2,6	1,02±0,07	7,55±2,96
300	19,22±1,03	37,5±0,9	227,5±14,0	50,4±1,6	10,0±0,5	1,08±0,05	4,60±1,10
Семядоли / Cotyledons							
1,26	1,94±0,24	37,7±1,5	378,7±19,3	137,1±3,6	35,0±2,4	8,19±0,30	5,88±0,93
50	7,19±0,67	38,4±1,8	229,8±6,7	145,3±4,0	26,8±2,8	5,61±0,43	6,82±2,16
150	5,92±0,83	42,6±2,0	319,0±48,0	145,7±7,0	20,5±1,4	5,43±0,18	4,63±1,86
300	8,23±0,85	51,2±3,1	234,4±6,1	154,6±2,5	11,8±0,7	5,36±0,18	5,83±1,26
Хвоя / Needles							
1,26	0,49±0,03	26,9±0,8	480,7±8,9	78,5±1,5	25,8±0,5	4,16±0,12	4,21±0,63
50	1,50±0,13	22,2±1,3	557,3±11,7	62,0±0,9	27,1±0,8	3,02±0,10	7,27±1,14
150	3,92±0,40	26,9±3,2	446,1±50,6	53,4±4,4	21,7±2,0	2,33±0,14	5,71±1,38
300	3,91±0,31	21,5±2,5	445,7±34,7	51,5±3,7	20,1±1,6	1,20±0,10	4,99±2,26

Рост содержания цинка в корневой системе происходил на фоне снижения интенсивности его поглощения из питательного раствора, о чем свидетельствовало падение коэффициента биологического поглощения в 5,0 раз: от 0,115 в контроле до 0,023 при  $300 \text{ мкМ ZnSO}_4$ . Накопление цинка в семядолях сеянцев не имело концентрационной зависимости, так как в диапазоне  $50\text{--}300 \text{ мкМ ZnSO}_4$  увеличивалось в среднем в 3,7 раза. Аналогичная закономерность в накоплении цинка была отмечена и для хвои сеянцев, но в диапазоне  $150\text{--}300 \text{ мкМ ZnSO}_4$ , когда содержание цинка увеличивалось в

8,0 раз по сравнению с контролем (табл. 2). Ограниченное поступление цинка в ассимилирующие органы подтверждалось снижением коэффициентов его транслокации в семядоли (до 10,5 раз) и в хвою (до 5,7 раз) по сравнению с контролем, что позволяет отнести сосну обыкновенную к группе растений – исключателей цинка.

Анализ элементного состава корневой системы сеянцев сосны контрольной группы свидетельствует о максимальном содержании в ней калия (см. табл. 2), коэффициент биологического поглощения которого из питательного раствора составлял 47,1%. В целом минимальные значения коэффициентов биологического поглощения были характерны для макроэлементов: магний – 9,45%, фосфор – 4,64%, кальций – 1,79%, а максимальные – для микроэлементов: марганец – 53,0%, цинк – 115,2%, железо – 248,3%, что свидетельствует о высокой эффективности функционирования механизмов их поглощения. Отметим, что содержание калия в корневой системе (табл. 2) в 4,3 раза превышало его содержание в корневой системе однолетних сеянцев, выращенных в открытом грунте, в то время как содержание фосфора находилось на сопоставимом уровне [9].

Хроническое воздействие цинка даже в минимальной концентрации (50 мкМ) приводило к существенным нарушениям баланса элементов минерального питания в корневой системе сеянцев. В частности, отмечалось меньшее (при  $p < 0,001$ ) содержание: калия – на 9,0%, фосфора – на 5,8% ( $p > 0,05$ ), кальция – на 24,9%, магния – на 21,5% и марганца – на 53,6%. При этом содержание железа в корневой системе сеянцев превышало контрольные значения на 23,1% ( $p < 0,01$ ) по сравнению с контрольной группой растений (см. табл. 2). Корреляционным анализом выявляется заметная (при  $p < 0,001$ ) связь содержания в корневой системе калия ( $r = -0,67$ ), магния ( $r = -0,55$ ) и марганца ( $r = -0,57$ ) с ростом концентрации цинка в питательном растворе. Однако только содержание марганца снижалось во всем диапазоне испытанных концентраций цинка с минимумом (в 3,5 раз ниже контроля) при 300 мкМ  $ZnSO_4$ , в то время как минимальное содержание калия (на 32,4%) и магния (на 33,2%) отмечалось при воздействии 150 мкМ  $ZnSO_4$ . На этом фоне достоверной корреляционной связи между концентрацией цинка в питательном растворе и содержанием фосфора ( $r = -0,25$ ) и кальция ( $r = -0,20$ ) в корневой системе сеянцев не обнаруживалось, поскольку во всех вариантах опыта фосфора накапливалось в среднем на 9,6%, а кальция – на 22,5% меньше, чем в контроле. Примечательно, что на фоне снижения содержания всех исследованных элементов минерального питания содержание железа в корневой системе сеянцев увеличивалось в среднем на 23,7%, независимо от концентрации цинка в питательном растворе ( $r = 0,30$ ,  $p < 0,05$ ; см. табл. 2).

Наблюдаемое снижение содержания исследованных элементов минерального питания в корневой системе, за исключением железа, могло быть обусловлено как падением поглощения элемента из питательной среды, так

и расходом его на отток в надземные органы. Расчет коэффициентов биологического поглощения элементов свидетельствует о сильном снижении коэффициента поглощения марганца – в среднем на 59,1%, что сопоставимо со средним снижением его содержания в корневой системе на 64,7% (табл. 2). Однако на фоне значительного снижения содержания в корневой системе магния (в среднем на 26,3%), калия (в среднем на 24,2%) и кальция (в среднем на 22,5%) снижение коэффициентов их биологического поглощения составляло в среднем: 12,7, 11,3 и 7,6% соответственно. Напротив, снижение содержания фосфора в корневой системе происходило на фоне увеличения его коэффициента биологического поглощения – в среднем на 6,7%, а увеличение содержания железа (в среднем на 23,7%) было связано с увеличением его коэффициента биологического поглощения на 46,7%.

В гипокотылях семян, депонирующих наибольшее количество поступающего в надземные органы цинка, характер изменений в содержании исследованных элементов минерального питания значительно отличался от корневой системы. В частности, практически неизменным оставался уровень калия ( $r = 0,26$ ,  $p > 0,05$ ) и марганца ( $r = 0,21$ ,  $p > 0,05$ ), при воздействии 300 мкМ  $ZnSO_4$  на 27,3% увеличивалось содержание фосфора ( $r = 0,57$ ,  $p < 0,001$ ), а содержание кальция снижалось во всем диапазоне концентраций цинка ( $r = -0,68$ ,  $p < 0,001$ ). Аналогично корневой системе снижалось содержание магния ( $r = -0,53$ ,  $p < 0,001$ ) и увеличивалось содержание железа ( $r = 0,16$ ,  $p > 0,05$ ) (табл. 2).

Поддержание стабильного уровня калия в гипокотылях обеспечивалось увеличением его транслокации (в среднем на 6,3%), в то время как транспорт марганца возрастал в среднем на 128,8%. В то же время меньшие значения коэффициентов транслокации кальция и магния (в среднем на 24,1% и 9,6%, соответственно) отмечались на фоне значительного снижения содержания данных элементов в гипокотылях (табл. 2). Таким образом, характер изменений пула исследуемых элементов минерального питания в гипокотылях свидетельствует о преобладании их транспорта в ассимилирующие органы семян над поступлением из корневой системы.

Между семядолями и хвоей семян обнаружены значительные органоспецифические различия как в конститутивном содержании элементов минерального питания, так и в характере изменений их пула в условиях хронического действия цинка. В контрольных условиях хвоя семян характеризовалась меньшим содержанием фосфора на 28,7%, кальция – на 26,3%, магния – на 42,7%, марганца – на 49,2% и железа – на 28,4% по сравнению с семядолями. Только содержание калия в хвое было на 26,9% выше, чем в семядолях (см. табл. 2).

Сопоставление полученных результатов с литературными данными свидетельствует о значительной аккумуляции ряда элементов минерального питания в ассимилирующих органах контрольных растений сосны, выращенных в условиях водной культуры, по сравнению с растениями в естественных условиях обитания. Например, уровень калия в хвое семян, регистрируемый в

нашем эксперименте, в 2,1 раза превышал его содержание в хвое однолетних сеянцев [9] и в 3,4 раза – содержание в хвое текущего года взрослых растений сосны [11]. Кроме того, нами отмечалось более высокое содержание железа (в 10,8 раз) и магния (в 2,0 раза) в хвое сеянцев по сравнению с их содержанием в хвое взрослых растений. Вместе с тем по содержанию кальция и фосфора в хвое сеянцы уступали взрослым растениям в 1,5 и 1,8 раз соответственно [11].

Наиболее яркий эффект токсического действия цинка в ассимилирующих органах сеянцев проявлялся в значительном снижении содержания в них марганца. Уже при воздействии 50 мкМ  $ZnSO_4$  содержание марганца снижалось (при  $p < 0,001$ ) на 31,5% в семядолях и на 27,4% в хвое в сравнении с контролем. При более высоких концентрациях цинка в питательном растворе в хвое сеянцев развивался острый дефицит марганца, содержание которого при 300 мкМ  $ZnSO_4$  снижалось в 3,5 раза по сравнению с контролем ( $r = -0,80$ ,  $p < 0,001$ ). Однако в семядолях содержание марганца с ростом концентрации цинка не изменялось ( $r = -0,56$ ,  $p < 0,01$ ), оставаясь на стабильно низком уровне – на 33,3% меньше контрольного (табл. 2). Отметим, что ассимилирующие органы сеянцев характеризовались максимальными коэффициентами транслокации марганца (семядоли – 6,99, хвоя – 2,92), значения которых при действии цинка увеличивались в среднем на 81,0% (семядоли) и 34,4% (хвоя) по сравнению с контролем. Таким образом, развитие дефицита марганца в органах сеянцев сосны в условиях токсического действия цинка было обусловлено исключительно нарушением его усвоения корневой системой из питательного раствора.

Воздействие цинка приводило к снижению содержания кальция и калия как в семядолях, так и хвое сеянцев. Развитие дефицита кальция в семядолях происходило во всем диапазоне концентраций цинка ( $r = -0,83$ ,  $p < 0,001$ ), в то время как в хвое – только при воздействии 150 и 300 мкМ  $ZnSO_4$  ( $r = -0,41$ ,  $p < 0,001$ ). Снижение содержания кальция в семядолях сеянцев (в среднем на 43,7%) происходило на фоне уменьшения коэффициента его транслокации на 28,5%, а пониженное содержание кальция в хвое (в среднем на 19,0%) при воздействии 150 и 300 мкМ цинка было опосредовано уменьшением коэффициента его транслокации на 13,5% (см. табл. 2). Наблюдаемый характер изменения содержания кальция в органах сеянцев сосны при действии цинка свидетельствует о нарушении его поглощения и транспорта в ассимилирующие органы. Возможными причинами этого являются замещение цинком кальция в местах связывания с транспортирующими молекулами (например, с  $Ca^{2+}$ -АТФазами) и ослаблением транспирационного тока в связи с общетоксическим действием цинка [2].

Наиболее сильное снижение содержания калия было характерно для семядолей сеянцев ( $r = -0,50$ ,  $p < 0,01$ ) – в среднем на 31,1% во всем диапазоне концентраций. Содержание калия в хвое снижалось на 7,2% по сравнению с контролем лишь при воздействии 150 и 300 мкМ  $ZnSO_4$ , в то время как при 50 мкМ оно увеличивалось на 15,9% (табл. 2). В результате не обнаруживалось свя-

зи содержания калия в хвое с испытанными концентрациями цинка ( $r = -0,22$ ,  $p < 0,05$ ). Наблюдаемые изменения в содержании калия в ассимилирующих органах происходили на фоне снижения коэффициента его транслокации в семядоли в среднем на 13,5% и увеличении коэффициента транслокации в хвою на 19,6%. Снижение содержания калия в органах семян, на наш взгляд, связано с цитотоксическим действием цинка, замедлением роста клеток растяжением и ослаблением транспирационного тока. Вследствие нехватки калия в растущих клетках хвои происходит его реутилизация из закончивших рост семядолей, что препятствует развитию острого дефицита этого элемента.

Характер изменения содержания фосфора в ассимилирующих органах в условиях токсического действия цинка кардинально различался между семядолями и хвоей семян (см. табл. 2). В то время как в семядолях отмечалось увеличение его содержания во всем диапазоне испытанных концентраций цинка в среднем на 16,6% ( $r = 0,79$ ,  $p < 0,001$ ), его содержание в хвое в среднем снижалось на 12,3% ( $r = -0,19$ ,  $p > 0,05$ ). Анализ коэффициентов транслокации фосфора также свидетельствует об усилении его поступления в семядоли (в среднем на 18,4%) и снижении интенсивности поступления в хвою семян (в среднем на 13,0%). Накопление цинка в семядолях семян происходило интенсивнее, чем в хвое (см. табл. 2), поэтому увеличение содержания фосфора могло быть связано с детоксикацией избытка данного тяжелого металла. Для многих цветковых растений доказана вовлеченность органических фосфатов в детоксикацию цинка в корневой системе за счет образования нерастворимого фитата [12], который может связывать до 85% цинка, поступившего в растение [13]. Вероятно, этот механизм функционирует и у хвойных растений, поскольку они способны к синтезу и аккумуляции фитиновой кислоты в тканях [14].

Магний играет важную роль в метаболизме растений, поскольку входит в активные центры многих макромолекул, тесно связанных с фотосинтезом, биосинтезом белков и нуклеиновых кислот [2, 15]. Его содержание в ассимилирующих органах семян в условиях хронического действия цинка изменялось аналогично содержанию фосфора. Для семядолей семян было характерно увеличение содержания магния (в среднем на 8,3%) ( $r = 0,55$ ,  $p < 0,01$ ), а для хвои – значительное снижение содержания во всем диапазоне концентраций цинка ( $r = -0,64$ ,  $p < 0,001$ ) – в среднем на 29,1% (табл. 2). При конститутивно высоких значениях коэффициентов транслокации магния в семядоли (6,56) и хвою семян (3,09) токсическое действие цинка приводило к увеличению их значений в семядолях в среднем на 36,9% и снижению в хвое в среднем на 12,9%. Таким образом, дефицит магния в хвое, аналогично дефициту марганца, развивался в результате снижения поглощения магния корневой системой семян.

Анализ содержания железа в ассимилирующих органах семян сосны не выявил четкой связи с содержанием цинка в питательном растворе. Снижение содержания железа в семядолях в сравнении с контролем составляло не более 2,1% ( $r = 0,25$ ,  $p > 0,05$ ). В хвое семян, напротив, регистрировалось увеличение его содержания по сравнению с контролем в среднем на 42,3%,

с максимумом при 50 мкМ цинка – на 72,7% ( $r = 0,17$ ,  $p > 0,05$ ) (табл. 2). Подобный характер изменений пула железа в органах сеянцев позволяет утверждать, что его дефицита в условиях токсического действия цинка у сеянцев сосны обыкновенной не наблюдалось.

Содержание железа в органах различных видов растений находится в тесной взаимосвязи с другими микроэлементами, в особенности с марганцем. Соотношение Fe/Mn рассматривается в качестве важного параметра минерального питания растений, поскольку данные элементы взаимосвязаны в метаболизме и, возможно, имеют общие механизмы транспорта. Для большинства видов цветковых растений оптимальное соотношение Fe/Mn находится в пределах 1,5–2,5 [16]. Полученные нами результаты свидетельствуют о значительном преобладании железа над марганцем в корневой системе контрольных растений сосны (8,9), которое значительно возрастало в условиях токсического действия цинка (до 38,2 раз при 300 мкМ ZnSO<sub>4</sub>). В хвое сеянцев также отмечалось увеличение соотношения Fe/Mn от 1,01 в контроле до 4,2 при 300 мкМ ZnSO<sub>4</sub>. Столь сильный сдвиг баланса данных микроэлементов, вероятно, связан с диспропорционированием процессов поглощения и транспорта марганца. В пользу данного предположения свидетельствуют результаты, полученные на других видах растений. В частности, обработка сульфатом цинка растений сахарного тростника (*Saccharum* spp. сорт CoLk 8102) приводила к увеличению содержания марганца в тканях с одновременным снижением содержания железа [17]. В то же время у растений фасоли (*Phaseolus vulgaris* L. сорт Lodi) воздействие цинка сопровождалось снижением содержания марганца в корнях на фоне роста в них содержания железа [18].

Конститутивные и стресс-зависимые различия в содержании магния, марганца и железа в семядолях и хвое сеянцев (см. табл. 2) могли влиять на уровни содержания в них фотосинтетических пигментов, поскольку входят в состав белков фотосистем [2]. Содержание хлорофиллов *a* и *b* в семядолях контрольной группы растений превышало их содержание в хвое в 2,0 и 3,2 раза соответственно. В условиях токсического действия цинка в хвое наблюдалось снижение содержания хлорофиллов по сравнению с контрольной группой сеянцев, но без явной концентрационной зависимости: хлорофилл *a* ( $r = -0,44$ ,  $p < 0,001$ ), хлорофилл *b* ( $r = -0,24$ ,  $p > 0,05$ ). При этом минимальное содержание хлорофилла *a* в хвое отмечалось при воздействии 300 мкМ ZnSO<sub>4</sub> (на 24,0% ниже контрольных значений,  $p < 0,001$ ), а хлорофилла *b* – при 50 мкМ цинка (ниже на 40,4%,  $p < 0,001$ ). Напротив, в семядолях сеянцев минимальное содержание данных пигментов регистрировалось при воздействии 50 мкМ Zn<sup>2+</sup> (при  $p < 0,05$ ): хлорофилл *a* – на 24,1%, хлорофилл *b* – на 40,1% ниже контрольных значений. При более высоких концентрациях цинка в питательном растворе содержание фотосинтетических пигментов в семядолях снижалось менее значимо, а при 300 мкМ ZnSO<sub>4</sub> было сопоставимо с уровнями в контроле (табл. 3). Снижение содержания фотосинтетических пигментов при воздействии цинка также показано для растений фасоли (на 52%) [18] и некоторых сортов тополя (до 96%) [19].

Таблица 3 / Table 3

**Содержание основных фотосинтетических пигментов в ассимилирующих органах сеянцев сосны в условиях хронического действия цинка /  
Content of basic photosynthetic pigments in assimilating organs of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions**

Орган сеянца / Seedling's organ	ZnSO <sub>4</sub> , мкМ / ZnSO <sub>4</sub> , uM			
	1,26	50	150	300
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сухой массы / Chlorophyll <i>a</i> content, mg/g of dry weight				
Семядоли / Cotyledons	4,61±0,41	3,50±0,12	3,75±0,08	4,73±1,31
Хвоя / Needles	2,33±0,08	1,91±0,05	1,89±0,06	1,77±0,11
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сухой массы / Chlorophyll <i>b</i> content, mg/g of dry weight				
Семядоли / Cotyledons	1,87±0,21	1,12±0,04	1,40±0,06	1,86±0,46
Хвоя / Needles	0,57±0,03	0,34±0,01	0,38±0,01	0,44±0,04

Таким образом, в условиях токсического действия цинка нами обнаружено развитие хлороза хвои сеянцев в связи с дефицитом магния и марганца, но не железа (см. табл. 2). При этом изменения в содержании хлорофиллов *a* и *b* в семядолях сеянцев могли быть связаны только с дефицитом марганца, возможно, из-за его замещения цинком в тилакоидных мембранах хлоропластов [2].

### Заключение

Совокупность экспериментальных данных свидетельствует о серьезном нарушении минерального питания сеянцев сосны обыкновенной в условиях токсического действия цинка. Это связано со снижением поглощения элементов корневой системой и непропорциональной их транслокацией в надземные органы. Недосток калия и кальция в органах сеянцев преимущественно был результатом общетоксического действия цинка, связанного со снижением темпов метаболизма и падением транспирационного тока. Прогрессирующий дефицит магния и марганца в отдельных органах сеянцев был следствием ингибирования цинком механизмов активного транспорта данных элементов. Снижение содержания магния в хвое на фоне увеличения в семядолях сеянцев свидетельствует об отсутствии реутилизации, способной восполнить недостаток данного элемента в растущих органах. Значительное увеличение содержания цинка в семядолях сеянцев приводило к вынужденному увеличению пула фосфора, вероятно, в форме фитата, необходимого для детоксикации тяжелого металла.

Хроническое действие ZnSO<sub>4</sub> было причиной наблюдаемого дисбаланса некоторых микроэлементов, который выражался в дефиците марганца и увеличении содержания железа. При этом возрастала вероятность проявления токсических свойств железа в связи с переходом в закисную форму при недостатке марганца, что могло усиливать токсический эффект цинка.

Токсическое действие цинка в совокупности с нарушением минерального питания приводило к снижению синтеза фотосинтетических пигментов, замедлению метаболизма и, следовательно, к падению скорости роста и развития растений.

### Литература

1. Nagajyoti P.C., Lee K.D., Sreekanth T.V.M. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review // Environ. Chem. Lett. 2010. Vol. 8. P. 199–216.
2. Marschner H. Marschner's mineral nutrition of higher plants, Third Edition (Vol. 89) / ed. Petra Marschner. London : Academic Press, 2012. 651 p.
3. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В. Сосна обыкновенная как модельный объект для изучения механизмов адаптации хвойных к действию тяжелых металлов. 1 Изменение морфометрических и физиологических параметров при развитии семян сосны в условиях хронического действия цинка // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 5. С. 728–736.
4. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В. Влияние минерального состава и pH питательной среды на устойчивость сосны обыкновенной к токсическому действию ионов цинка // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 2. С. 257–267.
5. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В. Влияние длины светового дня на устойчивость семян сосны обыкновенной к токсическому действию цинка // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2012. № 1(84). С. 99–104.
6. Карташов А.В., Паиковский П.П., Иванов Ю.В., Иванова А.И., Савочкин Ю.В. Морфогенез ассимилирующих органов семян сосны обыкновенной и ели европейской при действии красного и синего света // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 1 (25). С. 167–182.
7. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
8. Федоров А.А., Черняховская Ф.В., Вернидуб А.С., Ананьевская М.П., Замараев В.П. Аналитическая химия фосфора. М. : Наука, 1974. 220 с.
9. Холонцева Е.С., Чернобровкина Н.П. Влияние азота, бора и люпина узколистного на рост и минеральное питание семян сосны обыкновенной // Лесоведение. 2009. № 1. С. 25–32.
10. Barcelo J., Poschenrieder Ch. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review // Journal of Plant Nutrition. 1990. Vol. 13. P. 1–37.
11. Сухарева Т.А., Лукина Н.В. Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове // Экология. 2014. № 2. С. 97–104.
12. van Steveninck R.F.M., Babare A., Fernando D.R., van Steveninck M.E. The binding of zinc, but not cadmium, by phytic acid in roots of crop plants // Plant and Soil. 1994. Vol. 167. P. 157–164.
13. Koppitke P.M., Menzies N.W., de Jonge M.D., McKenna B.A., Donner E., Webb R.I., Paterson D.J., Howard D.L., Ryan C.G., Glover C.J., Scheckel K.G., Lombi E. In situ distribution and speciation of toxic copper, nickel, and zinc in hydrated roots of cowpea // Plant Physiology. 2011. Vol. 156. P. 663–673.
14. Reid D.A., Lott J.N.A., Attree S.M., Fowke L.C. Mineral nutrition in white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) seeds and somatic embryos. I. phosphorus, phytic acid, potassium, magnesium, calcium, iron and zinc // Plant Science. 1999. Vol. 141. P. 11–18.
15. Verbruggen N., Hermans C. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants // Plant Soil. 2013. Vol. 368. P. 87–99.
16. Kabata-Pendias A., Mukherjee A.B. Trace elements from soil to human. Berlin : Springer-Verlag, 2007. 576 p.

17. Jain R., Srivastava S., Solomon S., Shrivastava A.K., Chandra A. Impact of excess zinc on growth parameters, cell division, nutrient accumulation, photosynthetic pigments and oxidative stress of sugarcane (*Saccharum* spp.) // *Acta Physiol. Plant.* 2010. Vol. 32. P. 979–986.
18. Vassilev A., Nikolova A., Koleva L., Lidon F. Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants // *Journal of Phytology.* 2011. Vol. 3(6). P. 58–62.
19. Romeo S., Francini A., Ariani A., Sebastiani L. Phytoremediation of Zn: Identify the diverging resistance, uptake and biomass production behaviours of poplar clones under high zinc stress // *Water Air Soil Pollut.* 2014. Vol. 225. P. 1813.

Поступила в редакцию 14.05.2014 г.; повторно 31.05.2014 г.;  
принята 25.06.2014 г.

#### Авторский коллектив:

**Иванов Юрий Валерьевич** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: [ivanovinfo@mail.ru](mailto:ivanovinfo@mail.ru)

**Иванова Александра Игоревна** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: [aicheremisina@mail.ru](mailto:aicheremisina@mail.ru)

**Карташов Александр Валерьевич** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: [botanius@ya.ru](mailto:botanius@ya.ru)

**Федулова Анастасия Дмитриевна** – магистрант кафедры экологии факультета почвоведения, агрохимии и экологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (г. Москва, Россия). E-mail: [fedulova.91@bk.ru](mailto:fedulova.91@bk.ru)

**Савочкин Юрий Валерьевич** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: [savochkinmail@mail.ru](mailto:savochkinmail@mail.ru)

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 142–157*

\*Yury V. Ivanov<sup>1</sup>, Aleksandra I. Ivanova<sup>1</sup>, Aleksandr V. Kartashov<sup>1</sup>,  
Anastasiya D. Fedulova<sup>2</sup>, Yury V. Savochkin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratory of Physiological and Molecular Mechanisms of Adaptation, Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

\*E-mail: [ivanovinfo@mail.ru](mailto:ivanovinfo@mail.ru)

<sup>2</sup>The Faculty of Agricultural Chemistry and Soil Science, Russian Timiryazev State Agrarian University, Moscow, Russian Federation

#### Mineral nutrition of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions

Seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) are a convenient model object for studying the mechanisms of conifers adaptation to dangerous pollutant action such as zinc. The aim of this study was to determine the nature and mechanisms of toxic zinc action on the individual macro- and micronutrients content and on the mineral nutrition of seedlings integrally. We grew pine seedlings in hydroponic for six weeks with different concentrations of zinc sulfate (1.26 (control), 50, 150 and 300  $\mu$ M). We determined nutrients content by atomic absorption spectrophotometry.

Zinc chronic action resulted in a significant reduction in the rate of mass accumulation of pine seedlings as compared to the control: on 66.1% with 300  $\mu\text{M}$   $\text{ZnSO}_4$ . Increasing the zinc concentration in the nutrient solution was accompanied by a scale-up increasing zinc contents in the seedlings axial organs: up to 35.0 times in the roots at 300  $\mu\text{M}$   $\text{ZnSO}_4$  and up to 23.4 times in hypocotyls, compared to the control. The zinc content in the seedlings cotyledons and needles was not of the concentration dependence, increasing, in average, in 3.7 times (cotyledons) and 8.0 times (needles). Limited intake of zinc in assimilating organs of Scots pine seedlings can be attributed to zinc excluders. The experimental data indicate a serious breach of mineral nutrition of Scots pine seedlings in the conditions of zinc action, which is associated with a decrease in nutrients absorption by root system and their disproportional translocation into the aerial organs. Deficiency of potassium and calcium in the seedlings organs was mainly caused by general zinc toxicity, associated with decreased metabolic processes and transpiration rate. Strengthening of magnesium and manganese deficiency in the seedlings organs was a consequence of the inhibition by zinc of active transport of these elements. Decreasing of magnesium content in the needles, with an increase in the cotyledons indicates the absence of reutilization, capable to compensate the lack of this element in the growing organs. Significant increasing of zinc content in cotyledons led to the increase in phosphorus pool, probably in the form of phytate, necessary for heavy metal detoxification. Zinc toxicity was responsible for the observed imbalance of certain trace elements, which is expressed in manganese deficiency and increased iron content. Intensification of iron transition to ferrous form as a consequence of manganese deficiency could enhance the toxic effect of zinc. Toxic effect of zinc together with the mineral nutrition disorder resulted in decreased synthesis of the photosynthetic pigments, slowing metabolism and therefore a downfall of rate of growth and plant development.

**Acknowledgments:** This work was supported by RFBR (project 12-04-01715-a).  
*The article contains 1 figure, 3 tables, 19 ref.*

**Key words:** heavy metals; mineral nutrition deficiency; ions uptake and translocation; photosynthetic pigments.

### References

1. Nagajyoti PC, Lee KD, Sreekanth TVM. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review. *Environ. Chem. Lett.* 2010;8:199-216. doi: [10.1007/s10311-010-0297-8](https://doi.org/10.1007/s10311-010-0297-8)
2. Marschner H. Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3rd edition (Vol. 89). Marschner, editor. London: Academic Press; 2012. 651 p.
3. Ivanov YuV, Savochkin YuV, Kuznetsov VIV. Scots pine as a model plant for studying the mechanisms of conifers adaptation to heavy metal action: 1. Effects of continuous zinc presence on morphometric and physiological characteristics of developing pine seedlings. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2011;58:871-878. doi: [10.1134/S1021443711050104](https://doi.org/10.1134/S1021443711050104)
4. Ivanov YuV, Savochkin YuV, Kuznetsov VIV. Effect of mineral composition and medium pH on Scots pine tolerance to toxic effect of zinc ions. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2013;60:260-269. doi: [10.1134/S102144371302009X](https://doi.org/10.1134/S102144371302009X)
5. Ivanov YuV, Savochkin YuV. Day length influence on Scots pine seedlings tolerance to zinc toxic action. *Vestn. Moskovsk. Gos. Univ. Lesa, Lesnoi Vestnik.* 2012;84:99-104. In Russian
6. Kartashov AV, Pashkovskiy PP, Ivanov YuV, Ivanova AI, Savochkin YuV. Morphogenesis of Norway spruce and Scots pine seedlings assimilating organs under the influence of red and blue LED light. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;1(25):167-182. In Russian, English Summary.
7. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology.* 1987;148:350-382. doi: [10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)

8. Fedorov AA, Chernyahovskaya FV, Vernidub AS, Anan'evskaya MP, Zamaraev VP. Analytical chemistry of phosphorus. Moscow: Nauka; 1974. 220 p. In Russian.
9. Kholoptseva ES, Chernobrovkina NP. The influence of nitrogen, boron, and blue lupine on growth and mineral nutrition of Scots pine seedlings. *Lesovedenie*. 2009;1:25-32. In Russian
10. Barcelo J, Poschenrieder Ch. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review. *Journal of Plant Nutrition*. 1990;13:1-37. doi: [10.1080/01904169009364057](https://doi.org/10.1080/01904169009364057)
11. Sukhareva TA, Lukina NV. Mineral composition of assimilative organs of conifers after reduction of atmospheric pollution in the Kola Peninsula. *Russian Journal of Ecology*. 2014;45:95-102. doi: [10.1134/S1067413614020088](https://doi.org/10.1134/S1067413614020088)
12. van Steveninck RFM, Babare A, Fernando DR, van Steveninck ME. The binding of zinc, but not cadmium, by phytic acid in roots of crop plants. *Plant and Soil*. 1994;167:157-164. doi: [10.1007/BF01587611](https://doi.org/10.1007/BF01587611)
13. Kopittke PM, Menzies NW, de Jonge MD, McKenna BA, Donner E, Webb RI, Paterson DJ, Howard DL, Ryan CG, Glover CJ, Scheckel KG, Lombi E. *In situ* distribution and speciation of toxic copper, nickel, and zinc in hydrated roots of cowpea. *Plant Physiology*. 2011;156:663-673. doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.111.173716>
14. Reid DA, Lott JNA, Attree SM, Fowke LC. Mineral nutrition in white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) seeds and somatic embryos. I. phosphorus, phytic acid, potassium, magnesium, calcium, iron and zinc. *Plant Science*. 1999;141:11-18. doi: [10.1016/S0168-9452\(98\)00227-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00227-1)
15. Verbruggen N, Hermans C. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant Soil*. 2013;368:87-99. doi: [10.1007/s11104-013-1589-0](https://doi.org/10.1007/s11104-013-1589-0)
16. Kabata-Pendias A, Mukherjee AB. Trace elements from soil to human. Berlin: Springer-Verlag; 2007. 576 p.
17. Jain R, Srivastava S, Solomon S, Shrivastava AK, Chandra A. Impact of excess zinc on growth parameters, cell division, nutrient accumulation, photosynthetic pigments and oxidative stress of sugarcane (*Saccharum* spp.). *Acta Physiol. Plant*. 2010;32:979-986. doi: [10.1007/s11738-010-0487-9](https://doi.org/10.1007/s11738-010-0487-9)
18. Vassilev A, Nikolova A, Koleva L, Lidon F. Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants. *Journal of Phytology*. 2011;3:58-62.
19. Romeo S, Francini A, Ariani A, Sebastiani L. Phytoremediation of Zn: Identify the diverging resistance, uptake and biomass production behaviours of poplar clones under high zinc stress. *Water Air Soil Pollut*. 2014;225:1813. doi: [10.1007/s11270-013-1813-9](https://doi.org/10.1007/s11270-013-1813-9)

Received 14 May 2014;

Revised 31 May 2014;

Accepted 25 June 2014

Ivanov YuV, Ivanova AI, Kartashov AV, Fedulova AD, Savochnik YuV. Mineral nutrition of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):142-157. In Russian, English summary.

## ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 612.821.3

Ю.В. Бушов<sup>1</sup>, М.В. Светлик<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Томский государственный университет, г. Томск, Россия

<sup>2</sup>Сибирский государственный медицинский университет, г. Томск, Россия

### Интеллект и восприятие времени

*Обобщены результаты многолетних исследований, посвященных изучению взаимосвязи интеллекта с восприятием времени. Показано, что интеллект оказывает существенное влияние на основные этапы процесса восприятия времени. Обнаружены преимущественно положительные корреляции вербального и невербального интеллекта с уровнем корковых взаимодействий на частотах гамма-ритма. Характер этих корреляций отличается у юношей и девушек, зависит от частотного диапазона гамма-ритма и вида выполняемой деятельности. Найдены тесные корреляции показателей интеллекта с уровнем фазовых взаимодействий между ритмами ЭЭГ. Установлена зависимость этих корреляций от пола испытуемых, вида и этапа выполняемой деятельности. Полученные результаты и некоторые литературные данные позволяют предположить, что высокая точность восприятия времени у лиц с высоким интеллектом обеспечивается не только высокой скоростью передачи сигналов в ЦНС, но и большей эффективностью процессов внутримозговой интеграции, кодирования, сжатия и координации нейронных сообщений в мозге.*

**Ключевые слова:** восприятие времени; корреляты интеллекта; корковые и фазовые взаимодействия; ритмы ЭЭГ.

### Введение

Изучение нейрофизиологических основ интеллекта, под которым чаще всего понимают относительно устойчивую структуру умственных способностей индивидуума, является актуальной проблемой современной психофизиологии. Одним из перспективных подходов к изучению природы интеллекта является подход, основанный на анализе электроэнцефалографических коррелятов интеллекта [1–4]. Согласно популярной в настоящее время гипотезы интеллект связан со скоростью передачи сигналов в ЦНС [5]. Основанием для этой гипотезы послужили данные об отрицательной корреляции интеллекта с латентным периодом вызванных потенциалов (ВП). Вместе с тем многочисленные исследования, направленные на проверку этой гипотезы, дали противоречивые результаты: были обнаружены как положительные корреляции между уровнем интеллекта и латентным пе-

риодом ВП, так и отрицательные, и даже их отсутствие [6, 7]. Учитывая это, целью настоящего исследования явилось изучение электроэнцефалографических коррелятов интеллекта при выполнении человеком интеллектуальной деятельности, связанной с восприятием коротких интервалов времени.

### Материалы и методики исследования

В исследованиях участвовали добровольцы, практически здоровые юноши (59 человек) и девушки (29 человек) в возрасте от 18 до 26 лет, учащиеся томских вузов. В ходе предварительного обследования с помощью тестов Г. Айзенка [8, 9] исследовали вербальный (ВИ) и невербальный интеллект (НИ), а также уровни экстраверсии и нейротизма. С помощью батареи стандартных тестов исследовали особенности латеральной организации мозга с определением ведущей руки и речевого полушария [10, 11]. В качестве модели интеллектуальной деятельности испытуемым предлагали воспроизводить и отмеривать короткие интервалы времени длительностью 200 и 800 мс при наличии и отсутствии обратной связи о результатах деятельности. Интервалы времени при репродукции их длительности задавались невербальными стимулами (светлый квадрат со стороной 2 см, появляющийся в центре затемненного экрана монитора), а при отмеривании – цифрами. Испытуемые воспроизводили и отмеривали интервалы времени двойным нажатием на клавишу «Пробел». В качестве сигнала обратной связи использовали выраженную в процентах относительную ошибку репродукции или отмеривания заданного интервала времени. Сигнал ошибки появлялся на 1 с на экране монитора, спустя секунду после воспроизведения или отмеривания каждого интервала времени. При этом угловые размеры предъявляемых стимулов составили 2–2,3 град в случае предъявления квадрата и 0,75–0,76 град в случае предъявления цифр. При предъявлении цифр применялся стандартный шрифт ДОС, его размер соответствовал 16pt Word. Стимулы длительностью 200 и 800 мс предъявлялись в случайном порядке согласно RND функции с корректировкой многократного выкидывания одного значения, стимул каждой длительности предъявлялся не менее 50 раз.

В первой серии наблюдений участвовали только юноши (32 человека). В этой серии исследовали корковые взаимодействия в низкочастотном диапазоне ЭЭГ (0,5–30 Гц). Для этого в состоянии спокойного бодрствования (фон) и в процессе восприятия интервалов времени регистрировали ЭЭГ монополярно в отведениях: F3, F4, C3, C4, P3, P4, O1 и O2 по системе «10–20%». Референтный электрод устанавливался на мочку правого уха, земляной – на мочку левого уха испытуемого. При регистрации ЭЭГ использовали хлорсеребряные электроды («MEDICOR», Венгрия). ЭЭГ записывали при открытых глазах и фиксированном взоре с помощью восьмиканального полинейрографа [12] с постоянной времени 3 с и входным сопротивлением

~ 100 мОм. С целью исключения артефактов, связанных с движениями глаз и электродермальной активностью, проводилась параллельная регистрация ЭОГ и КГР. Хлорсеребряные электроды для регистрации КГР устанавливали на наружную и внутреннюю стороны запястья левой руки испытуемого. Слабополяризующиеся электроды для регистрации ЭОГ устанавливали слева и у нижнего края глазной впадины левого глаза испытуемого. Регистрация КГР и ЭОГ осуществлялась с помощью полиграфа П8Ч-01. При вводе аналоговых сигналов в ЭВМ частота дискретизации составляла 200 Гц. При изучении динамики корковых взаимодействий использовали матрицы данных, полученные путем суммации однотипных ответов (не менее 30). Эпоха анализа, включая фоновый фрагмент (100 мс), составляла 700 мс. По этим матрицам подсчитывали текущие значения коэффициента корреляции Спирмена (ККС) между столбцами матриц с одинаковыми номерами. Динамику ККС исследовали на каждом этапе предлагаемой сенсомоторной деятельности: при восприятии зрительного стимула, при осуществлении первого нажатия на клавишу «Пробел», при восприятии ошибки воспроизведения заданного интервала времени. С целью выявления в динамике ККС периодов, различающихся характером корковых взаимодействий, использовали факторный анализ (метод главных компонент). Исходными данными для факторного анализа служили матрицы данных, составленные из ККС. Строками в этих матрицах служили порядковые номера испытуемых, а столбцами – мгновенные значения ККС. Найденные действительные значения факторов включались в последующую обработку.

Во второй серии наблюдений участвовали 27 юношей и 29 девушек. В этой серии исследовали динамику корковых связей на частоте гамма-ритма, а также фазовые взаимодействия между высоко- и низкочастотными ритмами ЭЭГ при репродукции и отмеривании тех же интервалов времени при наличии и отсутствии обратной связи о результатах деятельности.

В этой серии ЭЭГ записывали монополярно с помощью 24-канального энцефалографа-анализатора «Энцефалан-13-03» в следующих отведениях: Cz, Fz, Pz, F3, F4, C3, C4, P3, P4, T3, T4, T5, T6, O1, O2 по системе «10–20%». Объединенный референтный электрод устанавливался на мочки левого и правого уха испытуемого, а заземляющий фиксировался на запястье правой руки. С целью исключения артефактов, связанных с движением глаз, регистрировали ЭОГ. Электроды для записи ЭОГ устанавливали на верхнее и нижнее веко левого глаза испытуемого. Запись ЭЭГ и ЭОГ проводилась в фоне при открытых и закрытых глазах (в течение 20 с) и при восприятии времени. При вводе аналоговых сигналов в ЭВМ частота дискретизации составляла 250 Гц. Корковые взаимодействия на частотах гамма-ритма исследовали в следующих частотных диапазонах ЭЭГ: 30–40, 40–49, 51–60 и 60–70 Гц.

С целью выделения интересующего частотного диапазона ЭЭГ ее предварительно фильтровали с помощью фильтра Чебышева второго порядка

с величиной подавления – 60 дБ. Эпоха анализа составляла 4 с. Выбранный участок ЭЭГ обязательно включал этап предъявления стимула, этап отмеривания или воспроизведения заданного интервала времени, а в случае режимов с обратной связью – также этап предъявления сигнала ошибки. При исследовании пространственной синхронизации электрической активности мозга на частоте гамма-ритма в каждом частотном диапазоне ЭЭГ (30–40, 40–49, 51–60, 61–70 Гц) подсчитывали среднее значение функции когерентности. Для контроля мозгового происхождения гамма-ритма использовали метод дипольной локализации [13] и компьютерную программу BrainLoc 6.0.

При изучении фазовых взаимодействий между высоко- (30–70 Гц) и низко-частотными (1,5–30 Гц) составляющими ЭЭГ использовали вейвлетный биспектральный анализ [14]. В качестве материнского вейвлета использовался вейвлет типа Morlet. В ходе обработки подсчитывали функцию бикогерентности [14]. Эта функция принимает значения от 0 до 1 и является мерой фазовой связи на интервале времени  $T$  между частотными составляющими сигнала  $f_1, f_2, f_3$ , которые удовлетворяют условию  $f_3 = f_1 + f_2$ . Если фазы одного из трех компонентов являются суммой или разностью двух других, то функция бикогерентности значительно отличается от нуля, и это свидетельствует о том, что фазы трех частот связаны. При изучении внутрислоушарных фазовых связей значения функции бикогерентности подсчитывались между разными частотными составляющими одного и того же ЭЭГ-сигнала, а при изучении межполушарных фазовых связей – между разными частотными составляющими двух ЭЭГ-сигналов, записанных синхронно у одного и того же испытуемого в левополушарном и правополушарном отведениях. В качестве интегральной характеристики уровня фазовых взаимодействий между ритмами ЭЭГ использовали полусумму значений этой функции в исследуемом частотном диапазоне ЭЭГ (1,5–70 Гц).

Статистическую обработку данных проводили с помощью пакетов прикладных программ StatSoft STATISTICA 6.0 и «MatLab-6.5» с использованием корреляционного, дисперсионного и факторного анализов. Предварительно с помощью факторного анализа был выделен общий фактор «интеллект», который включал вербальный и невербальный компоненты интеллекта. В последующем были найдены действительные значения этого фактора и он (фактор) был рандомизирован. При анализе корреляционных связей между исследуемыми показателями подсчитывали ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Для оценки влияния фактора «интеллект» на корковые связи использовали многофакторный дисперсионный анализ.

## Результаты исследования и обсуждение

### *Динамика корковых взаимодействий при восприятии длительности зрительных стимулов*

Корреляционный анализ выявил наличие быстрых (длительностью 50–150 мс) и статистически значимых изменений уровней корковых связей на

разных этапах исследуемой деятельности. Чаще всего в ответ на предъявление зрительного стимула наблюдается снижение уровней корковых связей.

Динамика коэффициента корреляции Спирмена между отведениями F3 и P3 у одного из испытуемых при репродукции зрительных сигналов длительностью 200 мс представлена на рис. 1.

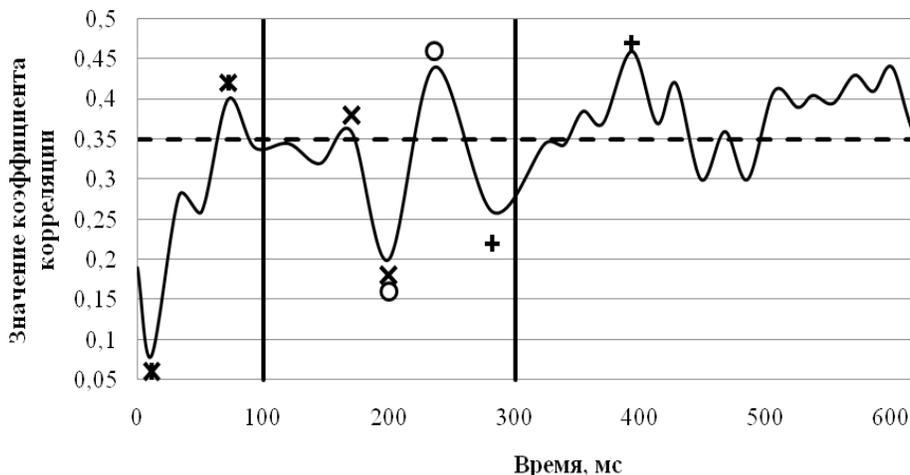


Рис. 1. Динамика коэффициента корреляции Спирмена между отведениями F3 и P3 у одного из испытуемых при репродукции зрительных сигналов длительностью 200 мс без обратной связи.

\*, x, +, o – статистически значимые различия ( $p < 0,05$ ) между соответствующими точками кривой; пунктирная горизонтальная линия на рисунке указывает статистически значимую (при  $n = 30$  и  $p = 0,05$ ) величину коэффициента корреляции Спирмена; вертикальными линиями на рисунке показаны начало и конец стимула /

Fig. 1. Dynamics of Spearman correlation coefficient between F3 and P3 leads in one of the subjects while reproducing visual signals lasting 20 ms without feedback  
\*, x, +, o - statistically significant differences ( $p < 0,05$ ) between corresponding points of the curve; horizontal dashed line in the figure indicates (for  $n = 30$  and  $p = 0,05$ ) statistically significant Spearman correlation coefficient; vertical lines in the figure show the beginning and the end of the stimulus (on the ordinate axis - Correlation coefficient; on the abscissa axis - Time, ms)

Проведенный факторный анализ позволил выделить четыре компонента или периода в динамике коэффициента корреляции Спирмена между отведениями F3 и P3, которые различались характером корковых взаимодействий. Указанные компоненты объясняют 90,02% общей дисперсии ККС. Динамика выделенных компонентов в ответ на предъявление зрительного стимула длительностью 200 мс представлена на рис. 2. Как следует из рисунка, первый компонент достигает максимума в интервале от 520 до 600 мс после начала стимула и, вероятно, отражает этап подготовки испытуемого к мо-

торному акту нажатия на клавишу. Второй компонент достигает максимума в интервале от 0 до 100 мс после начала стимула и, вероятно, характеризует сенсорный этот этап обработки информации мозгом [15]. Третий компонент достигает максимума в интервале от 220 до 350 мс после начала стимула и, предположительно, характеризует этап категоризации стимула [15]. Четвертый компонент достигает максимума в интервале от 150 до 250 мс от начала стимула и, вероятно, отражает этап информационного синтеза [15].

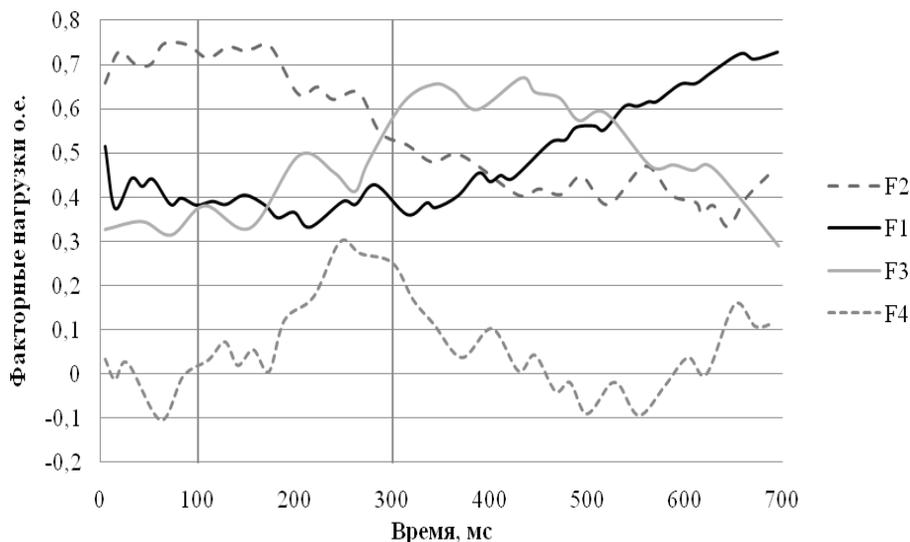


Рис. 2. Динамика корковых взаимодействий, зарегистрированная в ответ на предъявление зрительного стимула длительностью 200 мс. Вертикальными линиями на рисунках показаны начало и конец стимула; F1, F2, F3 и F4 – компоненты динамики ККС, отражающие различные этапы обработки информации мозгом /

Fig. 2. Dynamics of cortical interactions recorded in response to a visual stimulus lasting 200 ms.

Vertical lines in the figure show the beginning and the end of the stimulus; F1, F2, F3 and F4 are components of Spearman correlation coefficient dynamics reflecting different phases of information processing by the brain (on the ordinate axis - Factor loadings; on the abscissa axis - Time, ms)

Дисперсионный анализ выявил отчетливую зависимость указанных компонентов от уровня интеллекта. В частности, установлено статистически значимое влияние фактора «интеллект» на второй ( $F = 4,98$ ;  $p < 0,0071$ ), третий ( $F = 4,03$ ;  $p < 0,018$ ) и четвертый ( $F = 16,27$ ;  $p < 0,0001$ ) компоненты динамики ККС. Причем наиболее сильное влияние этот фактор оказывает на четвертый компонент, характеризующий, по-видимому, этап информационного синтеза. С помощью корреляционного анализа обнаружена связь выделенных компонентов динамики ККС с точностью репродукции длитель-

ности предъявляемых зрительных сигналов. В частности, установлено, что первый и второй компоненты положительно коррелируют с относительной ошибкой воспроизведения сигнала длительностью 200 мс ( $r = 0,37 \div 0,47$ ;  $p < 0,05$ ), а третий и четвертый компоненты отрицательно коррелируют с той же ошибкой ( $r = -0,36 \div -0,40$ ;  $p < 0,05$ ).

***Динамика корковых взаимодействий, зарегистрированная  
в ответ на нажатие на клавишу «Пробел»***

Проведенный факторный анализ позволил выделить три компонента или периода в динамике коэффициента корреляции Спирмена между отведениями F3 и P3, которые различались характером корковых взаимодействий.

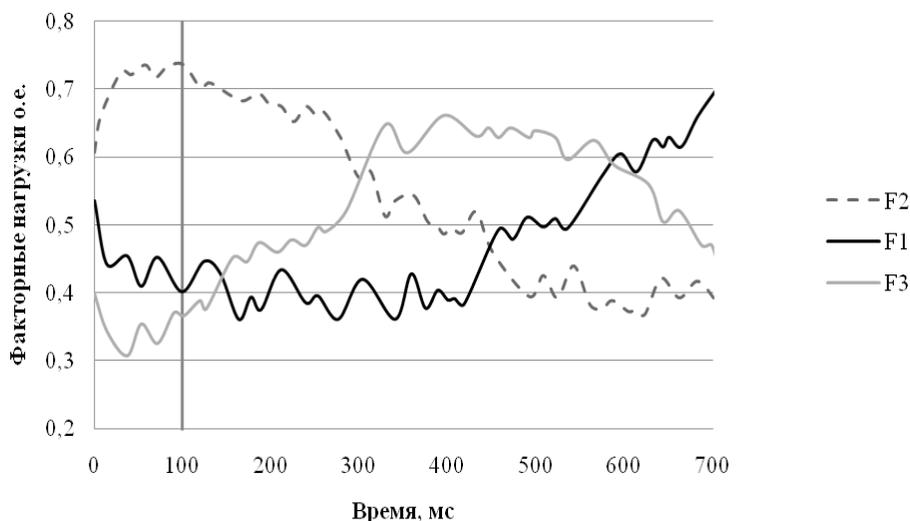


Рис. 3. Динамика корковых взаимодействий, зарегистрированная при репродукции зрительных сигналов длительностью 800 мс в ответ на первое нажатие испытуемым на клавишу «Пробел».

Вертикальной линией на рисунках отмечен момент первого нажатия испытуемым на клавишу «Пробел»; F1, F2 и F3 – компоненты динамики ККС

Fig. 3. Dynamics of cortical interactions recorded during reproduction of visual signals lasting 800 ms in response to the subject's first pressing the space key. Vertical line in the figure indicates the moment of the subject's first pressing the space key; F1, F2 and F3 are components of Spearman correlation coefficient dynamics (on the ordinate axis - Factor loadings; on the abscissa axis - Time, ms)

Эти компоненты объясняют 87,9% общей дисперсии ККС. Первый компонент достигает максимума в интервале от 600 до 750 мс после момента нажатия на клавишу и, возможно, отражает этап подготовки испытуемого к повторному нажатию на клавишу «Пробел». Второй компонент достигает

максимума за 70 мс до нажатия на клавишу, снижается спустя 60 мс после этого события и, вероятно, отражает этап подготовки и исполнения моторного акта нажатия на клавишу. Третий компонент достигает максимума в интервале от 220 до 500 мс после нажатия на клавишу. Возможно, этот компонент отражает запаздывающее влияние на кору со стороны ретикулярной формации (РФ) ствола мозга, что обусловлено потоком афферентных импульсов, поступающих в РФ по коллатералям сенсорных путей от тактильных рецепторов и проприорецепторов мышц, участвующих в движении. Компоненты, выделенные в динамике ККС при репродукции зрительных стимулов длительностью 800 мс в ответ на первое нажатие на клавишу «Пробел», представлены на рис. 3.

Как и в предыдущем случае, дисперсионный анализ выявил зависимость выделенных компонентов от уровня интеллекта: обнаружено статистически значимое ( $p < 0,0001$ ) влияние фактора «интеллект» на все выделенные компоненты динамики ККС. Корреляционный анализ выявил наличие связей между характеристиками восприятия времени и всеми выделенными компонентами динамики ККС. В частности, обнаружена слабая положительная корреляция первого и третьего компонентов с относительной ошибкой репродукции интервала 800 мс ( $r = 0,39 \pm 0,42$ ;  $p < 0,05$ ) и отрицательная корреляция второго компонента с той же ошибкой ( $r = -0,44$ ;  $p < 0,05$ ).

***Динамика корковых взаимодействий, зарегистрированная  
в ответ на предъявление ошибки воспроизведения  
длительности зрительных стимулов***

Проведенный факторный анализ позволил выделить четыре компонента или периода в динамике коэффициента корреляции Спирмена между отведениями F3 и P3, которые различались характером корковых взаимодействий (рис. 4). Эти компоненты объясняют 86,42% общей дисперсии ККС. Первый компонент достигает максимума в интервале от 500 до 600 мс после появления сигнала ошибки и, вероятно, отражает повышение уровня селективного внимания и готовности испытуемого к восприятию последующего зрительного стимула, так как выполняемая деятельность носит циклический характер. Второй компонент достигает максимума в интервале от 0 до 100 мс после появления сигнала ошибки и, возможно, отражает сенсорный этап, связанный с оценкой физических параметров этого стимула, его новизны и значимости.

Третий компонент достигает максимума в интервале от 350 до 500 мс после появления сигнала ошибки и, по-видимому, отражает этап категоризации этого зрительного стимула. Четвертый компонент достигает максимума на интервале от 230 до 300 мс и, возможно, отражает этап синтеза информации о физических параметрах стимула с информацией о его новизне и значимости.

Дисперсионный анализ выявил зависимость выделенных компонентов от уровня интеллекта: обнаружено влияние фактора «интеллект» на второй ( $F = 5,17$ ;  $p < 0,0059$ ), третий ( $F = 7,83$ ;  $p < 0,004$ ) и четвертый ( $F = 6,89$ ;  $p < 0,0011$ ) компоненты динамики ККС.

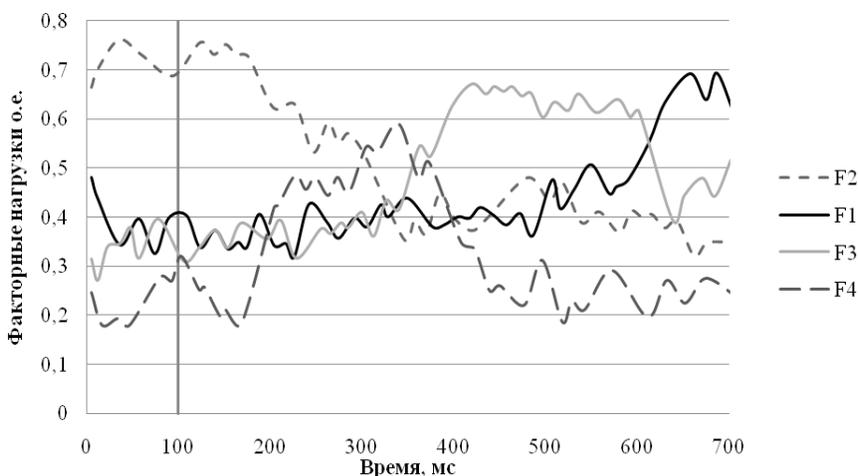


Рис. 4. Динамика корковых взаимодействий, зарегистрированная в ответ на предъявление относительной ошибки воспроизведения интервала времени 200 мс.

Вертикальной линией на рисунках отмечен момент появления ошибки воспроизведения; F1, F2, F3 и F4 – компоненты динамики ККС /

Fig. 4. Dynamics of cortical interactions recorded in response to presenting relative reproduction error of time interval lasting 200 ms.

Vertical line in the figure shows the moment of presenting the reproduction error; F1, F2, F3 and F4 are components of Spearman correlation coefficient dynamics (on the ordinate axis - Factor loadings; on the abscissa axis - Time, ms)

Корреляционный анализ выявил наиболее тесные связи ( $r = 0,48 \div 0,7$ ;  $p < 0,05$ ) между относительной ошибкой репродукции интервала 200 мс и третьим компонентом динамики ККС, который, вероятно, связан с опознанием сигнала ошибки и оценкой результата деятельности.

Таким образом, проведенные исследования показали, что фактор «интеллект» оказывает существенное влияние практически на все основные этапы процесса восприятия времени.

#### *Изучение взаимосвязи показателей интеллекта с уровнем корковых взаимодействий на частоте гамма-ритма*

При восприятии времени у мужчин обнаружена преимущественно положительная корреляция НИ с уровнем внутри- и межполушарных корковых связей на частотах гамма-ритма при всех режимах восприятия времени.

Корреляция невербального интеллекта с показателями когерентности у мужчин представлена на рис. 5.

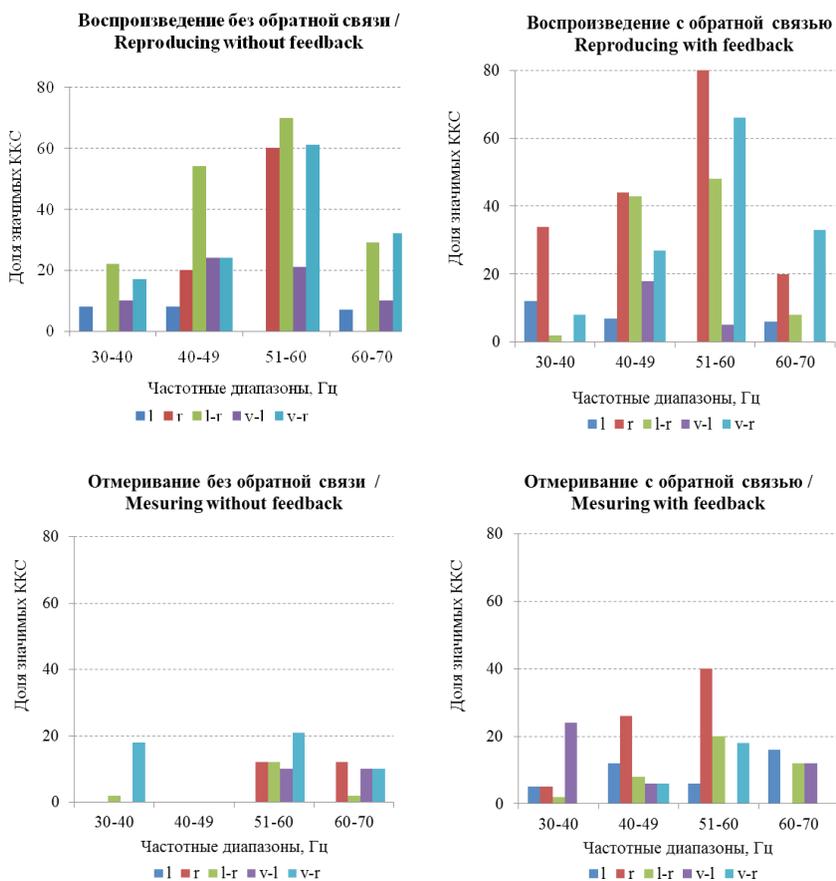


Рис. 5. Корреляция невербального интеллекта с показателями когерентности при восприятии времени у мужчин.

На оси ординат отложена доля значимых коэффициентов корреляции Спирмена в процентах от максимально возможного их числа; горизонтальные линии на рисунках соответствуют уровням 20, 40, 60, 80 и 100%; l – доля значимых корреляций интеллекта с уровнем левополушарных связей; r – доля значимых корреляций интеллекта с уровнем правополушарных связей; l-r – доля значимых корреляций интеллекта с уровнем межполушарных связей; v-l – доля значимых корреляций интеллекта с уровнем связей между областью вертекса и корковыми областями левого полушария; v-r – доля значимых корреляций интеллекта с уровнем связей между областью вертекса и корковыми областями правого полушария /

Fig. 5. Correlation of non-verbal intelligence with coherence indicators in the perception of time in men.

The ordinate axis shows the percentage of significant Spearman correlation coefficients in percentage from their maximum possible number; horizontal lines in the figures correspond to the levels 20, 40, 60, 80 and 100 %; l - the percentage of significant intelligence correlation with the level of left hemispheric relations; r - the percentage of significant intelligence correlations with the level of right hemispheric relations; l-r - the percentage of significant intelligence correlations with the level of interhemispheric relations; v-l - the percentage of significant intelligence correlation with the level of relations between the vertex and the cortical areas of the left hemisphere; v-r-the percentage of significant intelligence correlation with the level of relations between the vertex and the cortical areas of the right hemisphere

У женщин так же, как и у мужчин, корреляции между НИ и показателями когерентности в основном положительные, но количество этих корреляций значительно меньше. В частности, оказалось, что при восприятии времени без обратной связи о результатах деятельности количество корреляций меньше, чем при ее наличии (рис. 6).

Проведенный анализ позволил обнаружить преимущественно положительные корреляции вербального интеллекта (ВИ) с показателями когерентности, но эти корреляции как у мужчин, так и у женщин единичные – их значительно меньше, чем с НИ [16].

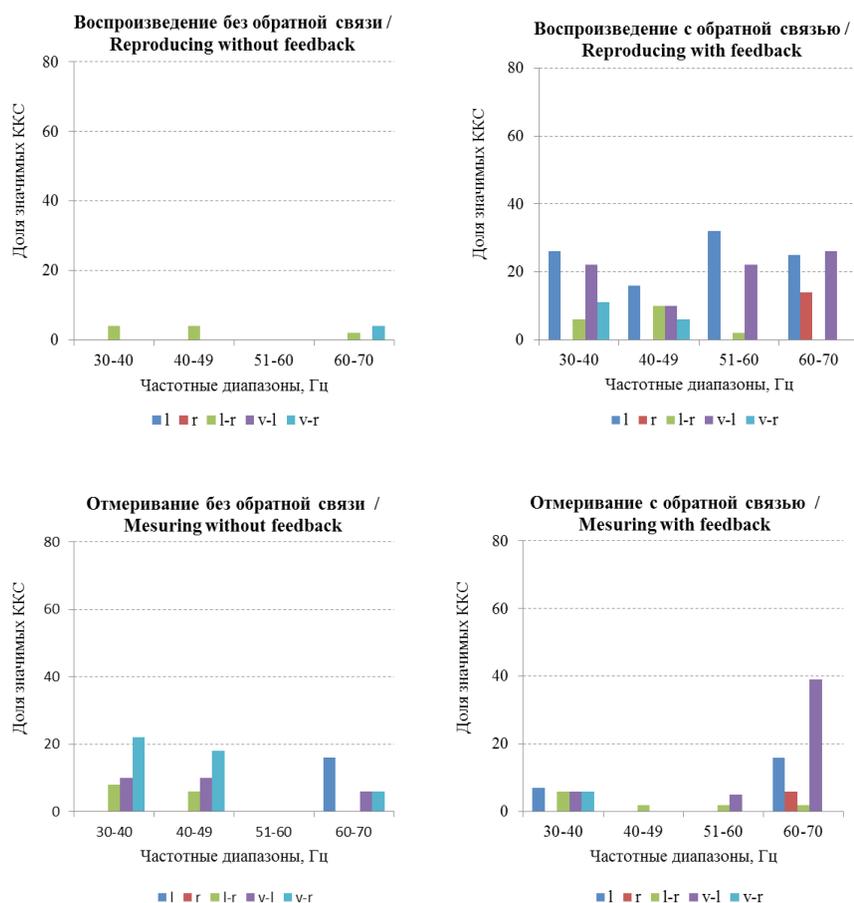


Рис. 6. Корреляция невербального интеллекта с показателями когерентности при восприятии времени у женщин. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5 /

Fig. 6. Correlation of non-verbal intelligence with coherence indicators in the perception of time in women  
Other symbols are the same as in fig. 5

Таким образом, проведенные исследования позволили обнаружить наличие статистически значимых преимущественно положительных корреляций между показателями вербального и невербального интеллекта и уровнем корковых связей на частотах гамма-ритма.

***Изучение корреляций показателей интеллекта  
с уровнем фазовых взаимодействий между ритмами ЭЭГ***

Проведенные исследования позволили обнаружить и в фоне и при восприятии времени тесные внутрислоушарные [16] и межполушарные [17] фазовые связи между ритмами ЭЭГ. Оказалось, что чаще всего (примерно в 60–70% случаев) фазовые связи наблюдаются между гамма-ритмом и низкочастотными составляющими ЭЭГ (1,5–30 Гц), а также между разными частотами гамма-ритма. Значения функции бикогерентности на указанных частотах достигают 0,8 и более.

Проведенный анализ показал, что характер фазовых связей отличается у разных испытуемых. Он отличается в фоне, на разных этапах выполняемой деятельности и при разных видах деятельности. Эти отличия проявляются, прежде всего, в уровнях фазовых связей, а также в тех частотах, между которыми наблюдаются наиболее сильные фазовые связи.

Среднегрупповые значения функции бикогерентности между отведениями Т4 и Т5 у юношей при воспроизведении зрительных сигналов длительностью 200 мс без обратной связи представлены на рис. 7.

Как следует из рисунка, наиболее тесные фазовые связи наблюдаются между низкочастотными составляющими ЭЭГ (1,5–20 Гц), между гамма-ритмом 40–60 Гц и ритмами частотой 5–20 Гц, а также между разными частотами гамма-ритма (30–36, 38–44 Гц).

Наряду с этим проведенные исследования позволили обнаружить наличие статистически значимых корреляций уровня фазовых взаимодействий с показателями вербального и невербального интеллекта, экстраверсии и нейротизма, особенностями латеральной организации мозга и точностью восприятия времени. Величина найденных коэффициентов корреляции Спирмена по абсолютной величине варьировала от 0,56 до 0,98 ( $p = 0,05 \div 0,003$ ).

Установлено, что характер указанных корреляций отличается у юношей и девушек, зависит от вида и этапа выполняемой деятельности. Например, у девушек при репродукции длительности стимулов с обратной связью на этапе за 100 мс до начала стимула обнаружены отрицательные корреляции уровня межполушарных фазовых связей с показателями экстраверсии ( $r = -0,63 \div -0,84$ ;  $p < 0,01$ ) и нейротизма ( $r = -0,59 \div -0,63$ ;  $p < 0,01$ ), и положительные – с коэффициентом правого уха ( $r = 0,55$ ;  $p < 0,05$ ). У юношей в тот же период деятельности обнаружены положительные корреляции уровня межполушарных фазовых связей с показателями интеллекта ( $r = 0,76 \div 0,90$ ;  $p < 0,01$ ), мануального предпочтения ( $r = 0,78$ ;  $p < 0,03$ ) и коэффициентом правого уха ( $r = 0,82$ ;  $p < 0,02$ ).

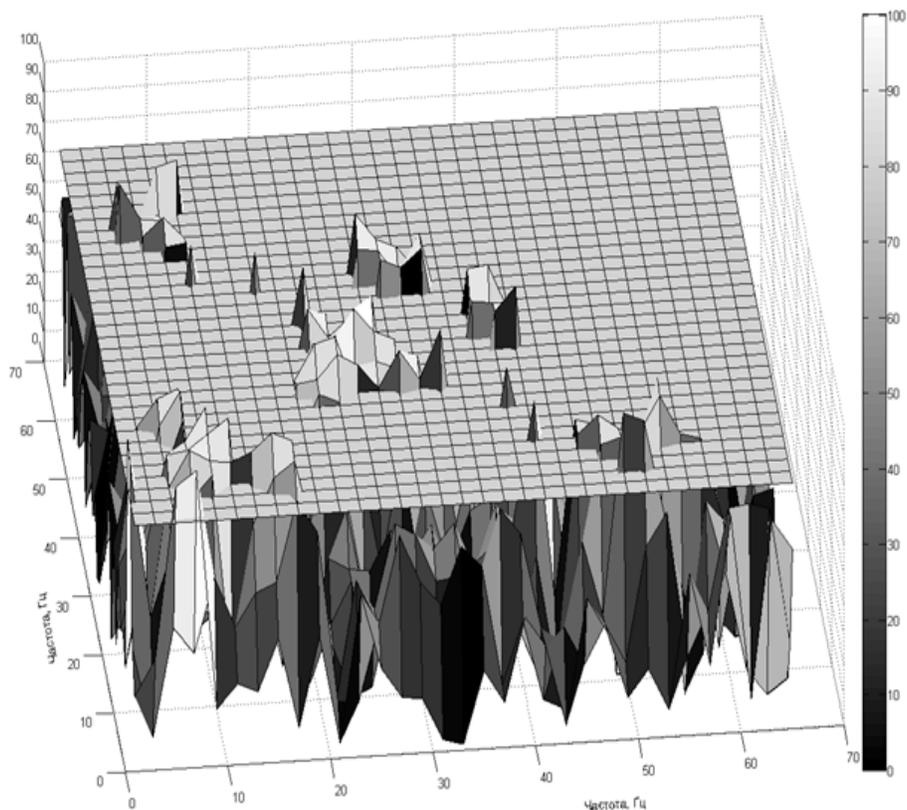


Рис. 7. Среднегрупповые значения функции бикогерентности между отведениями Т4 и Т5 у юношей при воспроизведении зрительных сигналов длительностью 200 мс без обратной связи.

Этап деятельности – спустя 400 мс после предъявления стимула; горизонтальная плоскость «отсекает» малозначимые (менее 0,8) значения функции бикогерентности /

Fig. 7. Averaged group values of biocoherence function between T4 and T5 among boys during reproducing visual signals with duration 200 ms without feedback.

Activity phase - 400 ms after stimulus presentation; horizontal plane "cuts" insignificant (less than 0.8) values of biocoherence function

Таким образом, проведенные исследования показали, что фактор «интеллект» оказывает существенное влияние практически на все этапы процесса восприятия времени: на восприятие и анализ времязадающего стимула, на моторную реакцию испытуемого, на восприятие и анализ сигнала ошибки. Вероятно, в конечном итоге это и проявляется в отчетливой зависимости точности восприятия времени от уровня интеллекта: чем выше интеллект, тем выше точность восприятия времени [18, 19].

Наряду с этим проведенные исследования позволили обнаружить преимущественно положительные корреляции вербального и невербального

интеллекта с уровнем внутри- и межполушарных корковых связей на частоте гамма-ритма. Оказалось, что характер указанных связей зависит от пола, вида выполняемой деятельности и частотного диапазона гамма-ритма. Полученные данные хорошо согласуются с работами ряда авторов [19–22], в которых обнаружена зависимость корковых взаимодействий от индивидуальных особенностей человека, от вида и этапа выполняемой деятельности в частотном диапазоне ЭЭГ от 0,5 до 30 Гц. Однако, в отличие от ранее полученных данных [19], нами обнаружена преимущественно положительная корреляция вербального и невербального интеллекта с уровнем корковых связей на частотах гамма-ритма. Характер обнаруженных корреляций свидетельствует о том, что чем выше уровень интеллекта, тем сильнее выражена пространственная синхронизация электрической активности мозга на этих частотах. Возможно, это объясняется тем, что на частоте гамма-ритма происходит синхронизация активности и функциональное объединение нейронов [23] и этот процесс протекает более эффективно у лиц с высоким интеллектом.

Особый интерес представляют обнаруженные корреляции показателей интеллекта с уровнем фазовых связей между ритмами ЭЭГ. Поскольку фазовые взаимодействия между ритмами ЭЭГ могут обеспечивать функциональное объединение нейронов [24], а также кодирование, сжатие и координацию нейронных сообщений в мозге [25], то обнаруженные корреляции позволяют думать, что от уровня интеллекта зависят не только скорость передачи сигналов в ЦНС [5], но и процессы функционального объединения нейронов, кодирования, сжатия и координации нейронных сообщений. Вероятно, этим, в частности, и объясняется зависимость точности восприятия времени и других видов когнитивной деятельности от уровня интеллекта.

### **Заключение**

Таким образом, проведенные исследования показали, что от уровня интеллекта зависят все основные этапы процесса восприятия времени. Обнаружены преимущественно положительные корреляции интеллекта с уровнем корковых взаимодействий на частотах гамма-ритма. Установлено, что характер этих корреляций отличается у юношей и девушек, зависит от вида и этапа выполняемой деятельности. Обнаружены также тесные корреляции интеллекта с уровнем фазовых связей между ритмами ЭЭГ. Полученные результаты и некоторые литературные данные позволяют предположить, что высокая точность восприятия времени у лиц с высоким интеллектом обеспечивается не только более высокой скоростью передачи сигналов в ЦНС, но и большей эффективностью процессов внутримозговой интеграции, кодирования, сжатия и координации нейронных сообщений в мозге.

### Литература

1. Разумникова О.М. Отражение личностных свойств в функциональной активности мозга. Новосибирск : Наука, 2005. 135 с.
2. Воробьева Е.В., Шевченко И.Г., Чистякова В.В. Событийно-связанные потенциалы мозга (P300) и интеллект: психогенетический подход к изучению когнитивного компонента // Сев.-Кавк. психол. вестн. 2005. № 3. С. 28–38.
3. Джебраилова Т.Д. Пространственная организация биопотенциалов коры головного мозга и время принятия решения при целенаправленной интеллектуальной деятельности человека // Журнал высшей нервной деятельности. 2011. Т. 61, № 2. С. 180–189.
4. Депутат И.С., Грибанов А.В., Нехорошкова А.А. Нейробиологические основы интеллекта // Экол. человека. 2012. № 12. С. 36–45.
5. Deary I.J., Stough C. Intelligence and inspection time: Achievements, prospects and problems // American Psychologist. 1996. № 51. С. 599–608.
6. Caryl P.G. Early event-related potentials correlate with inspection time and intelligence // Intelligence. 1994. № 18. P. 15–46.
7. Neubauer A.C. Physiological approaches to human intelligence // Psychol. Beitrage. 2000. № 42. С. 161–173.
8. Айзенк Г. Структура личности. СПб. : Ювента ; М. : КСП+, 1999. 464 с.
9. Айзенк Г.Ю. Классические IQ тесты. М. : ЭКСМО-Пресс, 2001. 192 с.
10. Леутин В.П., Николаева Е.И. Психофизиологические механизмы адаптации и функциональная асимметрия мозга. Новосибирск : Наука, 1988. 193 с.
11. Кок Е.П., Кочергина В.С. Якушева Л.В. Определение доминантности полушария при помощи дихотомического прослушивания речи // Журнал высшей нервной деятельности. 1971. Т. 21, № 5. С. 59–72.
12. Данько С.Г., Каминский Ю.Л. Система технических средств нейрофизиологических исследований человека. Л. : Наука, 1982. 133 с.
13. Гнездицкий В.В. Обратная задача ЭЭГ и клиническая электроэнцефалография. М. : МЕДпресс-информ, 2004. 624 с.
14. Короновский А.А., Храмов А.Е. Непрерывный вейвлетный анализ и его приложения. М. : Физматгиз, 2003. 176 с.
15. Иваницкий А.М. Главная загадка природы: как на основе работы мозга возникают субъективные переживания // Психол. журн. 1999. Т. 20, № 3. С. 93–97.
16. Бушов Ю.В., Светлик М.В., Крутенкова Е.П. Гамма-активность коры головного мозга: связь с интеллектом и точностью восприятия времени // Физиология человека. 2010. Т. 36, № 4. С. 1–7.
17. Бушов Ю.В., Светлик М.В., Крутенкова Е.П. Межполушарные фазовые взаимодействия между высоко- и низкочастотными ритмами ЭЭГ при восприятии коротких интервалов времени // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 3 (15). С. 161–171.
18. Цуканов Б.И. Качество «внутренних часов» и проблема интеллекта // Психологический журнал. 1991. Т. 12, № 3. С. 38–44.
19. Бушов Ю.В., Ходанович М.Ю., Иванов А.С., Светлик М.В. Системные механизмы восприятия времени. Томск : Изд-во ТГУ, 2007. 150 с.
20. Свидерская Н.Е. Синхронная электрическая активность мозга и психические процессы. М. : Наука, 1987. 156 с.
21. Свидерская Н.Е., Королькова Т.А. Влияние свойств нервной системы и темперамента на пространственную организацию ЭЭГ // Журнал высшей нервной деятельности. 1996. Т. 46, № 5. С. 849–852.

22. Свидерская Н.Е., Королькова Т.А. Пространственная организация ЭЭГ и индивидуальные психологические характеристики // Журнал высшей нервной деятельности. 1996. Т. 46, № 4. С. 689–692.
23. Crick F., Koch Ch. Are we aware of neural activity in primary visual cortex? // Nature. 1995. Vol. 375, № 11. P. 121–123.
24. Freeman W.J. Mesoscopic neurodynamics: From neuron to brain // J. physiol. (France). 2000. Vol. 94, №5/6. P. 303–322.
25. Цукерман В.Д. Математическая модель фазового кодирования событий в мозге // Математическая биология и биоинформатика. 2006. Т. 1, № 1. С. 97–99.

**Авторский коллектив:**

**Бушов Юрий Валентинович** – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета (Томск, Россия). E-mail: [bushov@bio.tsu.ru](mailto:bushov@bio.tsu.ru)

**Светлик Михаил Васильевич** – канд. биол. наук, доцент кафедры медицинской и биологической кибернетики медико-биологического факультета Сибирского государственного медицинского университета (Томск, Россия). E-mail: [mihav@mail.ru](mailto:mihav@mail.ru)

*Поступила в редакцию 21.01.2014 г.;  
принята 25.06.2014 г.*

*Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 158–175*

**Yury V. Bushov<sup>1</sup>, Mikhail V. Svetlik<sup>2</sup>**

*<sup>1</sup>Department of Human and Animal Physiology, Biological Institute, Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

E-mail: [bushov@bio.tsu.ru](mailto:bushov@bio.tsu.ru)

*<sup>2</sup>Department of Medical and Biological Cybernetics, Medical and Biological Faculty, Siberian State Medical University, Tomsk, Russian Federation*

E-mail: [mihav@mail.ru](mailto:mihav@mail.ru)

**Intelligence and perception of time**

The aim of our study was to investigate electroencephalographic correlates of intelligence during human's intellectual activity connected with the perception of short intervals of time. In volunteers, practically healthy young men and women aged 18–22, students of Tomsk universities, we investigated the EEG correlates of intelligence with reproduction and measuring short intervals of time lasting 200 and 800 MS in the presence and in the absence of feedback about performance. When reproducing time intervals, their duration was specified by a visual stimulus (light square with a side of 2 cm, which appears in the center of a dark screen, and when measuring - digit. When performing the same activities with feedback a moment after reproduction or measuring the charge, the time interval on the screen appeared, in percentage terms, relative error of measuring or reproducing this interval. Recording of EEG was carried out with open and closed eyes, and also during perception of time in the frontal, central, temporal, parietal and occipital leads in 10–20%.

We established that the intelligence has a significant impact on all the main stages of the process of perception of time: on the perception and analysis of time-giving stimulus, motor reaction of the subject related to pressing a computer key and analysis

of the error signal reproduction or measuring the time interval. We found mostly positive correlations between verbal and nonverbal intelligence with the level of cortical interactions at frequencies Gama-rhythm. The nature of these correlations is different for boys and girls, it depends on the frequency range of gamma-rhythm and the type of activity. We found a close correlation indicators with the level of intelligence of phase interactions between high - and low-frequency EEG rhythms. We established the dependence of these correlations from the gender of the subjects and the type and stage of the performed activity. Our results and some literature data suggest that the high accuracy of the perception of time in individuals with high intelligence is ensured not only by high speed of signal transmission in the central nervous system, but also by more efficient processes of intracerebral integration, coding, compression and coordination of neural messages in the brain.

*The article contains 7 figures, 25 ref.*

**Keywords:** perception of time; correlates of intelligence; cortical and phase interaction; EEG rhythms.

### References

1. Razumnikova OM. Otrazhenie lichnostnykh svoystv v funktsional'noy aktivnosti mozga [Reflection of personality traits in the functional activity of the brain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 2005. 135 p. In Russian
2. Vorobyeva EV, Shevchenko IG, Chistyakova VV. Sobytiyno-svyazannye potentsialy mozga (R300) i intellekt: psikhogeneticheskiy podkhod k izucheniyu kognitivnogo komponenta. *Severo-Kavkazskiy psikhologicheskiy vestnik*. 2005;3:28-38. In Russian
3. Djebailova TD, Korobeynikova II, Karatygin NA, Umryukhin EA. Prostranstvennaya organizatsiya biopotentsialov kory golovnogo mozga i vremya prinyatiya resheniya pri tselenapravlennoy intellektual'noy deyatel'nosti cheloveka. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti Im. I.P. Pavlova*. 2011;61(2):180-189. In Russian
4. Deputat IS, Griбанov AV, Nehoroshkova AA. Intelligence neurobiological fundamentals. *Ekologiya cheloveka*. 2012;12:36-45. In Russian
5. Deary IJ, Stough C. Intelligence and inspection time: Achievements, prospects and problems. *American Psychologist*. 1996;51(6):599-608. doi: 10.1037/0003-066X.51.6.599
6. Caryl PG. Early event-related potentials correlate with inspection time and intelligence. *Intelligence*. 1994;18:15-46. doi: [10.1016/0160-2896\(94\)90019-1](https://doi.org/10.1016/0160-2896(94)90019-1)
7. Neubauer AC. Physiological approaches to human intelligence. *Psychol. Beitrage*. 2000;42:161-173.
8. Ayzenk GYu. Struktura lichnosti [Personality structure]. Saint Petersburg: Yuventa Publishing House; Moscow: KSP+ Publishing House; 1999. 464 p. In Russian
9. Ayzenk GYu. Klassicheskie IQ testy [Classic IQ tests]. Moscow: EKSMO-Press; 2001. 192 p. In Russian
10. Leutin VP, Nikolaeva EI. Psikhofiziologicheskie mekhanizmy adaptatsii i funktsional'naya asimmetriya mozga [Psychophysiological mechanisms of adaptation and the functional asymmetry of the brain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch Publishing House; 1988. 193 p. In Russian
11. Kok EP, Kochergina VS, Yakusheva LV. Opredelenie dominantnosti polushariya pri pomoshchi dikhoticheskogo proslushivaniya rechi [Determination of the dominant hemisphere using dichotic listening to speech]. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti Im. I.P. Pavlova*. 1971;21(5):59-72. In Russian
12. Danko SG, Kaminskiy YuL. Sistema tekhnicheskikh sredstv neyrofiziologicheskikh issledovaniy cheloveka [System of technical means for neurophysiological human studies]. Leningrad: Nauka Publishing House; 1982. 133 p. In Russian

13. Gnezditskiy VV. Obratnaya zadacha EEG i klinicheskaya elektroentsefalografiya [Inverse problem of EEG and clinical electroencephalography]. Moscow: MED Press-Inform; 2004. 624 p. In Russian
14. Koronovskiy AA, Khramov AE. Nepreryvnyy veyvletnyy analiz i ego prilozheniya [Continuous wavelet analysis and its applications]. Moscow: Fizmatgiz; 2003. 176 p. In Russian
15. Ivanitskiy AM. Glavnaya zagadka prirody: kak na osnove raboty mozga voznikayut sub"ektivnyye perezhivaniya [Main mystery of nature: how subjective experiences arise on the basis of brain activity]. *Psikhologicheskiy zhurnal*. 1999;20(3):93-97. In Russian
16. Bushov YuV, Svetlik MV, Krutenkova EP.  $\gamma$ -Activity of the cerebral cortex: Relationship between intelligence and the accuracy of time perception. *Human Physiology*. 2010;36(4):382-387. doi: [10.1134/S036211971004002X](https://doi.org/10.1134/S036211971004002X)
17. Bushov YuV, Svetlik MV, Krutenkova EP. Interhemispheric phase interaction between high-frequency and low-frequency rhythms of EEG in short time intervals perception. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;3(15):161-171. In Russian
18. Tsukanov BI. Kachestvo "vnutrennikh chasov" i problema intellekta [Quality of "internal clock" and the problem of intelligence]. *Psikhologicheskiy zhurnal*. 1991;12(3): 38-44. In Russian
19. Bushov YuV, Hodanovich MYu, Ivanov AS, Svetlik MV. Sistemnye mekhanizmy vospriyat'iya vremeni [Systematic mechanisms of time perception]. Tomsk: Tomsk State University Press; 2007. 150 p. In Russian
20. Sviderskaya NE. Sinkhronnaya elektricheskaya aktivnost' mozga i psikhicheskie protsessy [Synchronous electrical activity of the brain and mental processes]. Moscow: Nauka Publishing House; 1987. 156 p. In Russian
21. Sviderskaya NE, Korolkova TA. Influence of properties of the nervous system and temperament on the EEG spatial organization. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti Im. I.P. Pavlova – Neuroscience and Behavioral Physiology*. 1996;46(5):857-858.
22. Sviderskaya NE, Korolkova TA. Spatial organization of the EEC and individual psychological. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti Im. I.P. Pavlova – Neuroscience and Behavioral Physiology*. 1996;46(4):697-698.
23. Crick F, Koch Ch. Are we aware of neural activity in primary visual cortex? *Nature*. 1995;375(11):121-123. doi: [10.1038/375121a0](https://doi.org/10.1038/375121a0)
24. Freeman WJ. Mesoscopic neurodynamics: From neuron to brain. *J. physiol. (France)*. 2000;94(5/6):303-322. doi: [10.1016/S0928-4257\(00\)01090-1](https://doi.org/10.1016/S0928-4257(00)01090-1)
25. Tsukerman VD. Matematicheskaya model' fazovogo kodirovaniya sobytiy v mozge [Mathematical model of phase coding of events in the brain]. *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*. 2006;1(1):97-99. In Russian

Received 21 January 2014;

Accepted 25 June 2014

Bushov YV, Svetlik MV. Intelligence and perception of time. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):158-175. In Russian, English summary.

УДК 796.01:612

**А.С. Назаренко, Н.Ш. Хаснутдинов, А.С. Чинкин**

*Поволжская государственная академия физической культуры,  
спорта и туризма, г. Казань, республика Татарстан, Россия*

## **Влияние ступенчато-возрастающей нагрузки на статокINETическую систему хоккеистов и футболистов**

*Показано, что в пробе Ромберга с открытыми глазами различий в системе поддержания равновесия между хоккеистами и футболистами практически не выявлялось. Наиболее значимые сдвиги стабилометрических показателей как у спортсменов, так и у неспортсменов нами наблюдались под влиянием ступенчато-возрастающей нагрузки, свидетельствуя о важной роли мышечного утомления в снижении статокINETической устойчивости. Однако стабилометрические показатели под влиянием ступенчато-возрастающей нагрузки статистически значимо меньше изменялись у хоккеистов, чем у футболистов, что связано со спецификой их двигательной деятельности и более совершенной вестибулярной и проприоцептивной системы. В контроле выявлен более низкий уровень поддержания равновесия тела, чем у спортсменов, который в значительно большей степени ухудшился под влиянием ступенчато-возрастающей нагрузки.*

**Ключевые слова:** статокINETическая устойчивость; стабилометрические показатели; ступенчато-возрастающая нагрузка; равновесие тела; физическое утомление; спортсмены.

### **Введение**

Функциональное состояние статокINETической системы может существенно нарушаться под влиянием общей [1] и локальной физической нагрузки [2, 3], а также под воздействием многочисленных механических сил, возникающих как инерционные результирующие при угловых, линейных и кориолисовых ускорениях. Эти факторы приводят к снижению вестибулярной устойчивости [4], а также изменяют проприоцептивную чувствительность, центральную интеграцию сенсорной информации и генерацию мышечного напряжения, что приводит к снижению физической работоспособности спортсмена [2, 5].

Особенно высокие требования предъявляются к спортсменам в футболе и хоккее. В условиях наличия контакта с противником и жесткого единоборства им постоянно приходится совершать ускорения и различного рода повороты и вращения, сохраняя равновесие и хорошую координацию движений, что обусловлено высоким развитием статокINETической функции. При сниженной статокINETической устойчивости высокие спортивные результаты в спортивных играх, как правило, невозможны, так как быстро наступает

потеря точности при приеме и передаче мяча, при бросках в корзину или по воротам, возникают тактические ошибки [6].

В настоящее время имеется достаточное количество научных работ о влиянии различных функциональных проб на стадокинетическую систему спортсменов разных видов спорта [2, 4, 7]. Однако величины изменений стабилметрических показателей стадокинетической устойчивости спортсменов разных видов спорта под влиянием ступенчато-возрастающей нагрузки остаются мало изученными, что при недостаточной устойчивости стадокинетической системы и низкой физической работоспособности может привести к снижению устойчивости вертикального положения тела, потере ориентации в пространстве, нарушению координации движений в статических и динамических условиях.

Целью нашей работы является изучение влияния ступенчато-возрастающей нагрузки на стадокинетическую систему спортсменов, занимающихся хоккеем и футболом.

### Материалы и методики исследования

Исследования проведены на базе учебно-научной лаборатории кафедры медико-биологических дисциплин Поволжской государственной академии физической культуры, спорта и туризма. В исследованиях участвовали 63 человека мужского пола, 36 из которых занимаются ситуационными видами спорта – хоккеем ( $n = 18$ ) и футболом ( $n = 18$ ). При спортивном стаже не менее 8 лет они имеют спортивную квалификацию от первого разряда до мастера спорта России. Контрольная группа состояла из студентов, не занимающихся спортом ( $n = 27$ ). Все исследуемые были практически здоровы и не имели ограничений для занятий спортом.

Исследования проводились в соревновательном периоде годичного тренировочного цикла. Оценку функционального состояния стадокинетической системы производили на стабилографическом аппаратно-программном комплексе «Стабилан 01-2» (ЗАО «ОКБ» «Ритм», Россия) путем анализа колебания центра давления. Устойчивость стадокинетической системы оценивали до и после ступенчато-возрастающей нагрузки. Испытуемый выполнял пробу Ромберга с открытыми глазами (52 с). После стабилографического теста испытуемый выполнял ступенчато-возрастающую нагрузку на велоэргометре «Еbike» (Германия) до достижения ЧСС, превышающей в конце ступени 170 уд/мин. Величина нагрузки на первой ступени составила 60 Вт (длительность 3 мин) и увеличивалась на 30 Вт на последующих ступенях (длительность 1 мин). ЧСС во время работы фиксировали с помощью пульсометра «POLAR FT7» (Финляндия). По окончании нагрузки испытуемый сразу же становился на стабилографическую платформу и выполнял тест Ромберга с открытыми глазами. Для оценки влияния ступенчато-возрастающей нагрузки на стадокинетическую систему спортсменов стабилографические показатели в тесте Ромберга с открытыми глазами сравнивали с показателями, полученными после велоэргометрического теста (таблица).

**Стабилографические показатели пробы Ромберга с открытыми глазами  
до и после ступенчато-возрастающей нагрузки (M ± σ) /**

**Stabilographic indicators of Romberg's tests with open eyes  
before and after stepwise increasing load (M ± σ)**

Показатели / Indicators	Проба Ромберга с открытыми глазами / Romberg's test with open eyes			Проба Ромберга с открытыми глазами после ступенчато- возрастающей нагрузки / Romberg's test with open eyes after stepwise increasing load		
	Контроль / Control	Футбол / Football	Хоккей / Hockey	Контроль / Control	Футбол / Football	Хоккей / Hockey
$Q_{x_1}$ , мм / $Q_{x_2}$ , mm	2,66±0,59	2,14±0,64	2,45±0,71	3,78±0,94*	3,62±0,77*	3,43±0,67*
$Q_{y_1}$ , мм / $Q_{y_2}$ , mm	4,28±0,89#	3,86±0,81	3,41±0,67	7,05±1,00*#	4,97±0,79*	4,85±0,91*
R, мм / R, mm	4,25±1,12	4,64±2,60	3,79±1,31^	9,04±98,13#	7,84±1,52*	5,96±0,81*^
$V_{ср}$ , мм/с / $V_{AV}$ , mm/sec	8,17±2,06#	6,21±1,77	4,49±2,68^	14,48±1,72*#	11,69±1,39*	9,06±2,27*^
$V_s$ , мм <sup>2</sup> /с / $V_s$ , mm <sup>2</sup> /sec	12,42±5,77#	8,11±3,67	7,26±3,38	23,24±6,86*#	13,07±3,34*	11,30±1,86*
$S_{элл}$ , мм <sup>2</sup> / $S_{ell}$ , mm <sup>2</sup>	113,06±30,0#	86,99±32,86	68,01±20,95^	478,01±70,26*#	312,56±33,18*	224,09± ±35,26*^
IV, усл. ед. / IV, cond. units	6,26±1,05#	4,11±0,67	5,20±1,35	9,56±3,50*#	7,47±1,74*	6,80±1,49*
OD, усл. ед. / OD, cond. units	43,41±11,75	39,37±8,94	44,25±13,70	50,59±10,44*#	43,09±10,85*	42,12±12,14
КФР, % / QBF, %	78,84±5,03#	91,27±3,24	91,56±2,89	69,59±7,19*#	76,69±5,28*	80,53 ±3,72*^
КРИНД, % / KRIND, %	14,65±6,03#	11,55±5,70	10,01±3,53	24,77±5,47*#	19,87±6,51*	16,91 ±4,10*^
НПВ, мм <sup>2</sup> /с / NPV, mm <sup>2</sup> /sec	0,21±0,09	0,12±0,46	0,17±0,11	0,45±0,72	0,29±0,67*	0,27±0,81*
СЛС, мм/с / SLS, mm <sup>2</sup> /sec	8,92±1,80#	6,48±1,13	5,93±1,61	27,90±8,62*#	12,71±2,42*	10,37 ±1,62*^

*Условные обозначения:* \* – статистические значимые изменения после ступенчато-возрастающей нагрузки по сравнению с тестом с открытыми глазами соответствующей группы ( $p < 0,05-0,001$ ), # – значимость различий с показателями спортсменов в тесте с открытыми глазами до и после ступенчато-возрастающей нагрузки ( $p < 0,05-0,001$ ), ^ – значимость различий с показателями футболистов в тесте с открытыми глазами до и после ступенчато-возрастающей нагрузки ( $p < 0,05-0,001$ ) /

*Symbols:* \* - statistically significant changes after stepwise increasing load in comparison with the open eyes test of the corresponding group ( $p < 0.05-0.001$ ); # - statistically significant differences with the athletes' performance in the test with their open eyes before and after stepwise increasing load ( $p < 0.05-0.001$ ); ^ - statistically significant differences with the indicators of football players in the test with their open eyes before and after stepwise increasing load ( $p < 0.05-0.001$ ).

Для анализа статокINETической устойчивости тела в вертикальной позе до и после ступенчато-возрастающей нагрузки использовали следующие стабиллографические показатели колебаний центра давления (ЦД):  $Q_x$ , мм – разброс по фронтальной плоскости;  $Q_y$ , мм – разброс по сагиттальной плоскости;  $R$ , мм – средний разброс;  $V_{ср}$ , мм/с – средняя линейная скорость колебания центра давления;  $V_s$ , мм<sup>2</sup>/с – скорость изменения площади статокинезиграммы; ELLS, мм<sup>2</sup> – площадь доверительного эллипса статокинезиграммы; IV, усл. ед. – индекс скорости; OD, усл. ед. – оценка движения; КФР, % – качество функции равновесия; КРИНД, % – коэффициент резкого изменения направления движения; НПВ, мм<sup>2</sup>/с – нормированная площадь векторограммы; СЛС, мм/с – среднее значение линейной скорости в процессе исследования.

Результаты представлены как средняя арифметическая выборки ( $M$ )  $\pm$  стандартное отклонение ( $\sigma$ ). Статистическую значимость различий между группами спортсменов и контроля определяли с помощью t-критерия Стьюдента для связанных и несвязанных выборок. Проверку на нормальность распределения в выборке определяли с помощью критерия Колмогорова–Смирнова. Обработка данных осуществлялась в программе «SPSS 20».

### Результаты исследования и обсуждение

Во многих научных работах показано, что спортсмены имеют более совершенную функцию регуляции равновесия тела как в обычных условиях до физической нагрузки, так и на фоне физического утомления по сравнению с неспортсменами. Однако сравнительный анализ стабиллографических показателей статокINETической устойчивости высококвалифицированных спортсменов, занимающихся футболом и хоккеем, в состоянии относительного покоя и под влиянием ступенчато-возрастающей нагрузки полностью не исследован. В свою очередь эффективность двигательных действий спортсмена в ситуационных видах спорта во многом зависит от устойчивости системы равновесия, особенно от вестибулярного аппарата, который имеет одно из ведущих значений в статокINETической системе человека, являясь информатором о положении гравитационной вертикали при перемещении тела, обеспечивая его ориентацию и перераспределение мышечного тонуса [6]. Все это диктует необходимость повышения функциональных возможностей статокINETической системы спортсмена, обеспечивающей ее адекватные реакции на окружающую среду [6], и существенно повышает значимость нашего исследования, направленного на изучение роли статокINETической системы футболистов и хоккеистов для достижения высоких спортивных результатов.

В наших экспериментах в пробе Ромберга с открытыми глазами большинство стабиллометрических показателей у хоккеистов и футболистов не отличались, однако средний разброс, средняя скорость перемещения центра давления и площадь эллипса были меньше у хоккеистов ( $p < 0,01-0,001$ ), что

отражает более совершенную регуляцию равновесия тела, обусловленную повышенной проприоцептивной чувствительностью постуральных мышц. Еще более высокие показатели  $V_{ср}$ ,  $V_s$ ,  $S_{элл}$ , IV, КРИНД, СЛС и меньший показатель КФР были выявлены в контроле ( $p < 0,05-0,001$ ), что характеризует низкую способность к сохранению вертикального положения тела по сравнению со спортсменами (см. таблицу).

Наши данные о способности поддерживать вертикальное положение тела в пробе Ромберга с открытыми глазами у спортсменов и неспортсменов противоречат данным одних исследователей [1, 7–9], показавшим одинаковую способность к поддержанию вертикальной позы, и согласуются с данными других [10, 11]. Следует заметить, что в результате систематических тренировок у хоккеистов и футболистов повышается устойчивость регуляторных механизмов равновесия тела вследствие адаптации рецепторов вестибулярного анализатора, что минимизирует амплитуду качания тела и увеличивает устойчивость при выполнении простых и сложных движений статического и динамического характера. Можно также предположить, что статистически значимые различия в способности к сохранению равновесия тела в пробе Ромберга с открытыми глазами между спортсменами и неспортсменами могут быть связаны с высокой спортивной квалификацией спортсменов, что согласуется с данными об уменьшении площади эллипса и увеличении качества функции равновесия с ростом квалификации спортсменов [12].

Под влиянием ступенчато-возрастающей нагрузки у спортсменов и неспортсменов произошло увеличение большинства стабилметрических показателей ( $p < 0,05-0,001$ ). Это повлияло на снижение интегрального показателя «качество функции равновесия», который дает представление о минимальной скорости изменения центра давления. Чем выше значение этого показателя, тем выше способность к поддержанию равновесия.

Снижение статокINETической устойчивости после ступенчато-возрастающей нагрузки может быть обусловлено как общими механизмами, так и специфическими, связанными с общей локализацией утомления в центральной нервной системе [13]. Общий механизм, возможно, обусловлен усиленной работой дыхательной и сердечно-сосудистой системы после мышечной нагрузки, что вызывает увеличение колебаний тела [2]. Специфические механизмы утомления, вероятно, связаны с метаболическими факторами утомления, накапливающимися в рабочих мышцах, что нарушает чувствительность проприоцептивной системы в этих мышцах и в целом статокINETическую устойчивость [2, 3, 13]. По мнению авторов [13], периферическое утомление в любых мышечных регионах влияет на центральную интеграцию и анализ поступающей сенсорной информации, что ведет к снижению статокINETической устойчивости спортсмена.

В полном соответствии с этим положением после ступенчато-возрастающей нагрузки у хоккеистов и футболистов устойчивость вертикального по-

ложения тела снизилась, что проявляется в увеличении стабилографических показателей (см. таблицу). Однако степень увеличения среднего разброса, средней скорости перемещения центра давления, площади эллипса, коэффициента резкого изменения направления движения, средней линейной скорости после мышечной нагрузки у хоккеистов менее выражена, чем у футболистов ( $p < 0,05-0,001$ ). Меньшая величина среднего разброса, коэффициента резкого изменения направления движения и площади эллипса у хоккеистов отражает более высокий уровень регуляции вертикального положения тела и оптимальность затрат в процессе удержания равновесия. Меньшая величина средней скорости перемещения центра давления и средней линейной скорости указывает на высокое качество работы системы управления движениями и повышенную проприоцептивную чувствительность постуральных мышц, что увеличивает интегральный показатель «качество функции равновесия» и статокINETическую устойчивость хоккеистов. Более высокая статокINETическая устойчивость и проприоцептивная чувствительность постуральных мышц хоккеистов до и после ступенчато-возрастающей нагрузки связаны со спецификой их двигательной деятельности, особенно с удержанием равновесия тела на скользкой опоре, а также с адаптацией рецепторов вестибулярного аппарата к различным видам ускорений, действующих на него в ходе систематических тренировок.

В контроле прирост большинства стабилографических показателей после мышечной нагрузки был значительно больше, чем у спортсменов, что привело к статистически значимым различиям в показателях  $Q_y$ ,  $R$ ,  $V_{ср}$ ,  $V_s$ ,  $IV$ ,  $OD$ ,  $S_{элл}$ , КФР, КРИНД, НПВ, СЛС ( $p < 0,05-0,001$ ) между контрольными испытуемыми и спортсменами, что обусловлено выраженным развитием утомления, накоплением молочной кислоты в рабочих мышцах, а также низким уровнем статокINETической устойчивости и физической работоспособности. В свою очередь, спортсмены имеют более высокий уровень статокINETической устойчивости и физической работоспособности, так как они смогли показать более высокую мощность ступенчато-возрастающей нагрузки на велоэргометре по сравнению с неспортсменами. Высокая сила мышц ног у спортсменов вносит значимый вклад в поддержание вертикального положения тела при статических и динамических нагрузках, что, вероятно, связано со спецификой их двигательной деятельности и изменением значимости проприоцептивной афферентации от суставов, связок и мышц конечностей при поддержании равновесия тела. Меньшие величины стабилометрических показателей колебания центра давления до и после мышечной нагрузки могут говорить о том, что спортсмены полагаются в большей степени на проприоцептивные сигналы от суставов нижних конечностей. Следовательно, в тренировочном процессе происходит большая афферентная стимуляция структур центральной нервной системы, что выражается в большем значении мышц, связок и суставов нижних конечностей в поддержании устойчивого вертикального положения тела у спортсменов во время покоя и движения.

Таким образом, в результате систематических тренировок у спортсменов повышается устойчивость регуляторных механизмов равновесия тела, т.е. взаимодействие между зрительной, проприоцептивной, вестибулярной сенсорными системами и центральной нервной системой, что способствует росту статокINETической устойчивости.

### Заключение

Наши данные подтверждают влияние специфики двигательной деятельности спортсмена на статокINETическую систему, выделяя общие и специфические особенности реализации функции равновесия тела. Более совершенная регуляция механизмов равновесия тела у спортсменов развивается вследствие адаптации рецепторов вестибулярного анализатора к механическим силам, которые периодически и многократно сообщают телу человека разнонаправленные ускорения во время систематических занятий спортом, а также развития более совершенной проприоцептивной чувствительности постуральных мышц.

В контроле выявлен более низкий уровень поддержания равновесия тела (по сравнению со спортсменами), который в значительно большей степени ухудшался под влиянием ступенчато-возрастающей нагрузки. Это связано с метаболическими факторами утомления, усиленной работой дыхательной и сердечно-сосудистой систем после мышечной нагрузки, что вызывает увеличение колебаний тела и снижает устойчивость его вертикального положения.

Статистически значимые различия в регуляции равновесия тела у хоккеистов и футболистов проявляются под влиянием ступенчато-возрастающей нагрузки. При этом статокINETическая устойчивость у хоккеистов выше, что подтверждают меньшие изменения стабилметрических показателей после ступенчато-возрастающей нагрузки. Это свидетельствует о повышении функциональных возможностей статокINETической системы и физической работоспособности хоккеистов. Данные показатели влияют на способность к произвольной и непроизвольной коррекции колебаний общего центра масс и, как следствие, расширение резервов вертикальной устойчивости тела.

### Литература

1. *Melnikov A.A., Savin A.A., Emelyanova L.V., Vikulov A.D.* Postural stability during static strain before and after a submaximal aerobic bicycle test in athletes // *J. Human Physiology.* 2012. Vol. 38, № 2. P. 176–181.
2. *Taylor J.L., Gandevia S.C.* A comparison of central aspects of fatigue in submaximal and maximal voluntary contractions // *J. Journal of Applied Physiology.* 2008. Vol. 104. P. 542–550.
3. *Gribble P.A., Hertel J.* Effect of lower-extremity muscle fatigue on postural control // *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation.* 2004. Vol. 85. P. 589–592.

4. Nazarenko A.S., Chinkin A.S. Cardiovascular, motor, and sensory responses to vestibular stimulation in athletes of different specializations // J. Human Physiology. 2011. Vol. 37, № 6. P. 726–732.
5. Gutierrez G.M., Jackson N.D., Dorr K.A., Margiotta S.E., Kaminski T.W. Effect of fatigue on neuromuscular function at the ankle // J. Sport Rehabilitation. 2007. № 4. P. 295–306.
6. Стрелец В.Г., Горелов А.А. Теория и практика управления вестибулярными реакциями человека в спорте и профессиональной деятельности. СПб. : Изд-во Военного института физической культуры, 1995. С. 72–83.
7. Asseman F.B., Caron O., Cremieux J. Are there specific conditions for which expertise in gymnastics could have an effect on postural control and performance? // J. Gait Posture. 2008. № 27. P. 76–81.
8. Зинурова Н.Г., Денисов К.Г., Кузиков М.М. Показатели статокINETической устойчивости спортсменов при адаптации к сложно-координационным нагрузкам // Вестник Южно-уральского государственного университета. Образование, здравоохранение, физическая культура. 2011. № 26. С. 127–130.
9. Vuillerme N., Nougier V. Attentional demand for regulating postural sway: the effect of expertise in gymnastics // Brain. Res. Bull. 2004. Vol. 15. P. 161.
10. Романова Ю.Н., Колесникова Е.А. Стабилографическая оценка позных реакций у спортсменов различных специализаций // Актуальные вопросы специализированных направлений в образовании и физической культуре : сб. статей по материалам региональной научно-практической конференции. Краснодар, 2000. С. 13–17.
11. Trembach A.B., Sliva S.S., Kurochkina E.L. Posture stability perfection and spectrum EEG mapping changes during gymnastics training in girls 4-7 years // J. Gait and Posture. 2005. Vol. 21. P. 14–17.
12. Капилевич Л.В., Бредихина Ю.П. Координация парных двигательных действий у спортсменов (на примере спортивных балльных танцев) // Бюллетень сибирской медицины. 2013. Т. 12, № 2. С. 204–210.
13. Николаев Р.Ю., Викулов А.Д., Мельников А.А. Особенности поддержания устойчивости вертикальной позы на фоне утомления мышц верхних и нижних конечностей у борцов // Известия ЮФУ. Технические науки. 2012. № 9. С. 251–255.

*Поступила в редакцию 27.05.2014 г. ;  
принята 17.07.2014 г.*

**Авторский коллектив:**

**Назаренко Андрей Сергеевич** – канд. биол. наук, доцент кафедры медико-биологических дисциплин Поволжской государственной академии физической культуры, спорта и туризма (г. Казань, Россия). E-mail: [Hard@inbox.ru](mailto:Hard@inbox.ru)

**Хаснутдинов Наиль Шарифьянович** – канд. биол. наук, доцент кафедры медико-биологических дисциплин Поволжской государственной академии физической культуры, спорта и туризма (г. Казань, Россия). E-mail: [Nahas@mail.ru](mailto:Nahas@mail.ru)

**Чинкин Абдулахат Сиразетдинович** – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой медико-биологических дисциплин Поволжской государственной академии физической культуры, спорта и туризма (г. Казань, Россия). E-mail: [Enimbd@mail.ru](mailto:Enimbd@mail.ru)

\*Andrey S. Nazarenko, Nail Sh. Khasnutdinov, Abdoulakhat S. Chinkin

*Department of Medical and Biological Sciences, Faculty of Physical Culture and Sport, Volga Region State Academy of Physical Culture, Sport and Tourism, Kazan, Republica of Tatarstan, Russian Federation.*

E-mail: [Hard@inbox.ru](mailto:Hard@inbox.ru)

### **Influence of stepwise increasing load on statokinetic system of hockey and soccer players**

The aim of our research was to study the influence of stepwise increasing load on statokinetic system of hockey and soccer players. We found out that there were disparities in maintaining the balance between hockey players and footballers in Romberg's test with open eyes. The most significant shifts of stabilometric indicators, of both athletes and non-athletes, were observed under the influence of stepwise increasing load, indicating an important role in the reducing of muscle fatigue statokinetic sustainability. Influenced by stepwise increasing of load in hockey and soccer, the stability of the vertical position of the body decreased which results in the increase of stabilometric indicators.

However, the degree of the increase in the average spread, the average velocity of the center of pressure, the area of the ellipse, the coefficient of sharp changes of direction and the average linear velocity of hockey players are less expressed than of soccer players.

In the control group, the growth of most of stabilometric indicators after muscular exercise was significantly greater than that of athletes, which resulted in the statistically significant difference of  $Q_y$ ,  $R$ ,  $V_{AV}$ ,  $V_S$ ,  $IV$ ,  $OD$ ,  $S_{ell}$ ,  $QBF$ ,  $KRIND$ ,  $NPV$ ,  $SLS$  between the control group and athletes, due to the development of severe fatigue, the accumulation of lactic acid in the working muscles, as well as the low level of statokinetic stability and physical performance. In their turn, the athletes have a higher level of statokinetic stability and physical performance, as they were able to perform more powerful stepwise increasing load at the cycle ergometer in comparison to non-athletes. The high leg muscle strength of athletes makes a significant contribution to maintaining the vertical position of the body under static and dynamic loads, which is probably due to their specific motor activity and the changing of significance of proprioceptive afferent joints, ligaments and muscles of the extremities, while maintaining the balance of the body. Smaller stabilometric indicators of oscillations of the center of pressure before and after a muscular exercise may indicate that athletes, especially hockey players, rely more on proprioceptive signals from the joints of the lower extremities.

Consequently, in the training process there is a large stimulation of afferent structures of the central nervous system, resulting in a higher value of the muscles, ligaments and joints of the extremities in maintaining sustainable vertical position of the athlete's body during the rest, movement and orientation in the space.

**Keywords:** statokinetic stability; stabilometric indicators; stepwise increasing load; body balance; physical fatigue; athletes.

*The article contains 1 table, 13 ref.*

### References

1. Melnikov AA, Savin AA, Emelyanova LV, Vikulov AD. Postural stability during static strain before and after a submaximal aerobic bicycle test in athletes. *Human Physiology*. 2012;38(2):176-181. doi: [10.1134/S0362119712020168](https://doi.org/10.1134/S0362119712020168)
2. Taylor JL, Gandevia SC. A comparison of central aspects of fatigue in submaximal and maximal voluntary contractions. *Journal of Applied Physiology*. 2008;104:542-550. doi: [10.1152/jappphysiol.01053.2007](https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01053.2007)
3. Gribble PA, Hertel J. Effect of lower-extremity muscle fatigue on postural control. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*. 2004;85:589-592. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.apmr.2003.06.031>
4. Nazarenko AS, Chinkin AS. Cardiovascular, motor, and sensory responses to vestibular stimulation in athletes of different specializations. *Human Physiology*. 2011;37(6):726-732. doi: [10.1134/S0362119711050161](https://doi.org/10.1134/S0362119711050161)
5. Gutierrez GM, Jackson ND, Dorr KA, Margiotta SE, Kaminski TW. Effect of fatigue on neuromuscular function at the ankle. *J. Sport Rehabilitation*. 2007;4:295-306.
6. Strelets VG, Gorelov AA. Teoriya i praktika upravleniya vestibulyarnymi reaktsiyami cheloveka v sporte i professional'noy deyatelnosti [Theory and practice of management of vestibular motor activity of human in sport and professional activity]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo Voennogo instituta fizicheskoy kul'tury; 1995. 72-83 p. In Russian
7. Asseman FB, Caron O, Cremieux J. Are there specific conditions for which expertise in gymnastics could have an effect on postural control and performance? *Gait Posture*. 2008;27:76-81. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.gaitpost.2007.01.004>
8. Zinurova NG, Denisov KG, Kuzikov MM. Indicators of statokinetic stability of sportsmen at adaptation to is difficult-coordination loadings. *Vestnikyuzhno-ural'skogo gosudarstvennogouniversiteta. Seriya: obrazovanie, zdravookhranenie, fizicheskaya kul'tura*. 2011;26:127-130. In Russian
9. Vuillerme N, Nougier V. Attentional demand for regulating postural sway: the effect of expertise in gymnastics. *Brain Research Bulletin*. 2004;15:161-165. doi: [10.1016/j.brainresbull.2004.02.006](https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2004.02.006)
10. RomanovaYuN, Kolesnikova EA. Stabilograficheskaya otsenka poznykh reaktsiy u sportsmenov razlichnykh spetsializatsiy [Stabilographic assessment of late reactions of athletes of various specializations]. *Aktual'nye voprosy spetsializirovannykh napravleniy v obrazovanii i fizicheskoy kul'ture* [In: Topical issues of the specialized directions in education and physical culture]. Krasnodar: Izdatel'stvo Kubanskogo gosudarstvennogo universiteta fizicheskoy kul'tury, sporta i turizma; 2000. p. 13-17. In Russian
11. Trembach AB, Sliva SS, Kurochkina EL. Posture stability perfection and spectrum EEG mapping changes during gymnastics training in girls 4-7 years. *Gait and Posture*. 2005;21:14-17. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0966-6362\(05\)80015-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0966-6362(05)80015-3)
12. Kapilevich LV, Bredikhina JuP. Pair motor coordination actionin sportsmen (on the example of ballroom dancing). *The Bulletin of Siberian medicine*. 2013;12(2):204-210. In Russian
13. Nikolaev RY, Vikulov AD, Melnikov AA. Peculiarities of postural stability during physical fatigue of higher and lower extremities in fighters. *Izvestiya Yuzhnogo Federal'nogo Universiteta. Tekhnicheskie nauki—Izvestiya SFedU. Engineering Sciences*. 2012;9:251-255. In Russian

Received 27 May 2014;

Accepted 17 July 2014

Nazarenko AS, Khasnutdinov NSh, Chinkin AS. Influence of stepwise increasing load on statokinetic system of hockey and soccer players. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):176-185. In Russian, English summary