

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

---

# ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

## БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

---

---

*Научный журнал*

---

---

2013

№ 1 (21)

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

## НАУЧНО-РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

**Майер Г.В.**, д-р физ.-мат. наук, проф. (председатель); **Дунаевский Г.Е.**, д-р техн. наук, проф. (зам. председателя); **Ревушкин А.С.**, д-р биол. наук, проф. (зам. председателя); **Катунин Д.А.**, канд. филол. наук, доц. (отв. секретарь); **Берцун В.Н.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Воробьёв С.Н.**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; **Гага В.А.**, д-р экон. наук, проф.; **Галажинский Э.В.**, д-р психол. наук, проф.; **Глазунов А.А.**, д-р техн. наук, проф.; **Голиков В.И.**, канд. ист. наук, доц.; **Горцев А.М.**, д-р техн. наук, проф.; **Гураль С.К.**, д-р пед. наук, проф.; **Демешкина Т.А.**, д-р филол. наук, проф.; **Демин В.В.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Ершов Ю.М.**, канд. филол. наук, доц.; **Зиновьев В.П.**, д-р ист. наук, проф.; **Канов В.И.**, д-р экон. наук, проф.; **Кузнецов В.М.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Кулижский С.П.**, д-р биол. наук, проф.; **Парначёв В.П.**, д-р геол.-минер. наук, проф.; **Портнова Т.С.**, канд. физ.-мат. наук, доц., директор Издательства НТЛ; **Потекаев А.И.**, д-р физ.-мат. наук, проф.; **Прозументов Л.М.**, д-р юрид. наук, проф.; **Прозументова Г.Н.**, д-р пед. наук, проф.; **Пчелинцев О.А.**, зав. редакционно-издательским отделом ТГУ; **Рыкун А.Ю.**, д-р социол. наук, доц.; **Сахарова З.Е.**, канд. экон. наук, доц.; **Слизов Ю.Г.**, канд. хим. наук, доц.; **Сумарокова В.С.**, директор Издательства ТГУ; **Сущенко С.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Тарасенко Ф.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Татьянин Г.М.**, канд. геол.-минер. наук, доц.; **Унгер Ф.Г.**, д-р хим. наук, проф.; **Уткин В.А.**, д-р юрид. наук, проф.; **Черняк Э.И.**, д-р ист. наук, проф.; **Шилько В.Г.**, д-р пед. наук, проф.; **Шрагер Э.Р.**, д-р техн. наук, проф.

### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ ЖУРНАЛА «ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА. БИОЛОГИЯ»

**Кулижский С.П.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. почвоведения и экологии почв, директор Биологического института (председатель); **Астафурова Т.П.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. агрономии, директор Сибирского ботанического сада ТГУ (зам. председателя); **Гуреева И.И.**, д-р биол. наук, проф., зав. Гербарием П.Н. Крылова (зам. председателя); **Москвитина Н.С.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. зоологии позвоночных и экологии (зам. председателя); **Акимова Е.Е.**, канд. биол. наук, старший преподаватель кафедры экологической и сельскохозяйственной биотехнологии ТГУ (отв. секретарь); **Кривова Н.А.**, д-р биол. наук, проф.; **Бушов Ю.В.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. физиологии человека и животных; **Данченко А.М.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. лесоведения и зеленого строительства; **Пяк А.И.**, д-р биол. наук, проф. каф. ботаники; **Свиридова Т.П.**, канд. биол. наук, зам. директора Сибирского ботанического сада ТГУ; **Стегний В.Н.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. цитологии и генетики.

## СОДЕРЖАНИЕ

### АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

<b>Середина В.П.</b> Резервы калия в почвах Западно-Сибирской равнины.....	7
<b>Соколов Д.А., Кулижский С.П.</b> Сингенетичность формирования растительного покрова и окислительно-восстановительных систем в почвах отвалов каменугольных разрезов .....	22

### БОТАНИКА

<b>Андреяшкина Н.И.</b> Современное состояние равнинных и горных растительных сообществ: состав и структура (полуостров Ямал, Полярный Урал).....	30
<b>Королук А.Ю., Намзалов Б.Б., Дулепова Н.А., Санданов Д.В.</b> Фитоценотическое разнообразие и пространственная структура растительного покрова ландшафта сосновой лесостепи (бассейн р. Джиды, Республика Бурятия) .....	44
<b>Олонова М.В., Чжанг Д., Бекет У.</b> Материалы к выделению ключевых ботанических территорий Алтайской горной страны.....	59

### ЗООЛОГИЯ

<b>Андрианова А.В.</b> Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС.....	74
<b>Веснина Л.В., Пермякова Г.В.</b> Динамика численности и особенности распределения разновозрастных особей жаброногого рачка <i>Artemia</i> в глубоководном озере Большое Яровое (Алтайский край) .....	89

### ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

<b>Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Шумейко Е.В., Кузнецов Вл.В.</b> Реализация раннего этапа онтогенеза сосны обыкновенной на фоне токсичных концентраций ионов меди.....	103
<b>Ефимова М.В., Мануйлова А.В., Малофий М.К., Карташов А.В., Кузнецов Вл.В.</b> Влияние brassinosteroidов на формирование защитных реакций проростков рапса в условиях засоления.....	118

### ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

<b>Крутенкова Е.П., Есипенко Е.А., Рязанова М.К., Ходанович М.Ю.</b> Влияние эмоциональных изображений на решение когнитивных задач.....	129
<b>Ходанович М.Ю., Гуль Е.В., Зеленская А.Е., Пан Э.С., Кривова Н.А.</b> Влияние долговременного ослабления геомагнитного поля на агрессивность лабораторных крыс и активацию опиоидергических нейронов .....	146

## ЦИТОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

<b>Островерхова Н.В., Конусова О.Л., Кучер А.Н., Погорелов Ю.Л., Белых Е.А., Воротов А.А.</b> Популяционно-генетическая структура медоносной пчелы ( <i>Apis mellifera</i> L.) в районе д. Леботёр Чаинского района Томской области .....	161
<b>Усов К.Е., Вассерлауф И.Э., Коханенко А.А., Олюшина Д.И., Сарухания М.С., Стегний В.Н.</b> Анализ трехмерной организации политенных хромосом в ядрах трофоцитов <i>Drosophila virilis</i> (Diptera: Drosophilidae).....	173

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

<b>Пяк А.И., Ревушкин А.С.</b> Ранние стадии формирования растительного покрова в нивационных нишах Курайского хребта (Юго-Восточный Алтай).....	184
<b>Крюкова К.А., Пинаева Н.В.</b> История фенологических наблюдений в Томске и Томской губернии .....	191
<b>СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ</b> .....	198

## CONTENTS

## AGROCHEMISTRY AND SOIL SCIENCE

<b>Seredina V.P.</b> Reserve of potassium in soils of the West Siberian plain.....	7
<b>Sokolov D.A., Kulizskiy S.P.</b> Singenesys of vegetation cover and redox systems forming in soils of burrows of coal-pits .....	22

## BOTANY

<b>Andreyashkina N.A.</b> Contemporary conditions of plain and mountain phytocenoses: composition and structure (the Yamal penincula, the Polar Urals).....	30
<b>Korolyuk A.Yu., Namzalov B.B., Dulepova N.A., Sandanov D.V.</b> Phytocoenotic diversity and spatial structure of pine forest-steppe landscapes (Dzhida river basin, Republic of Buryatia) .....	44
<b>Olonova M.V., Zhang D., Beket U.</b> On the identification of Important Plant Areas on Altai Mountain Country.....	59

## ZOOLOGY

<b>Andrianova A.V.</b> Dynamics of Yenisei zoobenthos evolution in the downstream of Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station .....	74
<b>Vesnina L.V., Permyakova G.V.</b> Dynamics of number and distribution of uneven-age individuals of <i>Artemia</i> in deep-water Bolshoe Yarove lake (Altaysky kray).....	89

## PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

<b>Ivanov Yu.V., Savochkin Yu.V., Shumeiko E.V., Vladimir V. Kuznetsov VI.V.</b> Implementation of scots pine's early ontogenetic stage against copper toxic effect.....	103
<b>Efimova M.V., Manuylova A.V., Malofiy M.K., Kartashov A.V., Kuznetsov VI.V.</b> Influence of brassinosteroids on forming protective reactions in rape seedlings under salinity .....	118

## HUMAN AND ANIMALS PHYSIOLOGY

<b>Krutenkova E.P., Esipenko E.A., Ryazanova M.K., Khodanovich M.Yu.</b> Emotional pictures impact on cognitive tasks solving .....	129
<b>Khodanovich M.Yu., Gul E.V., Zelenskaja A.E., Pan E.S., Krivova N.A.</b> Effect of long-term geomagnetic field weakening on aggressiveness of rats and opioidergic neurons activation.....	146

## CYTOLOGY AND GENETICS

<b>Ostroverkhova N.V. , Konusova O.L., Kucher A.N., Pogorelov Yu.L., Belykh E.A., Vorotov A.A.</b> Population genetic structure of honey bee ( <i>Apis mellifera</i> L.) in the village of Leboter in Chainskiy district of Tomsk region.....	161
---	-----

<b>Usov K.E., Wasserlauf I.E., Kokhanenko A.A., Olushina D.I., Sarukhanya M.S., Stegny V.N.</b> Analysis of three-dimensional organization of polytene chromosomes in the nucleus nurse cells <i>Drosophila virilis</i> (Diptera: Drosophilidae).....	173
---	-----

### BRIEF REPORTS

<b>Pyak A.I., Revushkin A.S.</b> Early stages of vegetation cover formation in the nivationsnische of the Kuraiskiy ridge (South-Eastern Altai).....	184
<b>Kryukova K.A., Pinaeva N.V.</b> History phenological observations in Tomsk and Tomsk province.....	191
<b>INFORMATION ABOUT THE AUTHORS</b> .....	198

## АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.41

doi: 10.17223/19988591/21/1

**В.П. Середина**

*Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)*

### **РЕЗЕРВЫ КАЛИЯ В ПОЧВАХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ**

*Представлены результаты многоуровневого и многопланового исследования резервов калия наиболее распространенных почв бореального и суббореального поясов Западно-Сибирской равнины. Экспериментально обосновано, что состояние и соотношение калийных резервов является результатом функционирования совокупности калийсодержащих компонентов (калийной системы), характер которой определяется минералогическим составом, генетическими, геохимическими и физико-химическими особенностями почв. Применительно к определенным почвообразующим породам и соответствующим им группам почв показана направленность изменений основных резервов калия. Установленные пространственно-географические закономерности разнокачественности калийных резервов различных типов почв Западной Сибири дают возможность реализации дифференцированного подхода к обоснованию масштабов применения калийных удобрений и различных видов почвоулучшителей.*

**Ключевые слова:** калий; резервы; почвы; Западно-Сибирская равнина; почвообразующие породы.

#### **Введение**

Среди множества элементов, принимающих участие в почвенно-геохимических процессах, калию принадлежит особая роль. Во-первых, его поведение в почвах адекватно отражает как динамические, так и статические изменения в условиях почвообразования и направленности трансформационных преобразований почвы, в том числе и тех, которые вызваны антропогенной деятельностью. Во-вторых, калий – активный участник всех почвенно-биологических процессов, поэтому его поведение в почвах в значительной степени определяет качество и уровень состояния экосистем. Вот почему калий, несмотря на широкое распространение калийсодержащих минералов в почвах и высокий кларк в литосфере, относится к тем элементам, которые всегда были в поле внимания теоретиков и практиков [1. С. 16].

Несмотря на имеющиеся публикации, раскрывающие некоторые аспекты поведения калия в различных типах почв, в настоящее время нет достаточной информации о роли минералогического состава почв и связи трансформаций калийсодержащих минералов с интенсивностью и направленностью почвообразовательных процессов, а также полного представления о вели-

чине и соотношении резервов калия, рассматриваемых как следствие функционирования совокупности калийсодержащих компонентов. Не в полной мере выявлено влияние разнокачественности почвообразующих пород и важнейших почвенных процессов в формировании калийных резервов. Прежде всего это касается огромной по площади, контрастной по климатическим условиям и особенностям почвообразовательных процессов территории Западно-Сибирской равнины. В представленной работе рассматриваются результаты экспериментальных исследований внутрипрофильного и внутриландшафтного распределения резервов калия. Применительно к определенным почвообразующим породам и соответствующим им группам почв показаны состояние и соотношение резервов калия – общих, непосредственных, потенциальных и ближних, а также изучены факторы и процессы, определяющие геохимические особенности их распределения.

### **Материалы и методики исследования**

Объектами исследования являются калийные резервы различных типов почв (автоморфных, полугидроморфных, гидроморфных и аллювиальных), формирующихся на наиболее распространенных в южной части Западно-Сибирской равнины почвообразующих породах. Почвообразующими породами Западно-Сибирской равнины являются главным образом рыхлые отложения четвертичного возраста [2. С. 26–35]. Для четвертичных пород характерны наличие большого количества генетических типов отложений, значительная пестрота фаций, что связано с палеогеографическими условиями осадконакопления. В целом наблюдается четкая широтная и долготная зональность, как в генезисе, так и в составе отложений. В южной тайге и подтайге почвообразующими породами служат в основном глинистые отложения нижне- и среднечетвертичного возраста, лежащие на неогеновых глинах. Лесостепная и степная зоны характеризуются широким распространением суглинков и супесей с подчиненными прослоями песков. Выделяются субаэральные и озерно-аллювиальные фации. Субаэральные отложения имеют ритмическое строение и состоят из ритмопачек почв и пород [3]. Озерно-аллювиальные фации занимают пониженные участки равнины с отметками ниже 130–127,5 м. Выполнены они отложениями карасукской свиты средне-верхнечетвертичного возраста и сложены суглинками, супесями и песками. Верхнечетвертичные отложения покрывают почти все элементы рельефа, как водораздельные поверхности и их склоны, так и высокие террасы рек. По генезису они являются лессовидными породами, сформировавшимися под влиянием преимущественно субаэральных процессов – делювиальных, пролювиальных, с возможным участием эолового фактора. Эти породы выступают в качестве почвообразующих. На них сформированы наиболее распространенные с самым благоприятным комплексом свойств почвы Западно-Сибирской равнины. Аллювиальные отложения пойм чрез-

вычайно пестры по литологическому составу и фациально изменчивы. Они подразделяются по характеру пойменной фации на два основных типа: супесчано-песчаные и преимущественно суглинистые. Различие генезиса пород, наложение сингенетических и диагенетических процессов определили разнообразие минералогического и гранулометрического состава почв и обусловили значительные различия в резервах калия.

В целях оценки доступности запасов калия для растений проведен дифференцированный учет их по Н.И. Горбунову [4. С. 186–187]. В соответствии с этим нами выделен общий резерв калия, включающий три группы: непосредственный, ближний и потенциальный. Следуя за Н.И. Горбуновым, калий, который определяется при помощи агрохимических вытяжек (принятых для данного типа почв), мы называем непосредственным резервом, так как именно эти катионы калия в течение 5–10 лет непосредственно извлекаются растениями и принимают участие в обеспечении растений данным элементом. Непосредственный резерв представлен калием растворимых солей и калием поглощающего комплекса. Количество калия, находящегося в илистой фракции почв, мы называем ближним резервом. В него входит межслоевой калий в набухающих минералах (монтмориллонит, бейделлит, вермикулит) и межслоевой калий в ненабухающих высокодисперсных минералах (мусковит, биотит, иллит). Выделение ближнего резерва основано на том, что из илистой фракции почв растения будут извлекать калий в том случае, когда исчерпаны его запасы в непосредственном резерве. Калий, содержащийся во фракции  $> 0,001$  мм и входящий в состав основных и кислых полевых шпатов и крупнозернистых слюд, мы называем потенциальным резервом. Из потенциального резерва калий извлекается в ходе процессов выветривания в течение длительного времени, переходя постепенно в ближний и непосредственный резервы.

Исходными параметрами для расчета резервов являются: содержание  $K_2O$  в почве в целом, во фракции менее 0,001 мм, в агрохимической вытяжке и количество фракции менее 0,001 мм в почве в процентах. Все аналитические исследования выполнены с использованием общепринятых в почвоведении методов.

### Результаты исследования и обсуждение

В малом биологическом и большом геологическом круговоротах веществ минералам принадлежит особое место – как источникам необходимых живой природе элементов. Каждый элемент сосредоточен в определенных минералах. В частности, калий в значительном количестве содержится в полевых шпатах, слюдах и иллитах. Современное агротехногенное воздействие на почвы и почвенный покров в значительной степени интенсифицирует процессы преобразования тонкодисперсных глинистых минералов как наиболее реакционноспособных компонентов [5]. Особое значение при этом имеют вопросы активизации, мобилизации и иммобилизации ряда элементов, прежде всего калия, поскольку калийное состояние почв необходимо рассматривать как функцию их минералогического состава. В связи с этим

необходим мониторинг не только минеральной основы почв, но и функционально связанных с ней многоуровневых резервов калия.

Рассмотрим экспериментальные материалы о состоянии резервов калия в автоморфных почвах, развитых на лессовидных суглинках. Из табл. 1 следует, что в ряду исследованных почв (дерново-подзолистые – серые лесные – черноземы) максимальными общими резервами калия (1905–1950 мг на 100 г почвы) характеризуются темно-серые лесные почвы и черноземы выщелоченные.

Т а б л и ц а 1

**Резервы калия в автоморфных почвах, развитых на лессовидных суглинках, мг/ 100 г почвы**

Горизонт	Глубина, см	Общий	Потенциальный	Ближний	Непосредственный
Дерново-подзолистые тяжелосуглинистые					
A <sub>1</sub>	3–13	1784	1360	411	13,2
A <sub>2</sub>	19–29	1754	1531	218	5,3
B <sub>1</sub>	62–72	2101	1150	929	21,7
C	200–210	2086	1360	710	15,9
Дерново-подзолистые легкосуглинистые					
A <sub>1</sub>	2–12	1490	1186	297	6,7
A <sub>2</sub>	16–26	1533	1284	246	3,2
B <sub>1</sub>	60–70	1463	675	774	14,0
C	190–200	1550	718	816	16,4
Светло-серые лесные					
A <sub>1</sub>	0–10	1545	1052	482	10,9
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	20–30	1513	1099	405	8,7
B <sub>1</sub>	66–76	1490	592	875	22,9
C	185–195	1517	630	866	20,9
Серые лесные					
A <sub>1</sub>	0–10	1590	1056	518	16,4
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	21–31	1653	1082	557	13,5
B <sub>1</sub>	70–80	1813	968	825	19,8
C <sub>k</sub>	160–170	1917	1159	740	18,4
Темно-серые лесные					
A <sub>1</sub>	0–10	1905	1050	835	19,6
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	29–39	1810	1088	706	15,9
B <sub>1</sub>	70–80	1800	831	950	19,4
C <sub>k</sub>	140–150	1833	880	933	20,2
Черноземы выщелоченные					
A	0–10	1950	985	944	20,6
AB	43–53	1753	960	777	15,6
B	65–75	1667	877	775	14,7
C <sub>k</sub>	150–160	1743	809	918	15,7

Анализ крупнодисперсной фракции очень распространенных в различных почвенно-биоклиматических зонах Западной Сибири лессовидных отложений, выступающих в роли почвообразующих пород, позволяет сделать два важных почвенно-генетических заключения. Во-первых, при относительно малой доле в лессовидных отложениях крупнопылеватых и песчаных фракций доля минералов, приходящихся на калийсодержащие виды, в конечном счете, оказывается невысокой. Во-вторых, в составе калийсодержащих минералов названных фракций преобладают трудновыветриваемые представители алюмосиликатов. Следовательно, даже при интенсивном внутрипочвенном выветривании данных минералов вклад этих процессов в систему механизмов, обеспечивающих внутрипочвенное калийное состояние, по сравнению с вкладом тонкодисперсных глинистых минералов можно считать незначительным. Выявленные ранее [6, С. 21–25] типичные черты состава лессовидных суглинков – относительно тяжелый гранулометрический состав, значительное содержание гидрослюд (50–59%) и слюда-сметитовых смешаннослойных образований (30–39%) – определяют особенности многоуровневых калийных резервов формирующихся на этих породах почв.

Как показывают расчеты соотношений резервов калия (рис. 1), в автоморфных почвах, развитых на лессовидных суглинках, основное количество калия (50–80%) от общего его запаса сосредоточено в потенциальном резерве. Этот калий, связанный с частицами крупнее 0,001 мм и содержащийся в основных и кислых полевых шпатах и крупнозернистых слюдах, представляет собой труднодоступный запас для питания растений. Величина потенциального резерва калия находится в полном согласии с достаточно высокой степенью сохранности потенциальных запасов элементов питания для растений, заключенных в крупнодисперсной части почвы. В то же время выветривание калийсодержащих минералов в условиях данного региона осуществляется слабо, в связи с этим извлечение калия, находящегося в составе первичных минералов и представляющих собой потенциальный резерв, будет происходить медленно, в течение длительного времени. Поэтому основным источником пополнения доступного для растений калия является ближний резерв, заключающий в себе 24–48% калия от общего запаса. Данный резерв включает калий, находящийся в слоистых глинистых минералах почв.

Некоторые авторы [7, 8] предприняли попытку связать содержание гидрослюд в илистых фракциях как источник ближнего резерва калия с запасами обменного калия как интегрального показателя калийного состояния почв по обеспеченности растений этим элементом. При этом было установлено, что оценка территорий по запасам обменного калия и степени обеспеченности растений калием совпадает с ареалами, различающимися по количественным показателям содержания гидрослюд в почвах.

Из всех рассмотренных почв максимальный запас калия ближнего резерва, как по абсолютной, так и по относительной величине (% от общего), характерен для черноземов – почти половина всего запаса калия.

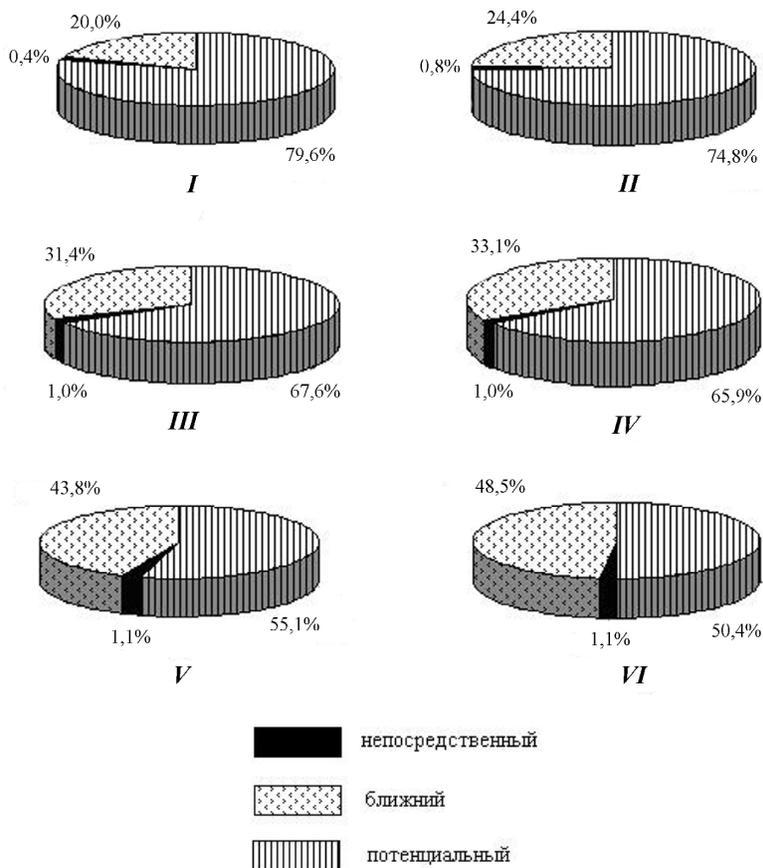


Рис. 1. Соотношение резервов калия в автоморфных почвах, % от общего: I – дерново-подзолистые легкосуглинистые ( $n = 3$ ); II – дерново-подзолистые тяжелосуглинистые ( $n = 3$ ); III – светло-серые лесные ( $n = 3$ ); IV – серые лесные ( $n = 3$ ); V – темно-серые лесные ( $n = 3$ ); VI – черноземы выщелоченные ( $n = 3$ )

В серых лесных почвах на долю ближнего резерва приходится около трети, а в дерново-подзолистых почвах – лишь пятая часть всего запаса калия, т.е. ближний резерв дерново-подзолистых почв в 2–3 раза меньше, чем черноземов. В дерново-подзолистых почвах, в отличие от черноземов, наблюдается значительное преобладание потенциального резерва над ближним. По величине ближнего резерва исследованные почвы можно расположить в следующий ряд: черноземы выщелоченные > серые лесные > дерново-подзолистые. В черноземных почвах максимальный резерв калия отмечается в верхней части почвенного профиля, в то время как в почвах с элювиально-иллювиальным профилем (дерново-подзолистых и серых лесных) – в иллювиальной толще, что связано с общим увеличени-

ем илистой фракции и иллювирированием высокодисперсных минералов и зольных элементов.

Наибольший интерес для питания растений представляет запас легкодоступных форм калия (обменного и водорастворимого), так называемый непосредственный резерв. В исследованных почвах он составляет весьма незначительную долю от общего запаса калия – 0,4–1,1%. Согласно ориентировочной шкале обеспеченности обменным калием, дерново-подзолистые, светло-серые и серые лесные почвы можно отнести к среднеобеспеченным для зерновых культур, низко – для корнеплодов и картофеля, очень низко – для овощных культур. Дерново-подзолистые почвы легкого гранулометрического состава (особенно супесчаные) относятся к почвам с критическим содержанием данной формы калия. Темно-серые лесные и выщелоченные черноземы являются высокообеспеченными обменным калием по отношению к зерновым культурам и среднеобеспеченными для картофеля, клубнеплодов и овощных культур. С точки зрения обеспеченности почв обменной формой калия, извлекаемого вытяжкой  $2n\text{ HCl}$  [9] (калий ближайшего резерва для питания растений), изученные почвы относятся к разным категориям. Дерново-подзолистые тяжелосуглинистые, светло-серые, серые лесные почвы являются среднеобеспеченными, а темно-серые и черноземы выщелоченные – повышено обеспеченными. Выявленные запасы обменного калия, а также неодинаковая степень обеспеченности почв данной формой свидетельствуют о том, что почвы, принадлежащие к различным генетическим типам и различающиеся по гранулометрическому составу, обладают различным калийным резервом. В одних почвах (темно-серые лесные и черноземы выщелоченные) он может обеспечить благоприятные условия для выращивания сельскохозяйственных культур, в других (дерново-подзолистые и серые лесные) – менее благоприятные. В дерново-подзолистых почвах легкого гранулометрического состава этот резерв калия совершенно недостаточен для роста и развития растений.

Природа разнокачественности калийного состояния почв, как нам представляется, прежде всего является функцией почвообразующей породы, поскольку она служит исходным минеральным субстратом, на который воздействуют все другие факторы почвообразования. Именно исходный минеральный субстрат во многом определяет состав и свойства почв. Примером чрезвычайно большой разнокачественности почв может служить Западно-Сибирский регион, почвообразующие породы которого довольно разнообразны и имеют сложную историю своего формирования [10]. Наряду с мощным покровом субэаральных средне- и верхнечетвертичных лесовидных суглинистых отложений, на которых широкое развитие получили автоморфные почвы, значительное распространение имеют денудационные мезокотловины, выполненные горизонтальными озерными и озерно-аллювиальными отложениями, в разной степени минерализованными, перекрытыми маломощным чехлом пролювиально-делювиальных суглинков, супе-

сей и реже песков (Барабинская лесостепь, Кулунда). Озерно-аллювиальные фации особенно характерны для лесостепной и степной зон; на них, соответственно, сформировались полугидроморфные и гидроморфные почвы, обычно засоленные и солонцеватые. Для того чтобы более наглядно проследить роль почвообразующих пород в формировании калийного режима почв, мы сочли возможным сравнить резервы калия почв, развитых на песчаных и супесчаных озерных отложениях, с резервами калия почв, развитых на лёссовидных суглинках.

Из такого сопоставления вытекает, что при близких значениях общих резервов потенциальные резервы почв, сформированных на озерно-аллювиальных отложениях (рис. 2), достаточно велики и составляют 86–92% от общего резерва, что почти в два раза выше, чем в почвах, сформированных на лёссовидных суглинках.

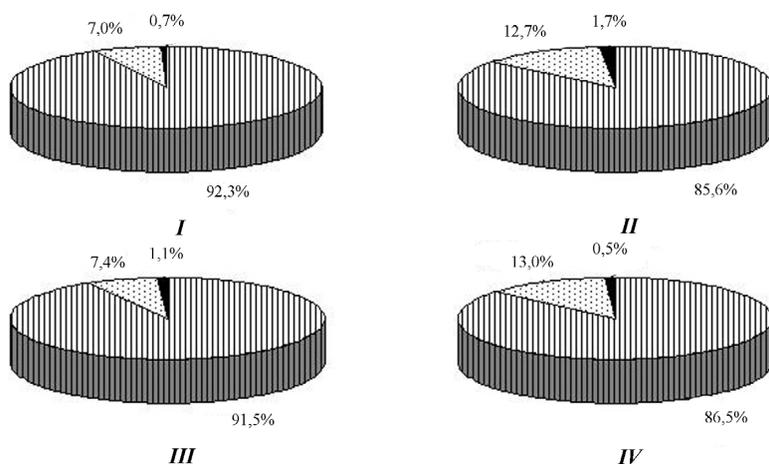


Рис. 2. Соотношение резервов калия в почвах, развитых на озерно-аллювиальных отложениях, % от общего:

I – темно-каштановая; разрез 7; II – солонец лугово-степной, разрез 5;  
 III – солончак луговой, разрез 6; IV – луговая солончаковатая, разрез 4.  
 Обозначения резервов те же, что и на рис. 1

Минералогические исследования песчаных и супесчаных озерно-аллювиальных отложений, являющихся почвообразующими породами почв Центральной Кулунды (табл. 2), обнаруживают полимиктовый состав и значительное количество калийсодержащих минералов – полевых шпатов, первичных слюд, сосредоточенных преимущественно во фракциях крупного и мелкого песка.

Доля этих фракций является преобладающей в гранулометрическом составе данных почв, что и определяет достаточно высокие потенциальные резервы. Профильное распределение потенциальных резервов находится в

обратной зависимости от содержания илистых частиц в почве: в тех горизонтах, где количество последних увеличивается, соответственно уменьшается величина потенциальных резервов. Полученные результаты подтверждают исследования Н.П. Чижиковой с соавт. [11], проведенные для сопредельной с Кулундой территории Барабинской лесостепи. Они свидетельствуют о том, что количество в почвах кварца, полевых шпатов, первичных слюд в большей степени зависит от гранулометрического состава, особенностями которого в исследуемых почвах являются слоистость и увеличение доли песчаных фракций вниз по профилю, особенно в почвообразующей породе.

Таблица 2

**Содержание кварца и полевых шпатов в песчаных фракциях почв, развитых на озёрно-аллювиальных отложениях (% на легкую фракцию)**

Горизонт	Глубина, см	Размер фракций, мм			
		> 0,25		0,1–0,25	
		Кварц	Полевые шпаты	Кварц	Полевые шпаты
1	2	3	4	5	6
Темно-каштановая, разрез 7					
A <sub>пах</sub>	0–10	80	20	65	35
C <sub>к</sub>	9–100	75	25	70	30
Солонец лугово-степной, разрез 5					
A	0–10	70	30	85	15
C <sub>к</sub>	65–75	70	30	75	25
Солончак луговой, разрез 6					
A <sub>к</sub>	0–10	70	30	75	25
C <sub>к</sub>	68–78	85	15	65	35
Луговая солончаковатая, разрез 4					
A <sub>лгр</sub>	0–3	70	30	80	20
C <sub>к</sub>	90–100	70	30	65	35

Ближний резерв калия, являющийся природным возобновителем подвижного, в почвах Центральной Кулунды колеблется от 138 до 302 мг на 100 г почвы, что составляет небольшую величину от общего (всего лишь 7–13%). По возрастанию доли ближнего резерва исследуемые почвы можно расположить в следующий ряд: солончак луговой < темно-каштановая < солонец лугово-степной < луговая солончаковатая. Относительное содержание ближних резервов также указывает на то, что в тяжелых по гранулометрическому составу почвах – солонце лугово-степном и луговой солончаковатой почве – доля ближнего резерва от общего выше и составляет около 13%. Ближние резервы более легких почв (темно-каштановой и солончака лугового) составляют всего лишь 7% от общего. Профильное распределение ближних

резервов не отражает их дифференциации по генетическим горизонтам, а определяется, главным образом, слоистостью почвообразующих пород.

Величины непосредственных резервов почв, развитых на озерно-аллювиальных отложениях, изменяются от 12 до 33 мг на 100 г почвы, что составляет 0,69–1,66% от общего резерва. Характер профильного распределения непосредственных резервов подчиняется одной общей закономерности – величина их максимальна в верхнем горизонте и постепенно убывает вниз по профилю. Это накопление можно связать с развитием процессов биологической аккумуляции, хотя в случае с луговым солончаком и луговой солончаковой почвой возможна гидрогенная аккумуляция этого элемента. Поэтому величина непосредственных резервов калия в нижних горизонтах данных почв заметно больше, чем в темно-каштановой почве, занимающей автономные позиции ландшафта. Данный ряд почв, за исключением темно-каштановой почвы, отличается высоким содержанием легкорастворимых солей. Как считает Н.И. Базилевич [12], в таких почвах велика доля участия калия в общем балансе минеральных веществ, особенно в биогенно-аккумулятивных горизонтах. Повышенное содержание подвижного калия в верхней части профиля сопряженного ряда почв хорошо согласуется с результатами анализа водной вытяжки, согласно которым максимальное скопление солей приурочено также к верхним горизонтам.

Таким образом, по содержанию общего калийного резерва почвы, развитые на озерно-аллювиальных отложениях, близки к выщелоченным черноземам на лессовидных суглинках. Вместе с тем сопоставление ближних резервов почв, сформированных на разнокачественных почвообразующих породах, показывает, что в почвах, развитых на озерно-аллювиальных отложениях, ближние резервы калия в 3–4 раза меньше, чем в почвах на лессовидных суглинках. Это связано со спецификой гранулометрического состава данных отложений, характерной чертой которого является преобладание песчаных фракций, обогащенных первичными калийсодержащими минералами.

Еще более существенное влияние на величину резервов калия оказывает аллювиальное почвообразование, для которого, как следует из работ Г.В. Добровольского с соавт. [13], характерен ряд особенностей, связанных с общей биогеохимией этих специфических ландшафтов суши. Формирование пойменного ландшафта в значительной мере определяется процессами поступления в поймы рек взвешенных наносов и растворимых в полых водах веществ, накопление которых приводит к постоянному омоложению субстрата и препятствует развитию почвенного профиля, адекватного внешним факторам, как это происходит в условиях постлитогенного почвообразования.

Говоря другими словами, при синлитогенном почвообразовании происходит регулярное отложение на поверхности почв мелкоземистого материала. Отмеченные особенности связаны, очевидно, с развитием почвообразования одновременно с осадконакоплением и формированием материнской породы. Кроме того, специфичность поведения калия в аллювиальных по-

чвах может быть обусловлена различной степенью внутрипочвенного выветривания и обедненностью илистой фракции аллювиальных почв р. Оби компонентами слюда-сметитового типа [14]; в то же самое время в почвах водоразделов основными глинистыми минералами являются неупорядоченные слюда-сметитовые смешаннослойные образования и гидрослюды, содержащие значительные количества калия [6, 15].

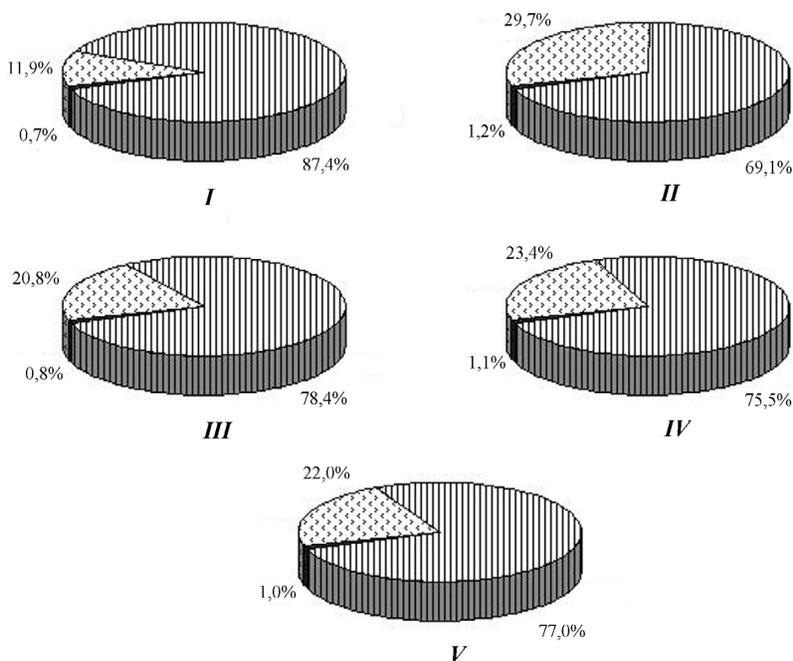


Рис. 3. Соотношение резервов калия в аллювиальных почвах, % от общего:

I – дерново-слоистая легкосуглинистая, разрез 1; II – луговая тяжелосуглинистая, разрез 16; III – луговая тяжелосуглинистая, разрез 7; IV – луговая тяжелосуглинистая, разрез 41; V – перегнойно-болотная тяжелосуглинистая, разрез 13.

Обозначения резервов те же, что и на рис. 1

Постоянное омоложение пойменных почв в результате вовлечения в почвообразование новых порций свежесаженного аллювия, в минералогическом составе которого значительную долю составляют калиевые полевые шпаты, а также обломки других слабыветрелых минералов (мусковит, биотит, хлорит) [16], обуславливает более высокую концентрацию валового калия в крупных гранулометрических фракциях, что определяет размеры потенциальных резервов калия. Существенное влияние на поведение калия и его резервы оказывает формирование аккумулятивной, наносной и переотложенной коры выветривания за счет подвижных продуктов выветривания и почвообразования, поступающих со всей площади водосбора в пойму реки

в виде механических и химических осадков как из полых вод при паводках, так и из выклинивающихся в пойме грунтовых вод. Соответственно отмеченным экологическим особенностям пойменные почвы обладают высокой биогенностью.

На фоне достаточно высокой обеспеченности подвижными формами биофильных элементов [17] аллювиальные почвы обладают значительными абсолютными величинами непосредственных резервов. Поскольку для почвообразования в поймах рек характерен накопительный аккумулятивный баланс почвообразования, то с речным аллювием и из грунтовых вод в пойму поступают и аккумулируются в почвах в зависимости от геохимической обстановки гумус, карбонаты, соединения многих макро- и микроэлементов, глинистые минералы. Разнокачественность речного аллювия в поймах рек и его различный возраст вносят существенное разнообразие в соотношение его резервов (рис. 3).

Именно поэтому наблюдается более контрастное распределение потенциальных и ближних резервов в почвах различных геоморфологических зон поймы. Ближние резервы аллювиальных дерновых слоистых почв невелики (всего лишь 11% от общего), в то время как потенциальные резервы – максимальны (87,4%). Для данных почв характерна пестрая картина профильного распределения как ближних, так и потенциальных резервов, что находится в связи с гранулометрическим составом почв. В почвах центральной части поймы (аллювиальные луговые) и притеррасной (аллювиальные болотные) отмечается наибольший уровень ближних резервов как по абсолютному, так и по относительному (21–30%) содержанию, что приближает их к таковым величинам зональных серых лесных почв. На фоне общего однородного профильного распределения ближних резервов аллювиальных луговых почв наблюдается тенденция увеличения их в нижней части профиля. Следовательно, различия в резервах аллювиальных почв обусловлены особенностями их литолого-геоморфологического строения.

### **Заключение**

В ходе исследований резервов калия в основных типах почв Западно-Сибирской равнины выявлено, что их величина обусловлена преимущественно структурно-химическими особенностями их минеральной основы – первичными и глинистыми калийсодержащими минералами. Результаты исследований свидетельствуют о том, что выветривание первичных минералов, в том числе и калийсодержащих (полевых шпатов и слюд), в условиях бореального и суббореального почвообразования осуществляется слабо. Это приводит к весьма медленному высвобождению калия из первичных минералов. В связи с этим даже в почвах, сильно различающихся по набору, направленности и интенсивности элементарных почвообразовательных процессов, например в черноземах и дерново-подзолистых, потенциальные резервы калия

значительны (79–54% от общего). Установлено, что величина и соотношение резервов в значительной степени определяются разнокачественностью почвообразующих пород (лессовидные суглинки, озерно-аллювиальные и аллювиальные отложения). Запасы калия ближних резервов максимальны в тех почвах, которые сформированы на лессовидных породах, обогащенных илом, и в минералогическом составе которых преобладают гидрослюды. Из всех рассмотренных почв наибольшие величины ближних резервов калия, как по абсолютной, так и по относительной величине (% от общего), характерны для черноземов; они составляют почти половину всего запаса калия.

Значительное концентрирование валового калия в наиболее дисперсных фракциях минеральной основы почв создает предпосылки более легкого выхода калия из необменных позиций кристаллической решетки минералов в обменные формы, обеспечивает усиление его геохимической активности в процессах выветривания и почвообразования. Однако невысокая интенсивность выветривания не позволяет реализоваться этой возможности, поэтому во всех исследуемых почвах преобладают негидролизуемые формы калия, представляющие собой потенциальные резервы калия. Основная часть валового калия остается, следовательно, в форме, недоступной ионному обмену, – в жестких позициях кристаллических решеток минералов. То относительно небольшое количество калия, которое способно к гидролизу или обмену на другие катионы, сосредоточено преимущественно в наиболее дисперсных фракциях почв, главным образом в иле. По этой причине распределение непосредственных резервов, представленных наиболее подвижными формами калия, в значительной мере определяется дифференцированностью профиля по илу. В этой связи можно считать, что профильное распределение непосредственных резервов зависит от степени выраженности элювиально-иллювиальных процессов. Исключение составляют черноземные почвы, в которых отмечается увеличение непосредственных резервов калия в верхних гумусово-аккумулятивных горизонтах.

### *Литература*

1. *Минеев В.Г.* Агрохимия и экологические функции калия. М. : Наука, 1978. 293 с.
2. *Елизарова Т.Н., Казанцев В.А., Магаева Л.А., Устинов М.Т.* Эколого-мелиоративный потенциал почвенного покрова Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1999. 240 с.
3. *Волков Н.А., Волкова В.С.* Циклиты субаэральной толщи и континентальное плейстоценовое осадконакопление в Западной Сибири // Цикличность новейших субаэральных отложений. Новосибирск : Наука, 1987. С. 49–60.
4. *Горбунов Н.Н.* Минералогия и физическая химия почв. М. : Наука, 1978. 293 с.
5. *Чижикова Н.П.* Изменение минералогического состава тонких фракций почв под влиянием агротехногенеза // Почвоведение. 2002. № 7. С. 867–876.
6. *Середина В.П.* Калий в автоморфных почвах на лёссовидных суглинках. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. 216 с.

7. Градусов Б.П., Яковлева О.А. Генезис и география типов структурно-минералогического состояния калия в почвах // Совершенствование методологии агрохимических исследований. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1997. С. 299–314.
8. Чижикова Н.П., Королева И.Е. Взаимосвязь содержания гидрослюдов илистых фракций со степенью обеспеченности растений калием на территории европейской части России // Антропогенная деградация почвенного покрова. 1998. Т. 2. С. 322–333.
9. Забавская К.М. Сравнительная оценка различных способов определения обменного калия в почвах // Почвоведение. 1977. № 7. С. 128–131.
10. Трофимов С.С., Щербинин В.И., Реймхе В.В. Основы использования и охраны почв Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1989. 226 с.
11. Чижикова Н.П., Градусов Б.П., Травникова Л.С. Минералогический состав глинистого материала почв // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск : Наука, 1974. Т. 1. С. 159–183.
12. Базилевич Н.И. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземных, каштановых почвах и солонцах // Проблемы почвоведения. М. : Изд-во АН СССР, 1962. С. 148–206.
13. Добровольский Г.В., Афанасьева Т.В., Балабко П.Н. Земельные ресурсы поймы Средней Оби, их рациональное использование // Проблемы использования и охраны почв Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск : Наука, 1984. С. 161–166.
14. Балабко П.Н., Чижикова Н.П. Зональные и провинциальные особенности глинистых минералов поймы реки Оби // Научные доклады Высшей школы. Биол. науки. 1974. № 2. С. 116–125.
15. Градусов Б.П., Палечек Л.А. Содержание и химико-минералогический состав фракций меньше 0,001 мм подзолистых почв Обь-Васюганского водораздела // Научные доклады Высшей школы. Биол. науки. 1968. № 4. С. 119–124.
16. Мизеров Б.М., Черноусов С.И., Абрамов С.П. Аллювиальные и озерно-аллювиальные кайнозойские отложения Среднего Приобья. Новосибирск : Наука, 1971. 212 с.
17. Середина В.П. Запасы биофильных элементов в пойменных почвах р. Чулым // Материалы докладов научной конференции «Человек и вода». Томск, 1990. С. 132–135.

Поступила в редакцию 12.11.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 1 (21). P. 7–21*

doi: 10.17223/19988591/21/1

**Valentina P. Seredina**

*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

## **RESERVE OF POTASSIUM IN SOILS OF THE WEST SIBERIAN PLAIN**

*The study of potassium reserves in major soil types of the West Siberian Plain revealed that the quantity is mainly conditioned by structural and chemical features of their mineral foundation – primary and potassium containing clay minerals. These results indicate that the weathering of primary minerals, including potassium containing (feldspars and micas), in boreal and subboreal soil formation is weak. This leads to a very slow release of potassium from primary minerals. In this regard, even in soils differing very much in recruitment, orientation and intensity of elementary soil-forming processes, such as chernozem soils and soddy-podzolic, the potential reserves of potassium are significant (79–54% of total). It is established that the magnitude and ratio of reserves were determined by different quality parent rock (loess-like loams,*

*alluvial-lacustrine and alluvial deposits) to a large extent. Reserves of potassium are maximal in those soils that are formed on loess-like loams, clay fraction and in mineralogical composition dominated by hydromica. Having considered the study of soils, the greatest quantities of reserves of potassium, both in absolute and in relative value (% of total), are typical of chernozem soil, they make up almost half of the total stock of potassium.*

*A sizable concentration of gross potassium in dispersed fractions mineral bases of soil creates preconditions for an easier exit of potassium from non exchange positions of the crystal lattice of minerals in the form of exchange, it provides an increased geochemical activity in the processes of weathering and soil formation. Therefore, the bulk part of gross potassium is not available for ion exchange, because of being situated in the tough positions of crystal lattices of minerals. That relatively small amount of potassium, which is able to hydrolyze or exchange for other cations, is mainly concentrated in dispersed fractions of soils, primarily in the clay fraction. For this reason, the distribution of direct reserves, represented by the most mobile forms of potassium, is largely determined by distribution of the clay fraction in the soil profile. In this regard, we can assume that the distribution of direct reserves in profile depends on the degree manifestations of the eluvial-illuvial processes. The exception is chernozem soils in which there is an increase in direct reserves of potassium in the upper humus-accumulative horizons.*

**Key words:** *potassium; reserves; West Siberian Plain; parent rocks.*

*Received November 12, 2012*

УДК 631.618

doi: 10.17223/19988591/21/2

Д.А. Соколов<sup>1</sup>, С.П. Кулижский<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск)

<sup>2</sup> Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

## СИНГЕНЕТИЧНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СИСТЕМ В ПОЧВАХ ОТВАЛОВ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ РАЗРЕЗОВ

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (соглашение № 14.В37.21.0184).

*Рассмотрены особенности функционирования окислительно-восстановительных систем в почвах отвалов каменноугольных разрезов. Выявлено, что трансформация исходных литогенных окислительно-восстановительных систем в педогенные находится в зависимости от состава растительной группировки. При этом формирование педогенных окислительно-восстановительных систем протекает поэтапно, сингенетично стадиям сукцессии фитоценозов. Установлено, что определенному типу растительной группировки свойствен соответствующий характер преобразования исходных окислительно-восстановительных систем. Пионерная растительная группировка, характерная для инициальных эмбриоземов, не обеспечивает поступления достаточного количества биогенных веществ. Преобладающими процессами трансформации окислительно-восстановительных систем в этих эмбриоземах являются хемогенные. Простая растительная группировка, свойственная органо-аккумулятивным эмбриоземам, способствует протеканию активных биологических процессов. Это выражается в почвенном накоплении восстановленных веществ биогенной природы, формирующих горизонт травянистой подстилки. Органо-аккумулятивным эмбриоземам свойственно преобладание биогенных окислительно-восстановительных процессов. Формирование сложной растительной группировки на дерновых эмбриоземах обеспечивает развитие педогенных окислительно-восстановительных процессов. Это происходит при внутрпочвенном воздействии на субстрат живых организмов, а также продуктов их жизнедеятельности. Замкнутый фитоценоз, характерный для гумусово-аккумулятивных эмбриоземов, способствует протеканию педогенно-аккумулятивных окислительно-восстановительных процессов. Развитие этих процессов сопровождается образованием горизонта аккумуляции восстановленных веществ педогенной природы или гумуса.*

**Ключевые слова:** техногенные ландшафты; окислительно-восстановительные процессы; инициальные, органо-аккумулятивные, дерновые, гумусово-аккумулятивные эмбриоземы.

### Введение

Оценивая специфику формирования почвенного и растительного покрова в техногенных ландшафтах Сибири, прежде всего, необходимо учитывать тот факт, что основная часть предприятий, деятельность которых связана с

извлечением на поверхность большого количества ископаемых пород, приурочена либо к горным областям, либо, прилегающим к ним территориям. И это не случайно, поскольку при формировании горных систем, в результате тектонических процессов, сравнительно близко к поверхности оказываются породы, служащие ценным сырьем для черной, цветной металлургии и других отраслей промышленности. Кроме того, в низкогорьях и в прилегающих к ним сильно расчлененных равнинах создаются благоприятные условия для протекания эрозионно-аккумулятивных процессов, в результате чего происходит перераспределение осадочных пород, которое обуславливает доступность угленосных пластов.

Подобное распределение ресурсов промышленности и энергетики определяет очаговость и высокую интенсивность антропогенной нагрузки для некоторых регионов Сибири, особое место среди которых занимает Кемеровская область, где площадь техногенных ландшафтов по разным оценкам составляет от 75 до 200 тыс. га [1, 2]. При этом каждый год в Кузбассе только предприятия угольной промышленности выносят на поверхность до 3 млрд т твердых отходов [3]. Большую часть этих отходов составляют восстановленные вскрышные и вмещающие породы, извлекаемые при добыче угля. На поверхности, попадая в окислительные условия, эти вещества начинают окисляться. Процесс окисления сопровождается образованием новых соединений, способных накапливаться или мигрировать и тем самым осложнять экологическую обстановку в прилегающих ландшафтах.

Известно, что окислительно-восстановительные системы почв способны к закреплению и детоксикации продуктов окисления. Например, в процессе гумусообразования фенольные вещества способны объединяться в полимеры, сходные по свойствам с гумусовыми кислотами [4]. Важнейшим условием, обеспечивающим трансформацию исходных (литогенных) окислительно-восстановительных систем в педогенные, является поступление на поверхность и вглубь субстрата веществ биогенной природы. Влияние растительности, как фактора, определяющего количество и качество поступающих биогенных веществ, на различных почвах неодинаково и находится в тесной связи с этапами эволюции эмбриоземов.

Цель настоящего исследования – оценка влияния растительного покрова на процессы трансформации окислительно-восстановительных систем в почвах техногенных ландшафтов Кемеровской области.

### **Материалы и методики исследования**

Объектами исследований были выбраны почвы, сформированные на отвалах Ольжерасского каменноугольного разреза, расположенного в горнотаежной зоне Кузбасса в 15 км к северо-востоку от г. Междуреченска Кемеровской области. В настоящее время на поверхности отвала сформированы эмбриоземы, относящиеся, в соответствии с классификацией почв техноген-

ных ландшафтов [5], к типам инициальных, органо-аккумулятивных, дерновых и гумусово-аккумулятивных.

Помимо определения флористического состава растительных группировок, в исследуемых типах эмбриоземов по глубинам 0–10, 20–30 и 40–50 см отбирались образцы почвы, в которых определялись окислительная емкость, фракционный состав окислительно-восстановительных систем [6], гранулометрический состав [7], а также содержание гумуса [8].

### Результаты исследования и обсуждение

Наблюдения показали, что флористический состав инициальных эмбриоземов беден. Древесные растения представлены березой бородавчатой (*Betula pendula* Roth) и ивой козьей (*Salix caprea* L.). Редко встречаются травянистые растения, такие как мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.), донник лекарственный (*Melilotus officinalis* L.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.). Проективное покрытие поверхности не превышает 40%. Все это позволяет охарактеризовать растительную группировку как пионерную.

Рассеянное расположение растений и бедный флористический состав пионерных группировок, определяемые высокой каменистостью и низким содержанием мелкозема (рис. 1), ослабляют роль растительности как источника поступления органического вещества в процессах формирования окислительно-восстановительных систем инициальных эмбриоземов. Поэтому содержание восстановленных, преимущественно литогенных, веществ значительно превышает таковое в других типах эмбриоземов. Также о преобладании литогенных компонентов в окислительно-восстановительных системах инициальных эмбриоземов свидетельствует высокое содержание в профиле трудноокисляемых веществ (таблица). В то же время некоторое увеличение содержания гумуса в верхнем 10-сантиметровом слое говорит о химическом преобразовании исходных компонентов. Таким образом, если учитывать всю неразвитость биогенных и педогенных процессов в данном типе почв, то характер преобразования исходной окислительно-восстановительной системы можно определить как хемогенный.

В отличие от инициальной на органо-аккумулятивной стадии эволюции эмбриоземов [9] во флористическом составе преобладают травянистые растения, относящиеся к семейству бобовых (Fabaceae). Это клевер луговой (*Trifolium pratense*), донник лекарственный (*Melilotus officinalis*), донник белый (*Melilotus albus* Medik.), чина Гмелина (*Lathyrus gmelinii* Fritsch). Также встречаются и несколько видов злаковых растений, таких как полевица гигантская (*Agrostis gigantea* Roth), ежа сборная (*Dactylis glomerata*). Проективное покрытие здесь составляет 80%. Поэтому местообитаниям, представленным органо-аккумулятивными эмбриоземами, соответствуют простые растительные группировки.

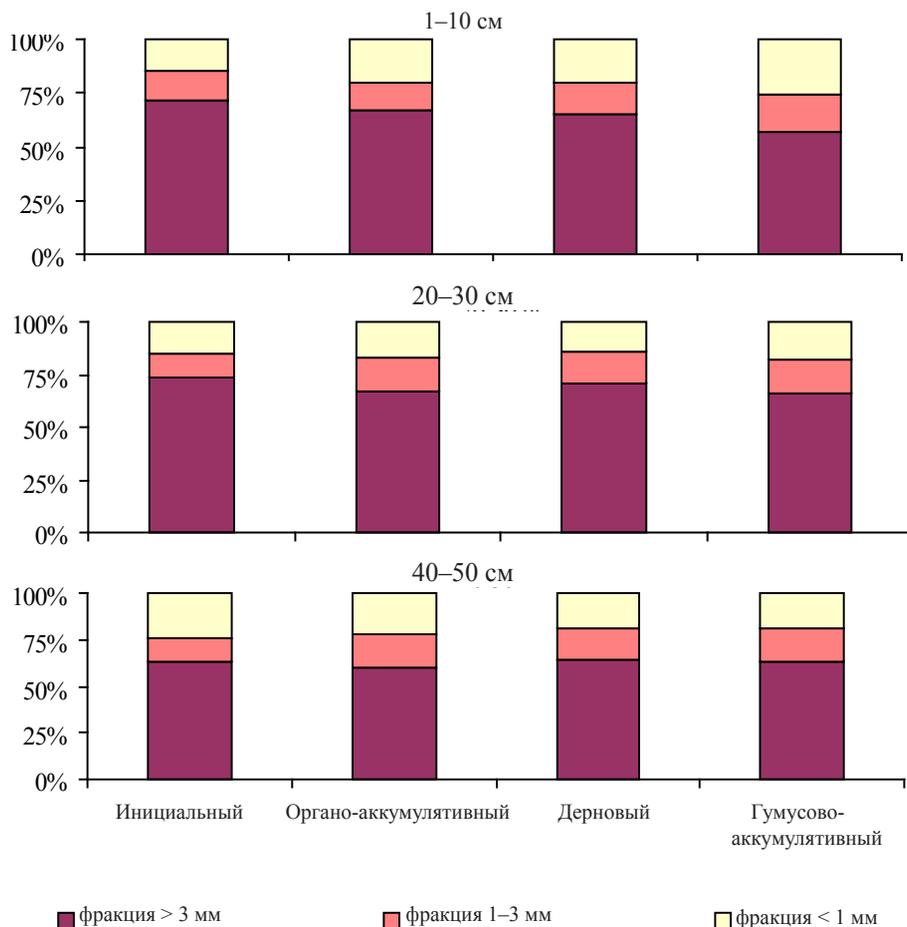


Рис. 1. Распределение фракций крупнозема в исследуемых почвах

## Содержание и распределение компонентов окислительно-восстановительных систем

Тип почвы	Глубина, см	Содержание		Доля фракции, % от валового количества		
		гумуса, %	восстановленных веществ, мг-экв./100 г	окисляемые соединения		
				трудно-	средне-	легко-
Инициальный эмбриозем	0–10	0,70	2526	9,9	69,8	20,3
	20–30	0,54	2557	20,6	53,5	25,9
	40–50	0,59	1745	12,2	62,3	25,5
Органо-аккумулятивный эмбриозем	0–10	1,64	1462	16,3	60,6	23,1
	20–30	1,68	1112	11,9	65,5	22,5
	40–50	1,68	1239	14,1	58,6	27,2
Дерновый эмбриозем	0–10	1,83	1342	11,9	62,9	25,2
	20–30	1,81	1108	10,2	66,7	23,1
	40–50	1,56	1117	6,1	68,8	25,1
Гумусово-аккумулятивный эмбриозем	0–10	1,95	1906	22,3	52,2	25,5
	20–30	1,98	1537	10,8	60,8	28,5
	40–50	1,83	1503	5,4	63,8	30,9
НСП 05	–	0,21	62	–	–	–

Развитие простых растительных группировок способствует накоплению мелкозема в верхнем 10-сантиметровом слое, однако отмеченное соотношение количества мелкозема и камней приводит к иссушению верхнего слоя почвы. Это ограничивает развитие микроорганизмов, разлагающих растительные остатки. По этой причине в органо-аккумулятивных эмбриоземах формируется и долго сохраняется хорошо выраженный горизонт аккумуляции биогенных восстановленных веществ (подстилки).

Образовавшийся генетический горизонт в результате действия биогенных окислительно-восстановительных процессов со временем претерпевает изменения. Эти процессы, а также их продукты, воздействуют на нижележащую породу, что приводит к наложению биогенных окислительно-восстановительных процессов на хемогенные. Результатом такого взаимодействия можно считать появление восстановленных веществ педогенной природы, т.е. начало формирования педогенной окислительно-восстановительной системы. Это сопровождается повышением содержания гумуса, в то время как количество восстановленных веществ в данном типе эмбриоземов уменьшается примерно в 1,5 раза (таблица).

Следующая стадия развития эмбриоземов, дерновая, характеризуется сложной растительной группировкой. Проективное покрытие растительностью достигает 90%. Характерной особенностью местообитаний является преобладание злаковых (Poaceae) растений. Это полевица гигантская (*Agrostis gigantea*), полевица тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth.), тимopheевка луговая (*Phleum pratense* L.), мятлик обыкновенный (*Poa trivialis* L.). Из бобовых (Fabaceae) наиболее часто встречаются клевер луговой (*Trifolium pratense*), донник лекарственный (*Melilotus officinalis*). Реже встречаются виды, относящиеся к семейству сложноцветных (Asteraceae): это полынь Сиверса (*Artemisia sieversiana* Willd.), нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare* Lam.).

Благодаря тому, что преобладающие в данном типе эмбриоземов злаковые растения образуют мощную корневую систему, в почвенном профиле, под травянистой подстилкой, формируется четко выраженный дерновый горизонт. Поэтому, в результате образования еще одного генетического горизонта, контакт между породой и поверхностью осложняется. В связи с этим отмечается дальнейшее снижение количества камней, особенно в верхних горизонтах (см. рис. 1). Ниже оно может возрастать и даже превышать содержание их в профиле органо-аккумулятивного эмбриозема. Содержание мелкозема в верхнем 10-сантиметровом слое около 20%. Вниз по профилю оно несколько уменьшается по сравнению с органо-аккумулятивным эмбриоземом. Наблюдаемые особенности объясняются тем, что на смену физическому выветриванию, которое ослабевает вследствие ограничения прямого контакта породы с поверхностью, приходит биофизическое и биохимическое.

Все это приводит к возрастанию активности биогенных окислительно-восстановительных процессов и обеспечивает вовлечение материала техногенного элювия в активное взаимодействие с биогенной частью профиля.

Содержание гумуса при этом продолжает увеличиваться и превышает 1,8%. (см. таблицу).

На гумусово-аккумулятивной стадии формирования эмбриоземов, сингенетичной замкнутому фитоценозу, отмечается смыкание надземного и подземного ярусов растительного покрова. Таким образом, проективное покрытие составляет здесь 100%. Во флористическом составе преобладают травянистые растения, относящиеся к семейству злаковых (Poaceae). Это пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), полевица гигантская (*Agrostis gigantea*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), мятлик обыкновенный (*Poa trivialis*). Следующая группа наиболее встречающихся в данном фитоценозе растений относится к семейству сложноцветных (Asteraceae) и представлена полынью Сиверса (*Artemisia sieversiana*), нивяником обыкновенным (*Leucanthemum vulgare* Lam.) и репейником большим (*Arctium lappa* L.). Реже встречаются виды, относящиеся к семейству бобовых (Fabaceae), такие как клевер луговой (*Trifolium pratense*), донник лекарственный (*Melilotus officinalis*).

В результате формирования замкнутого фитоценоза увеличивается количество, а также улучшается разнообразие поступающего в почву растительного опада. Об этом свидетельствует значительное увеличение в верхней части профиля гумусово-аккумулятивного эмбриозема содержания биогенных трудноокисляемых восстановленных веществ, что, в совокупности с другими факторами почвообразования, приводит к повышению интенсивности формирования педогенных окислительно-восстановительных процессов и, как следствие, к образованию горизонта аккумуляции восстановленных веществ педогенной природы (гумусово-аккумулятивный горизонт).

### Заключение

Таким образом, обобщая описанные выше особенности развития окислительно-восстановительных систем в зависимости от состава растительных группировок, отметим следующее:

1. Формирование педогенных окислительно-восстановительных систем при почвообразовании протекает поэтапно, сингенетично стадиям сукцессии фитоценозов.

2. Пионерная растительная группировка, характерная для инициальных эмбриоземов, не обеспечивает поступления достаточного количества биогенных веществ. Преобладающими процессами трансформации окислительно-восстановительных систем в этих эмбриоземах являются хемогенные.

3. Простая растительная группировка, свойственная органо-аккумулятивным эмбриоземам, способствует протеканию активных биологических процессов. Это выражается в напочвенном накоплении восстановленных ве-

ществ биогенной природы, формирующих горизонт травянистой подстилки. Для данного типа эмбриоземов свойственно преобладание биогенных окислительно-восстановительных процессов.

4. Формирование сложной растительной группировки на дерновых эмбриоземах обеспечивает развитие педогенных окислительно-восстановительных процессов. Это происходит при внутрпочвенном воздействии на субстрат живых организмов, а также продуктов их жизнедеятельности.

5. Замкнутый фитоценоз, характерный для гумусово-аккумулятивных эмбриоземов, способствует протеканию педогенно-аккумулятивных окислительно-восстановительных процессов. Развитие этих процессов сопровождается образованием горизонта аккумуляции восстановленных веществ педогенной природы или гумуса.

### *Литература*

1. Андроханов В.А., Куляпина Е.Д., Курачев В.М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. 151 с.
2. Водолеев А.С., Андроханов В.А., Клековкин С.Ю. Почвоулучшители: рекультивационный аспект. Новосибирск : Наука, 2007. 200 с.
3. Захаров А.П. Подбор новых фитомелиоративных культур для посева на породных отвалах открытой добычи угля в условиях Кузбасса // Рекультивация нарушенных земель в Сибири. 2006. Вып. 2. С. 22–28.
4. Орлов Д.С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М. : Изд-во МГУ, 1990. 325 с.
5. Гаджиев И.М., Курачев В.М. Экология и рекультивация техногенных ландшафтов. Новосибирск : Наука, 1992. 305 с.
6. Патент на изобретение № 2375698. Способ определения фракционного состава восстановленных веществ отвалов каменноугольных разрезов. 2009.
7. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М. : Высш. шк., 1973. 399 с.
8. Соколов Д.А. Специфика определения органических веществ педогенной природы в почвах техногенных ландшафтов Кузбасса // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2(18). С. 17–25.
9. Гаджиев И.М., Курачев В.М., Андроханов В.А. Стратегия и перспективы решения проблем рекультивации нарушенных земель. Новосибирск : ЦЭРИС, 2001. 37 с.

*Поступила в редакцию 22.11.2012 г.*

Denis A. Sokolov<sup>1</sup>, Sergey P. Kulizskiy<sup>2</sup><sup>1</sup>*Institute of Soil Science and Agrochemistry of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*<sup>2</sup>*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia***SINGENESYS OF VEGETATION COVER AND REDOX SYSTEMS FORMING IN SOILS OF BURROWS OF COAL-PITS**

Every year, up to three billion tons of solid waste are brought to the surface in the Kuznetsk Coal Basin. The majority of them consist of overburden and enclosing rocks extracted during coal mining. When on the surface, these substances start to undergo the process of oxidation, which is accompanied by the formation of new compounds capable of accumulating or migrating and, thus, complicating the environmental situation in the adjacent landscapes. The soil redox systems are known to be capable of fixation and detoxication of the products of oxidation. For instance, in the process of the humus formation, phenolic substances can form polymers that are similar in their properties to humus acids. The entry of biogenic substances on surface and into substratum is the most important condition for transformation of initial lithogenic redox systems to paedogenic. The influence of vegetation as a factor determining both quantity and quality of incoming biogenic substances in different soils is irregular and depends on embriosems evolution stages. In reference to these facts the goal of research was to evaluate vegetative cover influence on redox system transformation processes in soils of man-caused landscapes of Kemerovo region. Soils formed on Olgerass coal-mine dumps, located in mountain-taiga zone of Kuzbass were taken as objects of research. Embriosems formed at this moment on surface of coal-mine dump refer to initial, organo-accumulative, turf and humus-accumulative types, in accordance with man-caused landscapes soil classification. The results of the research show that transformation of initial lithogenic redox systems to paedogenic depends on floral group composition. Meanwhile forming paedogenic redox systems proceed stepwise, in accordance with phytocenosis succession stages. It is ascertained that pioneer vegetation, typical of initial embriosems, does not provide enough quantity of biogenic substances entry. Chemogenic redox systems transformation processes are prevalent in such embriosems. Simple vegetation corresponded to organo-accumulative embriosems sustain activation of biologic processes. It expressed in accumulation of reduced biogenic substances on surface of the soil as turf horizon. Predominance of biogenic redox processes is attributable for such type of embriosems. Complex vegetation forming on turf embriosems support advance of paedogenic redox processes. It takes place under intra-soil influence of live organisms and their vital activity products on substratum. Self-contained phytocenosis, typical of humus-accumulative embriosems, sustain paedogenic accumulative redox processes. The evolution of these processes is accompanied by the forming of paedogenic reduced substances or humus accumulative horizon.

**Keywords:** technogenic landscapes; redox; processes; initials; organic-accumulative; turfen; humic-accumulative embriozems.

Received November 22, 2012

## БОТАНИКА

УДК 581.9 (571.121+234.85)

doi: 10.17223/19988591/21/3

**Н.И. Андреяшкина**

*Институт экологии растений и животных Уро РАН (г. Екатеринбург)*

### **СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РАВНИННЫХ И ГОРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ: СОСТАВ И СТРУКТУРА (ПОЛУОСТРОВ ЯМАЛ, ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)**

*Приведены результаты сравнительного анализа состава и структуры ряда наиболее характерных равнинных и горных растительных сообществ (полуостров Ямал, Полярный Урал). Геоботанические описания коренных растительных сообществ (южная часть Полярного Урала) позволили достаточно четко выявить отравянивание и делихенизацию тундр в результате неумеренного выпаса оленей (Ямал и северная часть Полярного Урала), мезофитизацию растительного покрова в нарушенных периодически сухих и умеренно влажных экотопах северной части Полярного Урала, сходство флористического и экобиоморфного состава сосудистых растений, а также преобладание видов арктической фракции во флорах всех трех районов исследований, что отражает сходные макроклиматические условия.*

**Ключевые слова:** сообщество; экотоп; ценофлора; флористическое сходство; экологическая группа; географическая широтная фракция; экобиоморфа.

#### **Введение**

Выпас оленей по масштабам воздействия на растительный покров Субарктики является наиболее сильным разрушительным фактором. По сравнению с 1930-ми гг. доля сообществ с лишайниковыми кормами в растительном покрове полуострова Ямал уменьшилась в 3–4 раза [1], а запасы кормов в горных тундрах северной части Полярного Урала сократились почти вдвое [2]. Из материалов упомянутых авторов следует, что наблюдается снижение видового разнообразия сосудистых растений и тундровые сообщества флористически очень сходны как на водоразделах Ямала, так и в пределах горно-тундрового пояса Полярного Урала. Известно также, что, несмотря на разные природные особенности данных районов, горные тундры Полярного Урала по внешнему облику и составу преобладающих растений близки к равнинным [3].

Цель данной работы – оценить современную структуру ряда наиболее характерных для Ямала и Полярного Урала растительных сообществ и вы-

явить общие черты сходства или различия во флористическом разнообразии и их экобиоморфном составе в сходных макроклиматических условиях. Основные результаты анализа могут быть использованы при оценке изменений тундровой растительности Крайнего Севера под воздействием хозяйственной деятельности человека.

### Материалы и методики исследования

Геоботанические описания, выполненные на склоне центрального водораздела полуострова Ямал [4], попытаемся сопоставить с данными по горно-тундровым сообществам северной части Полярного Урала [5]. Районы исследований (окрестности рр. Сабольяха и Хэяха – низовья р. Яраяха: 69°17' с.ш. и 68°28' в.д., 16–44 м над ур. м.; верховья р. Байдарата: 67°56' с.ш. и 66°34' в.д., 150–480 м над ур. м.) расположены в тундровой зоне, в подзоне субарктических тундр, полосе южных (кустарниковых) тундр [6]. К сожалению, данные по коренным сообществам Ямала и северной части Полярного Урала отсутствуют. Отметим только, что еще в первой половине XX в. сообщалось о деградации лишайниковых тундр и их отравлянии в результате неумеренного выпаса оленей [7, 8]. Более того, если и проводились геоботанические описания сообществ, то, как правило, не указывались географические координаты района исследований.

Для сравнительного анализа использованы также материалы [5] по коренным растительным сообществам южной части Полярного Урала (окрестности р. Погурей: 66°04' с.ш. и 63°22' в.д., 115–490 м над ур. м.), которая относится к зоне лесотундры [9]. Все три района находятся в области сплошного распространения многолетнемерзлых пород. Климат в целом холодный и избыточно влажный [10, 11].

Проанализирован ряд характерных для Ямала и Полярного Урала типов сообществ – тундры с когда-то богатым лишайниковым покровом [исходные варианты: кустарничково-мохово-лишайниковые (1), кустарничково-лишайниково-моховые (3), ерниковые кустарничково-лишайниково-моховые (6)], а также травяно-кустарничковые (2), кустарничково-травяно-моховые (4), (ивово)-ерниковые кустарничково-травяно-моховые (7) и ивняки травяно-моховые (8).

Для сравнения горной – нарушенной и коренной – растительности Полярного Урала взяты упомянутые выше пять типов сообществ (1, 3, 4, 6, 7), а также два новых – ерниковые кустарничково-мохово-лишайниковые тундры (5) и ерники травяно-моховые (9). Так как кустарничково-мохово-лишайниковые бугорковатые тундры на исследованной территории Ямала сильно выбиты (трансформированы в группировки травяно-кустарничковые с участием мхов и лишайников), использованы описания сохранившихся фрагментов одноименных полигональных сообществ.

На водораздельных участках разной экспозиции для пробной площади размером 10×10 м [повторность 3-кратная для каждого объекта, только в

горных (травяно)-кустарничково-мохово-лишайниковых тундрах – 8-кратная] составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников. Проведен глазомерный учет проективного покрытия – общего (ОПП) и по ярусам (ПП).

Названия сосудистых растений приведены по [12, 13]. Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и географическим широтным фракциям с учетом состава жизненных форм устанавливали по [14]. Названия лишайников даны в соответствии со «Списком лишайников Российской Арктики» [15], мхов – по [16, 17]. Флористическое сходство оценивали по значениям коэффициента Сьеренсена ( $K_c$ , %).

### Результаты исследования и обсуждение

Под структурой растительного сообщества будем понимать пространственное строение сообщества (ярусность, горизонтальная неоднородность), которое имеет существенное значение при геоботаническом описании, диагностике и изучении ценозов [18]. Ниже приведена краткая характеристика равнинных и горных типов сообществ, названия которых отражают их современную структуру с использованием доминантного подхода к каждому ярусу. Основное внимание уделено сосудистым растениям. Как известно, соотношение трав и кустарничков – важный диагностический признак при оценке изменений структуры сообществ. Процесс делихенизации тундр подробно рассмотрен в работах других исследователей [1, 2, 5].

1. **Травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые полигональные тундры (Ямал).** На полигонах между пятнами песчаного грунта ОПП до 70%. Среди сосудистых растений высотой 5–10 см (ПП = 20–50%) наиболее обильны *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Vaccinium vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd) Hult., *Empetrum subholarcticum* V. Vassil., *Hierochloe alpina* (Sw.) Roem. et Schult. и *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. Лишайниковый покров (ПП = 50–70%) формируют *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain., *Cetraria nigricans* Nyl., *Bryocaulon divergens* (Ach.) Karnefelt, *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer., высота подстилки до 1 см. Мхи *Polytrichum hyperboreum* R. Br. и *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. произрастают пятнами (ПП = 10–20%). В ложбинках между полигонами – травяно-кустарничково-моховая растительность.

**(Травяно)-кустарничково-мохово-лишайниковые горные тундры (Полярный Урал)** приурочены к каменисто-щебнистым склонам. Как и в других горных сообществах, почвообразующая порода – суглинки.

В северной части Полярного Урала ОПП = 30–100%. ПП сосудистых растений высотой 5–18 см – 20–70%. Доминирует *Dryas octopetala* L. с участием *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm. и *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, местами заметны *Carex arctisibirica*, *Hierochloe alpina*, *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. Мхи (ПП = 10–15%) пред-

ставлены *Racomitrium lanuginosum*. ПП лишайников: преобладают *Cladina rangiferina* (L.) Nyl., *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Karnefelt et A. Thell, *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. – 10–50%, высота подцелиев 1–3 см.

В южной части Полярного Урала ОПП = 70–100%. ПП сосудистых 30–60%. Травы редки, доминируют кустарнички *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*. ПП мхов от 10–20% (*Racomitrium lanuginosum*) до 30–40% (встречаются также *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G.). ПП лишайников: доминируют *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale & W.L. Culb., *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale* – 50–70%, мощность дернины 3–9 см.

2. **Травяно-кустарничковые тундры (Ямал)** обычны на солифлюкционных песчано-супесчаных склонах. ОПП = 40–80%. Доминируют *Salix polaris* Wahlenb. и *S. arctica* Pall., заметны *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., *Festuca ovina* L., *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip., *Equisetum arvense* L. Мхи и лишайники не формируют дернины.

**Травяно-кустарничковые горные тундры (Полярный Урал: северная часть)** приурочены к суглинисто-щебнистым склонам. ОПП = 40–90%. Доминирует *Dryas octopetala*, заметны *Salix nummularia* Anderss., *Oxytropis sordida*, *Hierochloe alpina*, *Hedysarum arcticum*, *Poa arctica* R. Br., *Festuca ovina*. ПП мхов около 10%. Лишайники редки.

3. **Травяно-кустарничково-лишайниково-моховые тундры (Ямал).** До 20% площади занято супесчаными пятнами. Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–80%, высота 10–15 см) формируют *Salix nummularia*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Empetrum subholarcticum*, *Carex arctisibirica*, *Calamagrostis lapponica*, *Poa arctica*, *Bistorta vivipara*. В моховом покрове (ПП = 50–80%) содоминируют *Hylocomium splendens* и *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. ПП лишайников: преобладают *Sphaerophorus globosus*, *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge, *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Cladonia coccifera* (L.) Willd. – 10–40%, высота подцелиев до 1 см.

**Кустарничково-(травяно)-лишайниково-моховые горные тундры (Полярный Урал).** ОПП = 80–90%. ПП сосудистых растений = 30–40%, местами в южной части – до 60%.

В северной части Полярного Урала кустарнички *Salix nummularia*, *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum* нередко содоминируют с травами – *Hierochloe alpina* и *Hedysarum arcticum*. ПП мхов – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske – 60–70%. ПП лишайников: преобладают *Cladina rangiferina*, *Cladonia macroceras* (Delise) Nav., *Flavocetraria nivalis* (L.) Karnefelt et A. Thell – 15–30%, высота подцелиев 0,5–3 см.

В южной части Полярного Урала травы редки, наиболее обильны кустарнички *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum*

*decumbens*. ПП мхов – *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum* Hedw. – 50–70%. Лишайники: преобладают *Cladina rangiferina*, *Cladonia uncialis* (L.) F. H. Wigg. – высотой 3–5 см, ПП = 20–30%.

4. **Кустарничково-травяно-моховые тундры (Ямал)** обычны на слоистых породах (супеси/суглинки). Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–50%) слагают *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Calamagrostis lapponica*, *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica*, *Eriophorum vaginatum* L. В почти сплошном моховом покрове встречаются *Polytrichum strictum* Brid., *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwaegr., *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Hylocomium splendens*, *Sphagnum fimbriatum* Wils. in Wils. et Hook. f. Лишайники редки.

**Кустарничково-травяно-моховые горные тундры (Полярный Урал).** ОПП = 90%.

В северной части Полярного Урала в травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 50%) преобладают *Carex arctisibirica*, *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida*, *Poa alpina* L., реже встречаются *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Моховой покров (ПП = 70–80%) формируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata*. Лишайники редки и сбиты.

В южной части Полярного Урала травяно-кустарничковый ярус (ПП = 30–60%) крайне неоднороден – местами обильна *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, а иногда *Carex arctisibirica*, заметны *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Carex rotundata* Wahlenb., *Bistorta major* S.F. Gray. В моховом покрове (ПП = 40–60%) преобладают *Dicranum spadicum* Zett., *Pleurozium schreberi*, *Limprichtia revolvens*, *Rhytidium rugosum*. ПП лишайников до 5–10%, высота подстилки 3–5 см.

5. **Ерниковые кустарничково-мохово-лишайниковые горные тундры (Полярный Урал: южная часть).** ОПП = 90–100%. *Betula nana* L. формирует ярус сомкнутостью 0,1–0,6 и высотой 7–15 см. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 40–70%) доминирует *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, из травянистых растений чаще встречаются *Carex arctisibirica*, *Hierochloa alpina*, *Calamagrostis lapponica*. ПП мхов: *Racomitrium lanuginosum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* – 20–30%. ПП лишайников: доминируют *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* – 40–60%, высота подстилки 7–8 см.

6. **Ерниковые травяно-кустарничково-моховые тундры (Ямал).** Исходно богатый лишайниковый покров (ерниковые кустарничково-лишайниково-моховые тундры) выбит – ПП = 5%. Ерник сомкнутостью 0,3–0,7 и высотой 25 см. Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 20–30%) слагают *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Carex arctisibirica*. В моховой дернине (ПП = 50–80%) содоминируют *Aulacomnium turgidum* и *Pleurozium schreberi*.

**Ерниковые кустарничково-(травяно)-лишайниково-моховые горные тундры (Полярный Урал).** ОПП = 80–100%.

В северной части Полярного Урала ерник сильно разрежен. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 20–40%) – *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Hierochloa alpina*, *Carex glacialis* Mackenz., *C. rupestris* All. ПП мхов – от 30% (*Rhytidium rugosum*) до 80% (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum angustum* Lindb.). Лишайники высотой 1,5–2 см, ПП = 10–40%, преобладают *Cladonia macroceras* и *Stereocaulon paschale*.

В южной части Полярного Урала под кустарничковым ярусом высотой 7–20 см и сомкнутостью 0,4 преимущественно произрастают *Ledum decumbens* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (ПП = 20–60%). Моховой покров (ПП = 60–70%) мозаичный. ПП лишайников: *Cladina rangiferina*, *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *Cetraria islandica* (L.) Ach. – 40%, мощность дернины до 6–7 см.

7. **Ивово-ерниковые кустарничково-травяно-моховые тундры (Ямал).** ОПП около 100%. Ерник и ива *Salix glauca* L. образуют ярус сомкнутостью 0,7 и высотой 20 см. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП = 30%) на супесчаных породах чаще встречаются *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Calamagrostis lapponica*, *Carex arctisibirica*, *C. concolor* R. Br., *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith. Последние три вида, а также пушицы *Eriophorum vaginatum* и *E. polystachion* L. преобладают на суглинках. В почти сплошной моховой дернине обильны *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Oncophorus wahlenbergii* Brid., *Sanionia uncinata* и сфагны. Лишайники редки.

**Ерниковые кустарничково-травяно-моховые горные тундры (Полярный Урал: северная часть).** ОПП около 100%. Кустарничковый ярус разрежен, высотой 5–12 см. Травяно-кустарничковый ярус (ПП = 40–60%) образуют *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Carex arctisibirica*, *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida*. Моховой покров (ПП = 60–80%) слагают в основном *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum spadiceum*. Лишайники редки.

8. **Ивняки травяно-моховые (Ямал)** – заросли *Salix lanata* L. и *S. glauca* высотой до 1 м и сомкнутостью 0,8, приуроченные к супесчано-суглинистым породам. В травостое (ПП = 80%) обильны *Calamagrostis lapponica*, *Bistorta vivipara*, *Rubus arcticus* L., *Petasites frigidus* (L.) Fries, *Veratrum lobelianum* Bernh., *Eriophorum polystachion*, *Equisetum arvense*. В тонком моховом покрове (ПП = 70%) – *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*. Лишайники редки.

**Ивняки травяно-моховые горные (Полярный Урал: северная часть)** – *Salix lanata* высотой 0,7–1,7 м и сомкнутостью 0,6–0,9. В травостое (ПП = 40–70%) доминируют *Calamagrostis langsdorffii* (Link.) Trin. или *Carex arctisibirica*, заметны *Geranium krylovii* Tzvel., *Viola biflora* L., *Ranunculus lanuginosiformis* Selin ex Trautv., *Equisetum arvense*. В моховом покрове (ПП = 30–70%) преобладают *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium turgidum*, *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. Лишайники встречаются редко.

9. *Ерники травяно-моховые (Полярный Урал)*. ОПП около 100%. Кустарниковый ярус высотой 40–50 см, сомкнутость 0,4–0,7 в северной части и 0,6–0,8 – в южной. ПП травяно-кустарничкового яруса – 20–40%.

В северной части Полярного Урала преобладает группа травянистых растений: *Carex arctisibirica*, *C. glacialis*, *C. rupestris*, *Hedysarum arcticum*, *Eriophorum polystachion* и др. Среди мхов (ПП = 90%) обильны *Aulacomnium turgidum*, *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe, *Hylocomium splendens*, местами *Pleurozium schreberi*, *Dicranum angustum*. ПП лишайников – 5–10%, высота подцеиев 1,5–3 см.

В южной части Полярного Урала состав трав беден, преобладают *Calamagrostis lapponica* и *Carex arctisibirica*, встречается кустарничек *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Моховой покров (ПП = 60–70%) пестрый, преобладают *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum acutifolium* (Lindb. et H. Arnell), *Rhytidium rugosum*, печеночник *Ptilidium ciliare* (L.). ПП лишайников – 1–10%, высота подцеиев 3,5–4 см.

Как и следовало ожидать, на Ямале и в северной части Полярного Урала наибольшим нарушениям подвержены сообщества (1, 3, 6) с лишайниковыми кормами – хорошо выражено отравянивание, лишайники сбиты и преобладают малоценные в кормовом отношении виды. Вместе с тем сохранились кустарники и кустарнички, моховой покров представлен повсеместно и хорошо развит во влажных местообитаниях, что в значительной степени обусловлено относительно высокой способностью мохообразных к регенерации. Так, по нашим данным, биомасса мхов в ерничково-моховой тундре (гора Сланцевая, Полярный Урал) практически полностью восстановилась уже на третий год после прекращения сильных рекреационных воздействий, под влиянием которых сохранилось только 20% от уровня контроля.

Процесс отравянивания – один из признаков деградации структуры сообществ. Известно также, что более богата, по сравнению с равнинной, флора горных районов [19]. Кроме того, из-за выравненности экотопологических условий и молодости территории флора Ямала в целом характеризуется значительной бедностью [13]. Поэтому неудивительно, что флора обследованной территории Ямала (86 видов из 27 семейств) беднее, чем северной части Полярного Урала (111 видов из 34 семейств); коэффициент видового сходства равен 52%, сходство на уровне семейств, естественно, выше – 65–79%.

В составе флор нарушенных равнинных и горных экотопов по числу видов преобладают одни и те же семейства: Роасеае – соответственно 14 и 17, Сурерасеае – 8 и 9, Астерасеае – 7 и 9, Сагуофиллацеае – 5 и 8, Росасеае – 4 и 7, Скрофуляриасеае – 4 и 8, Салисасеае – 6 и 5, Ериасеае – 5 и 4, Юнцасеае – 6 и 4, Ранункуласеае – 3 и 6. В целом на 10 семейств приходится соответственно 72 и 69% общего видового состава. Все семейства, за исключением Ериасеае, входят в набор ведущих во флоре южных тундр Ямала [13], а также Полярного Урала [12].

Сравнение состава флор обследованных участков северной и южной частей Полярного Урала (соответственно 98 видов из 30 семейств и 84 вида из

26 семейств) показало более низкий уровень видового сходства ( $K_C = 44\%$ ) при достаточно близком наборе семейств ( $K_C = 82\%$ ). Некоторое превышение числа видов в северной части по сравнению с южной связано с особенностями горных сообществ: ерниковые кустарничково-травяно-моховые тундры богаче (39 видов, из которых только здесь выявлено 6 видов), чем ерниковые кустарничково-мохово-лишайниковые (21 вид, и только здесь произрастает 1 вид).

Другая причина – в случае нарушения коренной растительности обычно усиливается обмен диаспорами между соседними участками [20]. Действительно, по размаху варьирования состава ценофлор обе группы экотопов (равнинных и горных) слабо различимы ( $K_C = 41\text{--}69\%$  и  $K_C = 41\text{--}63\%$  соответственно), причем нередкие случаи превышения 50%-ного уровня сходства обусловлены в основном общими видами травянистых растений. Так, 50–55% видов растений встречается не менее чем в двух сообществах (в коренных горных – только 35%).

Наиболее заметны различия между составом ценофлор нарушенных равнинных и горных экотопов ( $K_C = 26\text{--}45\%$ ). Относительно высокое видовое сходство ( $K_C = 54\%$ ) проявляют только травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые тундры, занимающие в районах исследований малоснежные элементы рельефа, где наиболее стабильны условия среды и жесткий экологический отбор. Следует отметить также, что ярко выраженная мозаичность растительного покрова в условиях Полярного Урала обуславливает незначительный уровень флористического сходства как экотопов с коренной растительностью ( $K_C = 27\text{--}48\%$ ), так и аналогичных нарушенных и ненарушенных горных экотопов ( $K_C = 24\text{--}43\%$ ). Только при сравнении видового состава коренных ерниковых тундр и ерников значения  $K_C = 54\text{--}64\%$ .

Распределение состава ценофлор по экологическим группам (табл. 1) в сочетании с бриоиндикацией условий увлажнения среды позволило выделить три типа экотопов. В периодически сухих экотопах (сообщества нарушенные 1, 2; коренные 1, 3, 5) преобладают ксеромезофильные и мезофильные виды сосудистых растений и мохообразных. Эти же экологические группы значимы среди сосудистых в умеренно влажных экотопах (сообщества нарушенные 3, 6; коренные 6, 9), в моховом покрове которых мезофиты представлены в сочетании с более влаголюбивыми видами, а также с ксеромезофитами в горных условиях. Во влажных экотопах (сообщества 4, 7, 8, нарушенное 9) в целом существенна роль мезофитов и более влаголюбивых видов. Повсеместно хорошо представлена группа эвритопных видов.

Только в составе ценофлор нарушенных – периодически сухих и умеренно влажных – экотопов северной части Полярного Урала относительно высока доля мезофитов (42–46%). Как известно, на подвижных песчано-супесчаных грунтах часто встречаются растения с поверхностной корневой системой и ксероморфными признаками [21], что наблюдается и в сообществах Ямала. На Полярном Урале условия среды более благоприятны для

Таблица 1  
**Распределение состава равнинных и горных ценофлор по экологическим группам и географическим широтным фракциям**

Район исследований	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ	Я	сПУ	юПУ			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	ВЛ											
№ типа сообществ	ПС			УВ			ВЛ			ПС			УВ								
Тип экотопа	Экологические группы, % от состава ценофлоры																				
Эвритопы	23	20	24	16	15	20	13	13	26	20	13	24	37	22	25	28	18	40	21	20	19
Мезоксерофиты	5	0	12	9	10	4	8	16	0	5	11	5	0	5	5	0	3	5	0	7	4
Ксеромезофиты	25	17	20	21	18	24	13	23	10	13	11	24	21	14	15	6	10	10	14	17	15
Мезофиты	30	43	24	29	45	34	42	32	37	29	29	28	29	46	25	31	38	25	38	20	35
Гигромезофиты	2	13	4	14	10	2	13	16	5	11	11	10	0	5	5	3	10	0	17	19	12
Мезогигофиты	5	7	12	9	2	12	11	0	11	13	9	0	13	8	25	13	21	15	7	15	11
Гигрофиты	10	0	4	2	0	4	0	0	11	9	16	9	0	0	0	19	0	10	2	2	4
Географические широтные фракции, % от состава ценофлоры																					
Арктическая	53	50	40	41	68	54	66	64	32	54	51	43	21	54	42	28	54	30	26	59	50
Гипоарктическая	35	33	32	34	22	32	24	26	47	24	27	43	58	32	48	50	28	40	33	29	35
Бореальная	12	17	28	25	10	14	10	10	21	22	22	14	21	14	10	22	18	30	41	12	15
Число видов	40	30	25	44	41	50	38	31	19	55	45	21	24	37	21	32	39	20	42	41	26

*Примечание.* Здесь и в табл. 2: Я – Ямал, сПУ – северная часть Полярного Урала, юПУ – южная часть Полярного Урала. Экотопы: ПР – периодически сухие, УВ – умеренно влажные, ВЛ – влажные.

произрастания травянистых растений с хорошо укореняющимися в каменистой почве подземными органами [7]. Кроме того, приток влаги с вышерасположенных участков и обмен диаспорами между соседними горными сообществами явно способствуют мезофитизации покрова: почти повсеместно встречаются *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida*, *Stellaria peduncularis*, *Carex arctisibirica*, *Bistorta major*.

Распределение состава ценофлор по географическим широтным фракциям позволило выявить довольно четкие различия не только в одном и том же районе, но и некоторые территориальные особенности (см. табл. 1). Например, доля видов арктической фракции относительно высока (53–54%) лишь в двух ценофлорах Ямала, а в условиях Полярного Урала – в видовом составе всех нарушенных типов тундр (50–68%). В ценофлорах ненарушенных горных экотопов ее величина варьирует в диапазоне 40–51% и только в экотопе с высокой степенью каменистости равна 64%. Доля видов гипоарктической фракции максимальна (50–58%) в видовом составе ерниковых тундр Ямала, а бореальной (41%) – в составе высокорослых ивняков северной части Полярного Урала.

Во флорах всех трех районов преобладают виды арктической фракции (соответственно 47, 49, 48%), в равном соотношении представлены гипоарктическая (30, 26, 27%) и бореальная (23, 25, 25%) фракции. Состав флоры обследованной территории позволяет отнести ее к умеренно гипоарктическим [22].

Если учитывать ценозообразующее значение видов, то в равнинных тундрах существенна роль гипоарктических кустарников и кустарничков с участием видов травянистых растений этой же географической фракции (*Calamagrostis lapponica*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *Petasites frigidus*), а также арктической (*Arctagrostis latifolia*, *Carex arctisibirica*, *C. concolor*, *C. rariflora*, *Bistorta vivipara*). В коренных горных тундрах преобладают гипоарктические кустарники и кустарнички, а в нарушенных экотопах фитоценоотически значимыми могут быть также арктические виды, в том числе *Hedysarum arcticum* и *Oxytropis sordida*. Присутствие этих бобовых было весьма характерным для дриадовых тундр Полярного Урала в середине XX в. [23].

Распределение состава ценофлор по экобиоморфам показало наличие сходного набора основных групп видов во всех трех районах исследований (табл. 2). По числу видов преобладают многолетние поликарпические травы. В равнинных условиях наибольшим видовым разнообразием характеризуются длинно- и короткокорневищные, а в горных – и стержнекорневые растения. Заметим также, что стержнекорневые поликарпические, представленные в основном (80%) видами арктической фракции, чаще встречаются в нарушенных горных экотопах, что, в свою очередь, четко отражается в географическом спектре ценофлор.



## Заключение

К настоящему времени исследованные тундровые сообщества Ямала и северной части Полярного Урала находятся на стадии пастбищной дигрессии, т.е. перевыпаса [20], при которой существенно изменились соотношения между отдельными компонентами их структуры. Наиболее значимы два взаимосвязанных процесса – отравянивание и делихенизация тундры с лишайниковыми кормами. Если снизилось видовое разнообразие сосудистых растений, то незначительно, так как напочвенный покров (мхи, лишайники) и органогенные горизонты почвы не уничтожены. Более того, доля трав от общего числа видов сосудистых растений такая же, как на ненарушенной территории в южной части Полярного Урала (соответственно 78, 85, 80%).

Во флорах всех трех районов исследований преобладают виды арктической фракции, что отражает сходство макроклиматических условий. В то же время сопоставление экологической и географической структуры ряда конкретных ценофлор свидетельствует о региональных различиях среды обитания – только в нарушенных периодически сухих и умеренно влажных экотопах Полярного Урала процесс отравянивания обусловил мезофитизацию растительного покрова и сопровождался усилением роли видов растений арктической фракции.

В ценофлорах обеих групп нарушенных экотопов (равнинных и горных) показатели видового сходства варьируют в близких пределах, причем коэффициенты Сьеренсена нередко превышают 50% в основном за счет общих видов травянистых растений. Наиболее заметны различия между ценофлорами нарушенных равнинных и горных экотопов; относительно высокое сходство ( $K_c = 54\%$ ) наблюдается только между видовым составом травяно-кустарничково-мохово-лишайниковых тундр.

*Автор выражает искреннюю благодарность кандидатам биологических наук, старшим научным сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН Л.М. Морозовой и С.Н. Эктовой, а также доктору биологических наук, зав. кафедрой биологии, экологии и МП УрГПУ А.П. Дьяченко за помощь в работе.*

## Литература

1. Морозова Л.М., Магомедова М.А. Изменение растительного покрова Ямала // Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень, 2006. С. 237–244.
2. Морозова Л.М. Современная растительность Полярного Урала севернее р. Байдарата // Научный вестник. Салехард, 2003. Вып. 3, ч. 2. С. 61–73.
3. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 383 с.
4. Андрияшкина Н.И. Оценка современного состояния растительного покрова на водоразделах полуострова Ямал // Вестник ОГУ. 2009. № 12 (106). С. 16–23.
5. Морозова Л.М., Эктова С.Н., Магомедова М.А. Характеристика растительного покрова восточного склона Полярного Урала // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург, 2006. С. 331–403.

6. *Александрова В.Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения XXIX. Л., 1977. 189 с.
7. *Городков Б.Н.* Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. М. ; Л., 1938. Т. 1. С. 297–354.
8. *Сочава В.Б., Городков Б.Н.* Арктические пустыни и тундры // Растительный покров СССР. Пояснит. текст к «Геоботан. карте СССР» М: 4000000 / под ред. Е.М. Лавренко, В.Б. Сочавы. М. ; Л., 1956. Ч. 1. С. 61–139.
9. *Горчаковский П.Л.* Растительность // Урал и Приуралье. М. : Наука, 1968. С. 211–261.
10. *Кувшинова К.В.* Климат // Урал и Приуралье. М. : Наука, 1968. С. 82–117.
11. *Шиятов С.Г., Мазепа В.С.* Климат // Природа Ямала. Екатеринбург : Наука, 1995. С. 32–68.
12. *Князев М.С., Морозова Л.М., Шурова Е.А.* Флористический список сосудистых растений // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ин-та, 2006. С. 42–159.
13. *Ребристая О.В.* Сосудистые растения // Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень, 2006. С. 16–69.
14. *Секретарева Н.А.* Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. : Товарищество научн. изд. КМК, 2004. 131 с.
15. *Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova J.J.* Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99, № 2. P. 137–169.
16. *Железнова Г.В.* Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб. : Наука, 1994. 149 с.
17. *Дьяченко А.П.* Видовое разнообразие и охраняемые виды. Мхи // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург, 2006. С. 159–256.
18. *Корчагин А.А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л. : Наука, 1976. Т. V. С. 7–132.
19. *Ребристая О.В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л. : Наука, 1977. 334 с.
20. *Юрцев Б.А., Кучеров И.Б.* Типы нарушений растительности // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения / под ред. Б.А. Юрцева. СПб. : БИН РАН, 1995. С. 64–74.
21. *Виноградов Б.В.* Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М. : Высшая школа, 1964. 328 с.
22. *Секретарева Н.А.* О терминологии географических широтных элементов в Арктике // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 4. С. 463.
23. *Игошина К.Н.* Растительность Урала // Труды Ботанического института АН СССР. 1964. Сер. 3. Геоботаника. Т. 16. С. 83–230.

Поступила в редакцию 12.01.2013 г.

Nelli I. Andreyashkina

*Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Division  
of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

**CONTEMPORARY CONDITIONS OF PLAIN AND MOUNTAIN  
PHYTOCENOSSES: COMPOSITION AND STRUCTURE  
(THE YAMAL PENINCULA, THE POLAR URALS)**

*The paper gives the results of a comparative analysis of the composition and the structure of plain and mountain phytocenoses (the Yamal Peninsula, the Polar Urals). A particular attention was paid to vascular plants. Geobotanical descriptions of undisturbed phytocenoses (the southern part of the Polar Urals) allowed us to reveal enough clearly the processes of herbalization and delichenization of tundra phytocenoses caused by reindeer overgrazing (the Yamal Peninsula and the northern part of the Polar Urals). The disturbed plain and mountain phytocenoses are at the stage of pasture digression (overgrazing), this caused significant changes in the ratio between the components. If the diversity of vascular plants did decrease on the disturbed territory, this decrease was insignificant due to the fact that the ground cover (moss, lichens) and organogenic soil horizons are not destroyed presently. The percentage of herbaceous plants in the total number of vascular plants were also similar in all three investigated regions (78–85%).*

*In the floras of all three investigated regions the species of the Arctic fraction prevailed – an evidence of the similarity of macroclimatic conditions. At the same time, the comparison of the ecological and geographic structure of a series of concrete cenofloras evidenced of regional differences in the environment. Only in disturbed – periodically dry and moderately humid – ecotopes (the northern part of the Polar Urals), the process of herbalization caused mesophytisation of the plant cover and was accompanied by a greater role of the species of the Arctic fraction.*

*In the cenofloras of the disturbed – both plain and mountain – ecotopes the indices of floristic similarity varied within nearly the same limits ( $K_c = 41–69\%$  and  $K_c = 41–63\%$  respectively) and the values of Sørensen's coefficients frequently exceeded 50%, predominantly at the expense of common species of herbaceous plants. There were more significant differences between cenofloras of the disturbed plain and mountain ecotopes ( $K_c = 26–45\%$ ); relatively high similarity ( $K_c = 54\%$ ) was observed only between the composition of grass-dwarf shrub-moss-lichen tundras which occupied relief elements with a thin snow cover, the most stable environmental conditions and a rigid ecotope selection.*

**Key words:** *phytocenose; ecotope; coenoflora; floristic similarity; ecological group; geographic latitudinal fraction; ecobiomorph.*

Received January 12, 2013

УДК 581.526.427 (574.54)  
doi: 10.17223/19988591/21/4

А.Ю. Королюк<sup>1</sup>, Б.Б. Намзалов<sup>2</sup>, Н.А. Дулепова<sup>1</sup>, Д.В. Санданов<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск)

<sup>2</sup> Бурятский государственный университет (г. Улан-Удэ)

<sup>3</sup> Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ)

Работа выполнена при поддержке РФФИ  
(гранты 12-04-90720-моб\_ст, 12-04-31179 мол\_а).

## ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЛАНДШАФТА СОСНОВОЙ ЛЕСОСТЕПИ (БАССЕЙН р. ДЖИДА, РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ)

*Изучена пространственно-структурная организация растительного покрова на примере ключевого участка, представляющего ландшафты сосновой лесостепи юга Бурятии. На основе 225 геоботанических описаний выделено 17 типов растительных сообществ, организованных в двухуровневую иерархическую систему. Для каждого выделенного типа приведены краткое описание, фитоценотические и экологические характеристики. Определена пространственная структура растительного покрова с использованием методов ординации, ландшафтного профилирования и модели сопки. Проведенный экологический анализ позволил определить факторы, отвечающие за высокое фитоценотическое разнообразие растительности исследованного района.*

**Ключевые слова:** *сосновая лесостепь; фитоценотическое разнообразие; пространственная структура; экологические градиенты; кластерный анализ; ординация.*

### Введение

Лесостепные ландшафты Южной Сибири в условиях происходящих глобальных изменений природных условий могут служить одним из чувствительных индикаторов динамических процессов. Это связано с тем, что они занимают экотонное положение между более стабильными биомами – лесным и степным. Растительный покров пояса горной лесостепи отличается высоким флористическим и фитоценотическим разнообразием, а также сложной пространственной структурой. В то же время лесостепные территории подвержены сильному антропогенному воздействию, так как являются наиболее населенными и глубоко затронутыми хозяйственной деятельностью. Все это определяет актуальность изучения закономерностей организации лесостепных ландшафтов. Важнейшими задачами в этом направлении следует считать выявление фитоценотического разнообразия

растительности и анализ связей между растительными сообществами и экологическими факторами.

На территории Республики Бурятия одним из широко распространенных типов лесостепных ландшафтов является сосновая лесостепь среднегорий. В целом сосновая лесостепь характеризуется значительной сухостью, что во многом объясняет слабую выраженность экспозиционных различий растительности, особенно ярко это выражается во флористическом составе сообществ: и на световых, и на теневых склонах основу ценофлоры типов сообществ составляют ксерофитные степные растения [1, 2].

Район исследований расположен на юге Селенгинского среднегорья в нижней правобережной части бассейна р. Джиды от с. Енхор до ее слияния с Селенгой. Площадь обследованной территории составила около 300 км<sup>2</sup>. Характерной особенностью рельефа данной территории является преобладание сильно расчлененных средневысотных гор. Большинство хребтов имеют сравнительно мягкие очертания и плоские, выровненные процессами длительной денудации вершины [3].

Основной чертой климата изучаемой территории является резкая континентальность с большими амплитудами колебаний годовой и суточной температуры. Здесь наблюдаются сравнительно холодная зима (средняя температура января  $-22\div-26^{\circ}\text{C}$ ) и умеренно теплое лето (средняя температура июля  $15-18^{\circ}\text{C}$ ) [4].

Растительный покров района исследований представлен сочетанием степей с сосновыми (*Pinus sylvestris*) лесами из класса *Rhytidio-Laricetea* K. Korotkov et Ermakov 1999. Степная растительность Западного Забайкалья принадлежит классу *Cleistogenetea squarrosae* Mirkin et al. 1986. Псаммофитная растительность относится к классу *Oxytropidetea lanatae* [5]. Степи господствуют лишь по днищам межгорных котловин в среднем и нижнем течении р. Джиды. На склонах некоторых котловин и в бассейне р. Джиды выше сплошного распространения степей располагаются сосновые или лиственнично-березовые лесостепные комплексы на выщелоченных черноземах и темно-серых лесных почвах. Наиболее высоко (до 1 400 м над ур. м.) лесостепная растительность поднимается на южном склоне Малого Хамар-Дабана [6].

Цель исследований – изучение пространственно-структурной организации растительного покрова ландшафтов сосновой лесостепи юга Бурятии.

В ходе работы последовательно решались следующие задачи:

1. Выявление фитоценотического разнообразия растительности с использованием методов кластерного анализа.
2. Разработка иерархической классификации растительных сообществ в рамках традиционного эколого-фитоценотического подхода.
3. Определение основных экологических градиентов и закономерностей пространственной структуры растительного покрова.

## **Материалы и методики исследования**

Основой работы послужили 225 геоботанических описаний, выполненных в 2010 г. по стандартным методикам на пробных площадях в 100 кв.м., за редкими исключениями, когда площадь описаний была меньше и соответствовала естественным границам фитоценоза. Массив описаний охватил все типы растительных сообществ, представленные на ключевом участке. Исключение составили лишь фитоценозы поймы р. Джиды. Хранение и первичная обработка описаний производились в пакете IBIS 6.2 [7]. В анализе использовались как единичные, так и сводные описания. В сводных описаниях высчитывалась активность видов как корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие. Латинские названия видов приведены по сводке С.К. Черепанова [8].

Дальнейшая обработка проводилась средствами пакета PAST 2.14 [9]. При построении дендрограммы использовался кластерный анализ методом Уорда, который минимизирует увеличение целевой функции, что позволяет выявить группы сходных описаний. Ординация проводилась методом метрического многомерного шкалирования (метод главных координат). Для ординации использовались сводные описания с показателями встречаемости в процентах, применялся коэффициент сходства Брея – Кертиса. На наш взгляд, использование сводных, а не единичных описаний позволяет более четко выявлять градиенты, на которых происходят изменения во флористическом составе растительных сообществ.

При описании растительности площадки выбирались таким образом, чтобы охватить склоны разной крутизны, экспозиции и формы. Это позволило использовать полученные материалы для построения модели сопки с учетом фактора увлажненности [10]. Для подсчета статусов увлажненности использовались оптимумы растений [11].

## **Результаты исследования и обсуждение**

### ***Фитоценотическое разнообразие***

Кластерный анализ позволил выделить 17 типов растительных сообществ, организованных в иерархическую систему из двух уровней (рис. 1), синтаксономический ранг которых близок формациям в классическом их понимании. На первом уровне массив описаний разделился на 9 кластеров. Для каждого кластера была высчитана активность видов (таблица), которая может служить синтетическим показателем, представляющим степень преуспеваемости данного вида в данном типе сообществ.

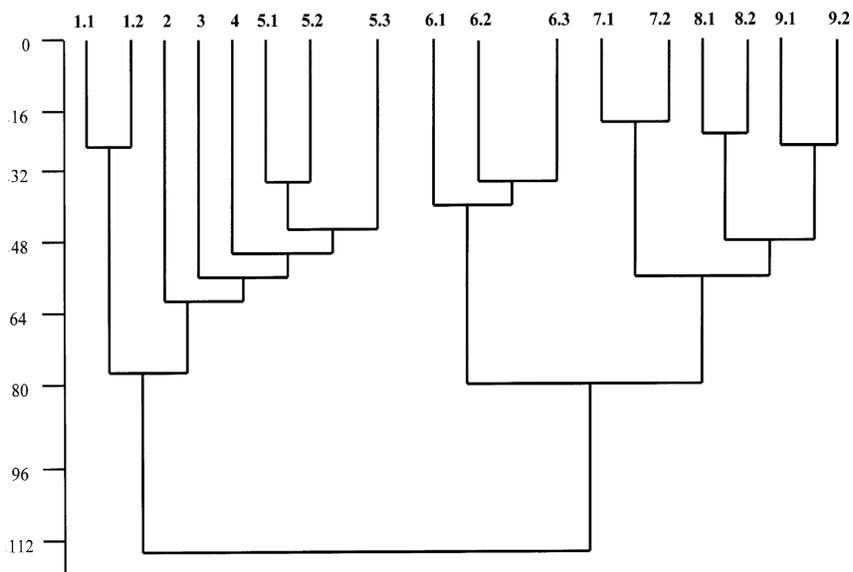


Рис. 1. Дендрограмма сходства и различия растительных сообществ ключевого участка

**Активность видов в сводных описаниях, представляющих  
типы растительных сообществ**

Номер сводного описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Количество описаний	20	10	5	12	47	61	21	19	24
<i>Pinus sylvestris</i> L.	62	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex nanella</i> Ohwi	8	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Spiraea flexuosa</i> Fisch. ex Cambess.	7	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	7	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arctogeron gramineum</i> (L.) DC.	.	29	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eremogone meyeri</i> (Fenzl) Ikonn.	.	11	.	.	.	.	.	.	2
<i>Stellaria cherleriae</i> (Fisch. ex Ser.) F. Williams	2	10	.	.	.	.	.	.	.
<i>Orostachys malacophylla</i> (Pall.) Fisch.	.	7	.	.	.	.	.	.	.
<i>Achnatherum splendens</i> Willd. ex Schult. & Schult. fil.	.	.	71	.	.	.	.	.	.
<i>Leymus buriaticus</i> Peschkova	.	.	40	.	.	.	.	.	.
<i>Urtica cannabina</i> L.	.	.	14	.	.	.	.	.	.
<i>Ixeridium graminifolium</i> (Lebed.) Tzvel.	.	.	6	.	.	.	.	.	.
<i>Carex argunensis</i> Turcz. ex Trev.	.	.	.	44	2	.	.	.	.
<i>Chamaerhodos grandiflora</i> (Pall. ex Schult.) Bunge	.	.	.	13	.	5	.	.	.
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	.	.	.	8	.	.	.	.	.
<i>Festuca dahurica</i> (St.-Yves) V Krecz. & Bobr.	.	.	.	2	.	26	13	23	.
<i>Ulmus pumila</i> L.	.	.	.	.	4	6	42	6	.

Окончание табл.

Номер сводного описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Agropyron michnoi</i> Roshev.	.	.	.	.	.	15	16	4	2
<i>Oxytropis lanata</i> (Pall.) DC.	.	.	.	2	.	19	5	2	.
<i>Artemisia xanthochroa</i> Krasch.	.	.	.	.	.	9	.	2	.
<i>Artemisia</i> sp.	2	.	.	.	.	3	15	2	.
<i>Caragana buriatica</i> Peschkova	.	.	.	.	.	4	.	6	.
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	.	29	3	.	4	4	17	18	29
<i>Potentilla acaulis</i> L.	.	3	.	.	.	2	12	26	25
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	.	7	3	4	6	12	9	15	14
<i>Thymus baicalensis</i> Serg.	.	9	.	.	.	15	6	17	2
<i>Carex pediformis</i> C.A. Mey.	11	5	.	.	8	.	.	2	18
<i>Koeleria cristata</i>	5	7	.	.	4	.	.	9	17
<i>Carex korshinskyi</i>	8	.	.	7	3	7	8	.	4
<i>Artemisia commutata</i> Bess.	3	6	.	11	3	6	.	3	3
<i>Carex duriuscula</i> C.A. Mey.	.	.	20	.	.	.	4	.	13
<i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvel.	4	3	.	.	9	.	5	3	10
<i>Veronica incana</i> L.	2	3	.	.	2	.	4	.	24
<i>Pulsatilla turczaninowii</i> Kryl. & Serg.	11	4	.	6	8	.	.	.	5
<i>Filifolium sibiricum</i> (L.) Kitam.	5	16	.	.	9	.	.	.	3
<i>Orostachys spinosa</i> (L.) C.A. Mey.	.	22	.	.	.	.	.	5	.
<i>Artemisia gmelinii</i> Web.	12	3	.	.	12	.	.	.	.
<i>Stipa baicalensis</i> Roshev.	.	8	.	.	.	2	.	4	11
<i>Lespedeza juncea</i> (L. fil.) Pers.	2	.	.	3	5	.	5	4	6
<i>Poa botryoides</i> (Trin. ex Griseb.) Kom.	3	3	.	.	.	2	2	6	7
<i>Festuca lenensis</i> Drob.	.	20	.	.	2	.	.	.	.
<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr.	.	2	10	.	.	.	5	.	2
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	.	2	6	.	4	.	3	5	.
<i>Caragana pygmaea</i> (L.) DC.	4	5	.	.	2	.	.	.	5
<i>Selaginella sanguinolenta</i> (L.) Spring	5	.	.	.	12	.	.	.	.
<i>Chamaerhodos erecta</i> (L.) Bunge	.	.	.	.	4	.	7	2	.
<i>Spiraea aquilegifolia</i> Pall.	2	.	.	.	7	.	.	.	8
<i>Stipa grandis</i> P. Smirn.	.	.	.	.	.	.	2	4	10
<i>Lespedeza davurica</i> (Laxm.) Schindl.	.	.	.	.	4	.	9	.	.
<i>Cymbaria daurica</i> L.	.	5	.	.	4	.	.	2	5
<i>Scabiosa comosa</i> Fisch. ex Roem. & Schult.	7	3	.	.	.	.	.	.	2
<i>Serratula centauroides</i> L.	.	.	.	.	.	3	.	7	3
<i>Stemmacantha uniflora</i> (L.) M. Dittrich.	4	5	.	.	3	.	.	.	.
<i>Festuca sibirica</i> Hack. ex Boiss.	9	2	.	.	.	.	.	.	.
<i>Silene jeniseensis</i> Willd.	3	6	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt	8	.	.	.	.	.	.	.	2
<i>Aster alpinus</i> L.	3	5	.	.	.	.	.	.	2
<i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.	.	.	7	.	.	2	.	.	.
<i>Patrinia rupestris</i> (Pall.) Dufr.	5	.	.	.	3	.	.	.	.
<i>Ribes diacantha</i> Pall.	2	.	.	.	.	.	5	.	.
<i>Stellaria dichotoma</i> L.	.	.	.	.	5	.	.	.	.

Примечание. Номера сводных описаний соответствуют номерам кластеров, отсутствие данных обозначает активность вида < 2.

Первый кластер объединил сосновые леса. На территории ключевого участка преобладают остепненные (ксерофильнотравяные) сосновые леса (кластер 1.2), встречающиеся на прямых и слабовыпуклых склонах теневых экспозиций различной крутизны. Сосновые леса на крутых склонах (18–35°) характеризуются сомкнутой структурой, на пологих склонах (6–14°) они более разрежены. Общая сухость территории определяет то, что основу травостоя данного типа сообществ формируют растения, обычные и для соседствующих степных фитоценозов: *Artemisia gmelinii*, *Carex korshinskyi*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla turczaninovii* и др. Покрытие травяного яруса обычно составляет 20–25%, видовая насыщенность сообществ – 23–44 вида на описание. Кустарниковый ярус выражен слабо (покрытие 1–5%, средняя высота 50–60 см) и слагается из *Spiraea aquilegifolia*, *S. flexuosa*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Ribes diacantha*, *Caragana pygmaea*.

Редким типом лесных сообществ являются березово-сосновые мезофильнотравяные леса (кластер 1.1), встречающиеся лишь по глубоко врезаемым логам в нижней части склонов. Данные экотопы характеризуются повышенной увлажненностью, оценка статусов сообществ по экологическим шкалам показывает значительные отличия в увлажненности данного типа сообществ (ступени 57–58) от остепненных сосновых лесов (ступени 52–54). Специфика экологических условий определяет развитие относительно сомкнутого кустарникового яруса (проективное покрытие 30–40%, средняя высота 60–65 см), который слагают *Spiraea flexuosa*, *Rosa acicularis*, *Cotoneaster melanocarpus*. Покрытие травяного яруса обычно составляет 50–60% при средней видовой насыщенности 33 вида. В травостое обильны *Lathyrus humilis*, *Pyrola incarnata*, *Pulsatilla patens*, *Carex amgunensis*. Мохово-лишайниковый ярус с покрытием 8–10% слагается из *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina* с примесью *Rhodobryum roseum*, *Peltigera canina*, *P. aphthosa*.

В лесостепных ландшафтах юга Бурятии характерным компонентом растительного покрова выступают ильмовые редколесья на почвах легкого механического состава. Описания, представляющие данный тип сообществ, в ходе кластерного анализа объединились в единую группу (кластер 7). Псаммофитноразнотравные ильмовники развиваются на песчаных почвах по выровненным подгорным шлейфам и по склонам различной крутизны. Данный тип сообществ представляет заключительные стадии закрепления песков. В травостое господствуют как общестепные виды (*Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*), так и псаммофитные растения (*Agropyron michnoi*, *Artemisia xanthochroa*).

В зависимости от положения в рельефе и антропогенной нагрузки изменяются доминанты и, в меньшей степени, флора. Сообщества, где древесный и кустарниковый ярус представлены только *Ulmus pumila*, а также парковые ильмовники (кластер 7.1) могут формировать различные варианты, обусловленные крутизной склонов. Так, на относительно крутых песчаных склонах

(12–20°) обычны варианты с доминированием в травяном ярусе *Agropyron michnoi*. Покрытие травостоя составляет 5–30%, в описаниях отмечено от 11 до 21 вида. Покрытие *U. pumila* составляет 20–35%. На пологих склонах встречаются варианты с доминированием *Festuca dahurica* и *Artemisia xanthochroa*. В притеррасных частях склонов отмечены ильмовые редколесья с содоминированием *Ribes diacantha*, *Caragana pygmaea*, *Rhamnus erythroxylon* (кластер 7.2). Покрытие *U. pumila* здесь составляет 8–12%, покрытие травостоя – 20–35%, количество видов варьирует от 22 до 43.

Наибольшим разнообразием на исследованной территории характеризуется степной тип растительности, представленный преимущественно настоящими дерновиннозлаковыми степями и их эдафическими вариантами: петрофитным, псаммофитным и галофитным (сазовым). Зональные типы степей представлены сообществами на плакорных местообитаниях – по днищам межгорных депрессий. Часто это полидоминантные ценозы, в которых любой из следующих видов растений может выходить на главенствующие позиции (расположены в порядке убывания активности): *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Veronica incana*, *Carex pediformis*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Carex duriuscula*, *Stipa baicalensis*. По доминированию видов выделяются два часто встречаемых варианта.

Твердоватоосоково-холоднопопынно-злаковые степи (кластер 9.1) встречаются на пологих подгорных шлейфах (3–6°). Данный тип сообществ подвержен сильной пастбищной нагрузке. В ценозах доминируют *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*, *Stipa grandis*, *Cleistogenes squarrosa*. Постоянными растениями являются *Kochia prostrata*, *Lespedeza juncea*, *Chamaerhodos erecta*, *Potentilla tanacetifolia*. Проективное покрытие в среднем составляет 35–45%, видовая насыщенность – 19–33 вида.

Стоповидноосоково-холоднопопынно-злаковые степи (кластер 9.2) встречаются по подгорным шлейфам, выположенным гребням склонов сопкок. В сообществах доминируют *Carex pediformis*, *Artemisia frigida*, *Stipa baicalensis*, *Koeleria cristata*. Характерна высокая встречаемость *Lilium pumilum*, *Heteropappus altaicus*, *Polygala tenuifolia*, *Saussurea salicifolia*, *Filifolium sibiricum*, *Serratula centauroides*, *Caragana pygmaea*, *Schizonepeta multifida*, *Aster alpinus*, *Stemmacantha uniflora*, *Thesium refractum*. Покрытие травостоя составляет 45–60%, видовая насыщенность – 31–42 вида на описание.

В силу преобладания гористого рельефа наибольшие площади на ключевом участке занимают петрофитные варианты степей. По крупнокаменистым, преимущественно южным склонам встречаются кустарниковые каменистые степи. Местообитания формируются на массивных выходах коренных пород с обилием крупнообломочного материала. Кластерный анализ позволил выделить 3 основных варианта данного типа сообществ.

Спирейные сообщества с селлагинеллой (кластер 5.1) занимают крутые, иногда почти отвесные, скалистые склоны теневых экспозиций. Из кустарников наиболее активна *Spiraea aquilegifolia* (покрытие 2–7%), основным

же доминантом выступает *Selaginella sanguinolenta*. В травостое обычны *Filifolium sibiricum*, *Carex pediformis*, *Pulsatilla turczaninowii*. Покрытие в сообществе составляет 40–50%, при высоком обилии *S. sanguinolenta* может достигать до 70%. Видовая насыщенность колеблется от 17 до 29 видов.

Кустарниково-гмелинопопынно-дерновиннозлаковые сообщества (кластер 5.2) встречаются в основном на крутых крупнокаменистых склонах (18–35°) южных экспозиций. Кустарниковый ярус сложен из *Spiraea aquilegifolia*, *Ulmus pumila*, *Rhamnus erythroxylon*, реже встречается *Malus baccata*. В травостое преобладают злаки и осоки: *Achnatherum sibiricum*, *Koeleria cristata*, *Spodiopogon sibiricus*, *Carex pediformis*, *C. argunensis*, *C. korshinskyi*. Высокой активностью выделяется *Artemisia gmelinii*. Покрытие травостоя составляет 10–40%, видовая насыщенность – 19–38 видов, снижаясь до 8–10 на склонах крутизной более 35°.

Злаково-разнотравные каменистые степи (кластер 5.3) встречаются на более пологих склонах (12–20°) юго-западной экспозиции. Основным доминантом выступает *Filifolium sibiricum*, высокой активностью характеризуются *Achnatherum sibiricum*, *Carex pediformis*, *Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia gmelinii*, *Cymbaria dahurica*, *Lespedeza juncea*. Покрытие травяного яруса обычно составляет 60–70%, снижаясь до 25–40% на крутых склонах. Видовая насыщенность изменяется от 26 до 40 видов.

По вершинам гряд и выпуклым склонам различных экспозиций обычны низкотравные каменистые степи (кластер 2). Обширных выходов коренных пород здесь нет, как правило, они в значительной степени разрушены выветриванием. Основу сообществ создают низкорослые петрофитные растения *Arctogeron gramineum*, *Orostachys spinosa*, *Festuca lenensis*, *Filifolium sibiricum*, *Eremogone meyeri*, *Stellaria cherleriae*, а также обычная во многих степных сообществах *Artemisia frigida*. Проективное покрытие составляет 35–50%, видовая насыщенность – 43–56.

По выровненным участкам с опесчаненными почвами развиваются гемипсаммофитные, преимущественно дерновиннозлаковые степи (кластер 8). Они могут представлять первичные сообщества или формировать заключительные стадии закрепления песков. Участие псаммофитов в составе сообществ невелико – своим обилием выделяется лишь *Festuca dahurica*. Основу ценозов формируют широко распространенные степные растения: *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*, *Thymus baicalensis*, *Cleistogenes squarrosa* и *Koeleria cristata*. Нами было выделено два варианта, в первую очередь отражающие степень пастбищной дигрессии.

Даурскотипчаково-холоднопопынные степи (кластер 8.1) занимают подгорные шлейфы крутизной 2–5° северной и северо-западной экспозиций, обращенные к р. Джиде. В травостое доминируют *Festuca dahurica* и *Artemisia frigida*. Содоминантами выступают *Poa botryoides*, *Potentilla acaulis*, *Thymus baicalensis*. Покрытие травостоя меняется в пределах 35–70%, видовая насыщенность – 14–26 видов.

Ковыльно-даурскотипчаковые степи (кластер 8.2) представляют относительно закрепленные песчаные участки: днища котлов выдувания, пологие склоны различных экспозиций. В кустарниковом ярусе отмечены *Ulmus pumila* и *Caragana buriatica*, редко *Hippophaë rhamnoides* (покрытие 1–5%). В травяном ярусе доминирует *Festuca dahurica*, *Stipa baicalensis*, *S. krylovii*. Помимо этих растений активны *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*, *Carex pediformis*, *Artemisia frigida*, *Thymus baicalensis*, *Potentilla acaulis*, *Serratula centauroides*, *Orostachys spinosa*. Покрытие травяного яруса – 25–45%, в описаниях отмечено от 15 до 27 видов.

Сазовые варианты степей представлены сообществами с доминированием чия (*Achnatherum splendens*), описанными в притеррасной части долины Джиды, а также в микропонижениях с близким залеганием грунтовых вод (кластер 3). Ценозы занимают выровненные участки по внешнему краю поймы. Покрытие составляет 70–85%, видовая насыщенность фитоценозов колеблется от 12 до 27 видов.

Слабосомкнутые сообщества песчаных массивов, подверженных активной эоловой переработке, мы выделяем в отдельный тип растительности – псаммофитный. Он включает начальные стадии зарастания песков и характеризуется преобладанием в составе растительности облигатных псаммофитов.

Псаммофитные сообщества на навейных песках эолово-аккумулятивных форм (кластер 4) занимают небольшие площади на горных склонах. Представлены они формациями с доминированием видов осок и хамеродоса крупноцветкового: коржинскоосоковой (*Carex korshinskyi*), аргунскоосоковой (*Carex argunensis*) и хамеродосовой (*Chamaerhodos grandiflora*) [12]. Покрытие составляет 15–35%, видовая насыщенность 9–12 видов.

Сообщества по дефлированным участкам песков (кластер 6.1) отмечены на склонах от пологих до крутых. Основными доминантами выступают *Oxytropis lanata*, *Agropyron michnoi*, содоминирует *Festuca dahurica*. Характерными видами являются *Corispermum sibiricum*, *Leymus littoralis*, *Calamagrostis epigeios*. Покрытие составляет 10–25%, видовая насыщенность 8–15 видов.

Сообщества с доминированием *Thymus baicalensis* (кластер 6.2) встречаются в котлах выдувания и нижней части склонов юго-западной экспозиции, соседствующих с разреженными сосняками. Содоминантом сообщества является *Festuca dahurica*. В травяном ярусе присутствуют степные виды – *Lespedeza juncea*, *Scabiosa comosa*, *Oxytropis turczaninonii*. Проективное покрытие составляет 25–45%, видовая насыщенность – 15–20 видов.

Сообщества с доминированием *Festuca dahurica* (кластер 6.3) занимают котлы выдувания, песчаные шлейфы у подножия сопков и небольшие песчаные гряды. Кроме овсяницы в травяном ярусе доминируют многолетние травы и полукустарнички: *Agropyron michnoi*, *Oxytropis lanata*, *Artemisia xanthochroa*, *A. xylorhiza*. На отдельных участках содоминантами могут вы-

ступать *Cleistogenes squarrosa* и *Chamaerhodos grandiflora* или *Ulmus pumila* и *Caragana buriatica*. Покрытие травяного яруса и видовая насыщенность сильно варьируют (от 10 до 55% и от 8 до 22 видов).

Проведенный анализ позволяет говорить о высоком фитоценотическом разнообразии растительности исследованного района. В 225 геоботанических описаниях представлены 17 растительных формаций из различных типов растительности. Последние в нашем понимании составляют более дробные категории высших единиц растительности, включающие не только основные зональные, но и важнейшие эдафо-климатогенные адаптивные типы (см. таблицу), прекрасно представленные в контрастных горно-котловинных ландшафтах Забайкалья.

*Пространственная структура растительного покрова.* Для определения экологических факторов, отвечающих за формирование структуры растительного покрова и флористические различия между сообществами, была проведена ординация сводных описаний (рис. 2). Анализ ее результатов показывает, что на оси максимального варьирования флористического состава растительности сообщества объединяются в две группы.

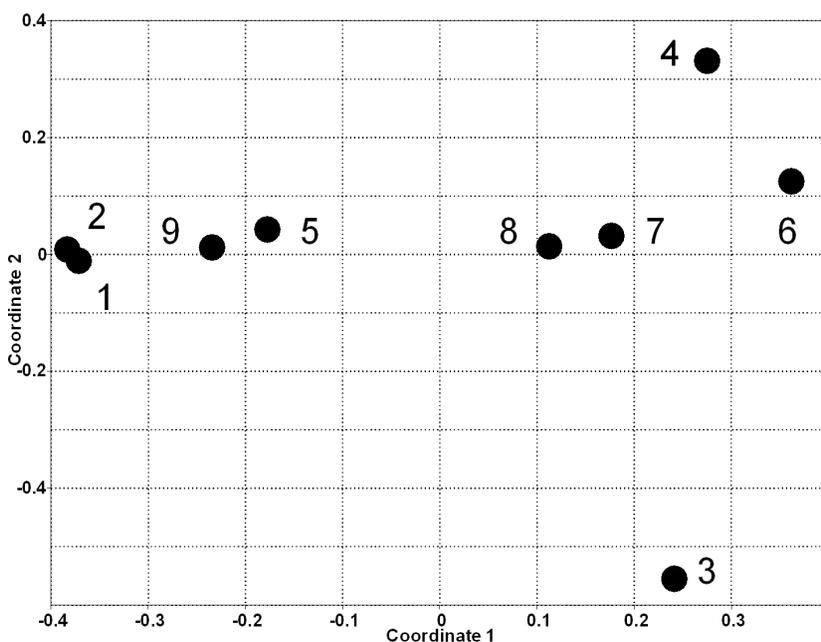


Рис. 2. Ординация сводных описаний. 1–9 – номера типов растительных сообществ (приведены в тексте)

Первую группу (левая часть ординационной схемы) формируют сообщества горных степей – кустарниковые и петрофитные, а также остепненные сосновые леса, флористический состав травостоя которых близок сосед-

ствующим степям. По сути, в данной группе сконцентрированы все компоненты горной сосновой лесостепи, которые формируют особый региональный (нижнеджидинский) тип мезокомбинации экспозиционной лесостепи. Топологическое положение этой комбинации, включая все сопряженные в ней сообщества (рис. 3; № 1, 2, 4, 5), четко видно на профиле пространственного распределения растительности в долине р. Джиды. Интересно отметить, что структурное единство сообществ в рамках мезокомбинации горной сосновой лесостепи, выявленной в результате экологической ординации сообществ, уже достаточно ясно обособляется в дендрограмме сходства и различия растительных сообществ (см. рис. 1).

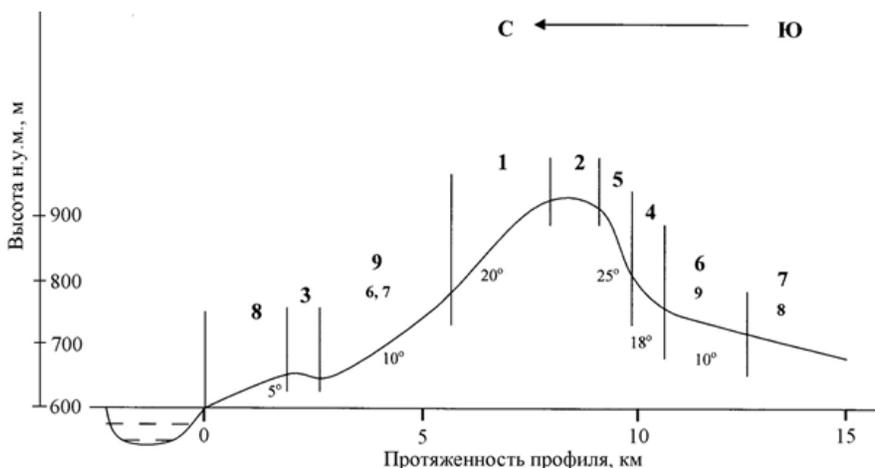


Рис. 3. Профиль распределения растительности на правом берегу р. Джиды: 1–9 – номера типов растительных сообществ (преобладающие типы выделены крупным шрифтом); 5–25° – средняя крутизна склона. По горизонтали – протяженность профиля, км; по вертикали – высота над уровнем моря, м; под профилем – средняя крутизна склонов

Основу второй группы (правая часть ординационной схемы) формируют фитоценозы, связанные не только с песками или опесчаненными почвами, но и с аналогами зональных дерновиннозлаковых степей на подгорных выровненных шлейфах на легких супесчаных каштановых почвах. В условиях сравнительно выровненного рельефа подгорных шлейфов и террасовых понижений пространственное сложение растительности не отличается большой сложностью. Чаще они слагаются гомогенными выделами сообществ дерновиннозлаковых степей (см. рис. 1, 2; № 8, 9). Оригинальным компонентом в структуре растительности является сочетание ильмовых редколесий с псаммофитными группировками на песчаных эолово-дефляционных формах рельефа в полосе настоящих дерновиннозлаковых (ковыльных, тонконоговых и змеевковых) степей (см. рис. 1 и 2; № 6, 7, 8, 9). При этом нередко

отмечается комплекс псаммофитных растительных сообществ с доминированием многолетних трав и полукустарничков (преимущественно облигатных псаммофитов) на слабозакрепленных песках, местами подвергающихся активным эоловым процессам. В сложном комплексе преобладают фрагменты сообществ остролодочниковой (*Oxytropis lanata*), золотисто-желтополынной (*Artemisia xanthochroa*), одревесневающейполынной (*Artemisia xylorhiza*) и даурскотипчаковой (*Festuca dahurica*) формаций [13].

Вторая ось варьирования связана с уровнем богатства – засоленности почв. Крайние позиции на этом градиенте занимают засоленные сазовые степи с доминированием чия блестящего и гемипсаммофитные сообщества с участием вейника наземного на навейных эолово-аккумулятивных песках.

Важной особенностью исследованного ключевого участка является то, что уровень увлажненности не является ведущим экологическим фактором. Об этом говорят господствующие позиции степных растений во всех типах растительных сообществ. Это же показывает анализ степени увлажненности местообитаний, оцененный с использованием экологических шкал растений. Модель сопки ключевого участка по фактору увлажнения показывает слабые различия данного показателя для склонов различной экспозиции (рис. 4). Данная особенность заметно отличает ландшафты сухой сосновой лесостепи юга Бурятии от широко распространенных в Южной Сибири комплексов экспозиционной лесостепи [14].

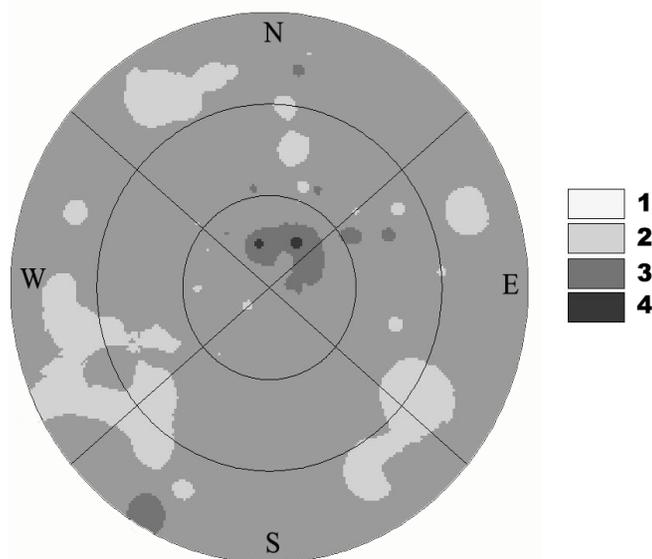


Рис. 4. Модель сопки ключевого участка по фактору увлажнения.

Ступени увлажнения: 1 – 44–48 – разнотравно-дерновиннозлаковые сухие степи; 2 – 48–52 – богаторазнотравно-дерновиннозлаковые настоящие степи; 3 – 52–56 – луговые степи; 4 – 56–60 – остепненные луга и травяные ксеромезофильные леса

Развитие подобных наиболее аридных вариантов горной лесостепи, вероятно, объясняется гидротермическими условиями джидинско-дырестуйской впадины Селенгинского среднегорья в Бурятии, где развиваются условия пустынно-степного климата с весенними суховеями, и не случайно именно здесь, в предгорьях Боргойского хребта, М.А. Решиковым было отмечено уникальное в условиях Забайкалья сообщество клеменцевоковыльковой пустынной степи.

### Заключение

Проведенные исследования позволяют говорить о высоком фитоценотическом разнообразии ландшафтов сосновой лесостепи Бурятии. Основными факторами, отвечающими за разнообразие и пространственную структуру растительного покрова, являются характеристики почв. В первую очередь это развитость почвенного профиля, степень каменистости и опесчаненности. Важнейшей особенностью изученного комплекса является то, что вне зависимости от экспозиции склона местообитания характеризуются недостаточным увлажнением. Это приводит к тому, что в формировании растительности ведущая роль принадлежит степным ксерофитным растениям. Вероятно, описанные особенности растительности в некоторой степени связаны с высокой антропогенной нагрузкой на природные комплексы ключевого участка. Легкий гранулометрический состав почв не способствует удержанию влаги даже на северных склонах. Вследствие этого увеличивается коэффициент испарения и сток, как внутренний, так и поверхностный. Лесная подстилка, а также структура верхних горизонтов почвы в степи нарушена из-за частых пожаров и чрезмерного выпаса. В ходе эрозионных и дефляционных процессов происходит деградация почвенного покрова. Перевыпас приводит к вторичной ксерофитизации растительных сообществ. Закономерности организации растительного покрова, выявленные в ходе изучения одного ключевого участка, требуют подтверждения на основании анализа серии ключевых участков в разных районах Бурятии. Такие исследования позволят определить инвариантные признаки растительности ландшафтов сосновой лесостепи и определить основные экологические факторы, отвечающие за разнообразие и пространственную структуру уникальных лесостепных комплексов Забайкалья.

### Литература

1. Аненхонов О.А., Королюк А.Ю., Бадмаева Н.К. и др. Изучение климатогенной динамики лесостепной растительности: подходы и первые результаты // Глобальные и региональные особенности трансформации экосистем Байкальского региона : мат-лы российско-монгольского симп. Улан-Батор, 2008. С. 23–32.
2. Санданов Д.В., Королюк А.Ю. Экологическая контрастность сообществ лесостепной растительности Юго-Западного Забайкалья (бассейн р. Джиды) на градиенте гумид-

- ности-аридности // Проблемы сохранения растительного мира и генофонда Северной Азии: Материалы Всероссийской конференции (Новосибирск, 23–25 августа 2011 г.). Новосибирск, 2011. С. 179–181.
3. *Нагорья Прибайкалья и Забайкалья*. М., 1974. 358 с.
  4. *Фадеева Н.В.* Селенгинское среднегорье (природные условия и районирование). Улан-Удэ : Бурят. книж. изд-во, 1963. 169 с.
  5. *Brzeg A., Wika S.* An endemic psammophilous plant association *Astragalo olchonensis-Chamaerhodetum grandiflorae* ass. nova from Olkhon island on lake Baikal and its syn-taxonomic position // Polish Botanical Journal. 2001. 46 (2). P. 219–227.
  6. *Дылис Н.В., Рециков М.А., Мальшиев Л.И.* Растительность // Предбайкалье и Забайкалье. М. : Наука, 1965. С. 225–281.
  7. *Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск, 2007. 304 с.
  8. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир, 1995. 992 с.
  9. *Hammer O., Harpe D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. № 4 (1). 9 p.
  10. *Королюк А.Ю.* Модель сопки – метод анализа структуры растительного покрова // Растительность России. 2008. № 13. С. 117–122.
  11. *Королюк А.Ю.* Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул – Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–38.
  12. *Дулепова Н.А.* Растительные сообщества песчаных склонов горных хребтов бассейна р. Селенга Республики Бурятия // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии : материалы II Междунар. науч. конф. Улан-Удэ, 2011а. Т. 1. С. 203–205.
  13. *Дулепова Н.А.* Растительные сообщества слабозакрепленных песков бассейна р. Селенги // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы : материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.). СПб., 2011б. Т. 1. С. 77–81.
  14. *Намзалов Б.Б., Холбоева С.А., Королюк А.Ю. и др.* Особенности структуры лесостепи в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии // Аридные экосистемы. 2012. Т. 18, № 2 (51). С. 17–27.

Поступила в редакцию 11.01.2013 г.

Andrey Yu. Korolyuk<sup>1</sup>, Bimba-Tsyren B. Namzalov<sup>2</sup>,  
Natalia A. Dulepova<sup>1</sup>, Denis V. Sandanov<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the  
Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup> Buryat State University, Ulan-Ude, Russia

<sup>3</sup> Institute of General and Experimental Biology of Siberian Branch  
of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia

**PHYTOCOENOTIC DIVERSITY AND SPATIAL STRUCTURE  
OF PINE FOREST-STEPPE LANDSCAPES  
(DZHIDA RIVER BASIN, REPUBLIC OF BURYATIA)**

*The spatial structure of vegetation, representing pine forest-steppe landscapes of south part of Buryatia (on the example of key site) werestudied. On the basis of 225 relevés 17 types of plant communities were identified. All assigned communities were organized in a two-level hierarchical system. Each type has a brief description, phytocoenotic and ecological characteristics. The conducted analysis showed a high phytocoenotic diversity of studied key site. Selected plant communities compose more separate categories of high units of vegetation including not only zonal types, but also edaphical-climatical types.*

*The spatial structure of vegetation was studied with using ordination, landscape profile and hill model methods. Ordination analysis revealed two groups of plant communities on the first axis. First group was formed by mountain steppe plant communities – shrub, petrophytic as well as dry pine forests, whose floristic composition is similar to steppe communities. This group associates all components of mountain pine forest-steppe which form a specific regional type of mesocombination of expositional forest-steppe. The second group is formed by communities connected not only with sand and sandy soils, but with similar zonal types of bunch-grass steppe on flat aprons with light sabulous chestnut soils. The spatial structure of vegetation in the conditions of leveled relief and terraced depressions has quite a simple character. Usually, it is formed by homogenic patches of bunch-grass steppe communities. The second axis is connected with soil richness. The saz steppes with *Achnatherum splendens* and hemipsammophytic communities with *Calamagrostis epigeios* are on the edge of this gradient.*

*In general, the ecological analysis helped to define the factors of high phytocoenotic diversity of vegetation. Firstly, it is the maturity of soil profile, the level of stone and sand fractions in the soil. Our studies showed that moisture is not a driving factor at the key site. This can be proved by prevalence of steppe plants in all types of plant communities and also by hill model which showed small differences of moisture for different aspects of slopes. The development of such arid versions in mountain forest-steppes can probably be explained by hydro-thermic conditions of Dzhidinskii-Dyrestuiskii depression of Selenginskii middle mountainous region of Buryatia where desert-steppe climate conditions with spring hot dry winds are usually found.*

**Key words:** pine forest-steppe; phytocoenotic diversity; spatial structure; ecological gradients; cluster analysis; ordination.

УДК 580:502.7(571.1)  
doi: 10.17223/19988591/21/5

**М.В. Олонова<sup>1,2</sup>, Д. Чжанг<sup>2</sup>, У. Бекет<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

<sup>2</sup> Синцзянский институт экологии и географии КАН (г. Урумчи, Китай)

<sup>3</sup> Социально-экономический научный центр при АН Монголии (г. Ульгий, Монголия)

## **МАТЕРИАЛЫ К ВЫДЕЛЕНИЮ КЛЮЧЕВЫХ БОТАНИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ**

Исследования выполнены при поддержке гранта International Science & Technology Cooperation Program of China (2010DFA92720-06) и финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 13-04-01715-а.

*Программа выделения ключевых ботанических территорий предусматривает выявление наиболее ценных участков для охраны растительных объектов на основании постоянных критериев. Выявление эндемичных видов – важный этап этой работы. В статье представлен список эндемиков Алтайской горной страны (принимаемой в рамках Флоры Алтая) как для горной страны в целом, так и отдельно для российской, монгольской, казахстанской и китайской частей.*

**Ключевые слова:** охрана природы; ключевые ботанические территории; эндемики; Алтай.

### **Введение**

Известно, что благодаря хозяйственной деятельности человека виды на планете исчезают быстрее, чем биологи успевают их обнаружить и изучить. Комитет по биологическому разнообразию Китайской Академии наук сообщил, что из-за вырубки лесов, чрезмерной эксплуатации природных экосистем, неконтролируемого применения пестицидов и других антропогенных воздействий, приводящих к изменению среды обитания, в настоящее время наблюдаются самые быстрые, с конца мелового периода, темпы вымирания видов. Предполагается, что эти темпы в 1 000 раз превосходят естественные темпы вымирания [1]. Долгое время внимание экологов было сконцентрировано на охране тропических лесов, однако в настоящее время признано, что видовое богатство внетропических территорий также нуждается в специальных и срочных защитных мерах.

В апреле 2002 г. состоявшаяся в Гааге VI Конференция стран конвенции по биологическому разнообразию (CBD) приняла Глобальную стратегию сохранения растений [2]. Эта стратегия была разработана для того, чтобы, с одной стороны, обеспечить основу для принятия мер на региональном, национальном и глобальном уровнях, а с другой – обеспечить охрану растительного мира на уровне экосистем, видов и на генетическом уровне.

В связи с поставленной целью было определено 16 основных задач, которые были сгруппированы в 5 блоков:

1. Изучение и описание растительного разнообразия.
2. Охрана растительного разнообразия.
3. Устойчивое (рациональное) использование компонентов растительного разнообразия.
4. Содействие образованию и распространение знаний о растительном разнообразии.
5. Создание сообщества единомышленников.

Согласно пятому блоку задач, растения следует сохранять как *in situ*, так и *ex situ*, в доступных коллекциях, но предпочтение должно отдаваться первой форме [3]. До 2010 г. планировалось взять под охрану половину территорий, признанных наиболее ценными для сохранения растительного мира. Были обозначены четкие критерии для выделения таких участков, которые было предложено именовать ключевыми ботаническими территориями (КБТ), или Important Plant Areas (IPA). «Ключевая ботаническая территория – это природный или полуприродный участок с высоким ботаническим разнообразием и (или) участок, который, по оценке экспертов, поддерживает уникальное сообщество редких, находящихся под угрозой, и (или) эндемичных видов растений, и (или) растительное сообщество с большой ботанической ценностью» [4. С. 12].

Рекомендации, разработанные для европейских стран, предусматривают 3 критерия выделения КБТ:

А (угрожаемые виды) – на участке имеется крупная популяция одного или нескольких видов растений, представляющих большую ценность в общемировом или европейском масштабе;

В (видовое богатство растений) – участок характеризуется флорой, необычно богатой для своей биогеографической зоны в европейском масштабе;

С (угрожаемые местообитания) – участок представляет собой уникальный образец местообитания, представляющего ценность в европейском или общемировом масштабе.

При этом по критерию А предусмотрено 4 категории:

А(i) – виды, признанные находящимися под глобальной угрозой и внесенные в соответствующий список [5];

А(ii) – виды, признанные находящимися под угрозой в Европе и внесенные в соответствующий список [6];

А(iii) – находящиеся под угрозой эндемики, не вошедшие в А(i) и А(ii);

А(iv) – находящиеся под угрозой субэндемичные (узкоареальные) виды, не вошедшие в А(i) и А(ii).

Для того чтобы быть отнесенным к КБТ, участок должен удовлетворять одному или нескольким критериям (А, В, С) или любому их сочетанию.

С. Андерсон отмечает: «Проект КБТ был задуман в ответ на ухудшение состояния популяций европейских дикорастущих растений и их местооби-

таний, в котором повинны быстрое экономическое развитие, урбанизация и уничтожение среды обитания. Программа КБТ дает возможность выявить и защитить наиболее важные участки и места произрастания дикорастущих растений в Европе... Несмотря на то что руководство ориентировано на выявление КБТ на территории Европы, используемые в нем принципы могут быть видоизменены и приспособлены для других регионов мира... причем количество, размер и спектр таких участков в пределах каждой страны определяются самой страной в рамках существующих критериев, а также знаний, возможностей и опыта национальной рабочей группы по КБТ» [4. С. 6].

Многие европейские государства уже к 2007 г. составили списки таких территорий [7]. Несмотря на существенные трудности, обусловленные как природными различиями между европейскими странами и Россией, так и несопоставимыми размерами государств, в России, в частности в Алтае-Саянском экорегионе, была начата и успешно проводится работа по выявлению КБТ [8]. Коллективом авторов было составлено детальное руководство по выделению КБТ в Алтае-Саянском экорегионе. В этом руководстве система критериев, принятая для европейских стран, была адаптирована к сибирским реалиям. На этой новой основе были составлены списки видов категорий А(ii), А(iii) и А(iv) (видов, относящихся к А(i) в Алтае-Саянском экорегионе в настоящее время не отмечено), а также предложено введение новой категории А(v). Принимая во внимание огромную площадь России, несопоставимую с площадями большинства европейских стран, а также неадекватное представление видов сибирской флоры в международных списках видов, нуждающихся в охране, авторами было предложено относить к этой новой категории виды, занесенные в Красные книги субъектов федерации, на территории которого находится данная КБТ. В отношении критериев В и С была сделана классификация местообитаний юга Сибири, необходимая для выделения КБТ, а также составлены определительные ключи для местообитаний и дана характеристика основных единиц системы местообитаний. Трудно переоценить значение данного пособия, но, к сожалению, в части критерия А оно охватывает только российскую часть экорегиона, в то время как сам экорегион располагается в пределах четырех государств – Российской Федерации, Монголии, Казахстана и Китая.

Известно, что горные территории в целом отличаются особым видовым богатством. Своим повышенным видовым разнообразием они обязаны огромному разнообразию условий существования, которое наблюдается в горных экосистемах и обусловлено разнообразием климатических и почвенных условий, наблюдающимся в горах, изменениями среды, связанными с разными высотами и экспозицией склонов [9, 10]. Плотность эндемиков в горных районах также намного выше, чем на равнине [11]. Юго-западную часть Алтае-Саянского экорегиона занимает Горный Алтай, чья флора считается одной из наиболее богатых по флористическому разнообразию в азиатской части России. По данным Л.И. Малышева с соавт. [12], толь-

ко российская часть Алтая насчитывает 1 980 видов сосудистых растений, уступая в этом отношении одному району р. Уссури. Такое разнообразие обусловлено не только горным характером флоры, но и пограничным положением Алтая на стыке различных флористических провинций Бореального и Древнесредиземноморского флористических подцарств [13]. Как указывает Р.В. Камелин [14], Алтайская горная страна расположена на границе между провинциями двух флористических подцарств – Бореального и Древнесредиземноморского. Флора этой территории сформировалась на базе по меньшей мере трех различных флор – бореальной евросибирской, степной и древнесредиземноморской. Надо отметить, что разные авторы [15–19] по-разному проводят границы между фитохориями, но все они признают пограничное положение Алтая.

В силу столь высокого биоразнообразия Алтай давно привлекает внимание природоохранных организаций, и на его территории осуществлялись и осуществляются крупные, в том числе и международные, природоохранные проекты. В частности, огромная работа по выявлению эндемиков и субэндемиков Алтайской горной страны была проделана международным коллективом авторов в рамках проекта «Дарвиновская инициатива» [20].

В Новой флоре Алтая Алтайская горная страна рассматривается в более широких пределах (вместе с Алтаидами, т.е. включает Саур, Манрак, Семистей и Тарбагатай с его отрогами). По мнению Р.В. Камелина [14], в этих пределах значительно более полно раскрывается как эндемизм горной флоры, так и ее особая оригинальность.

В соответствии с последним ботанико-географическим районированием Алтая, проведенным Р.В. Камелиным [14], АГС подразделяется на 3 основных региона: Бореальный горно-южносибирский, Суббореально-степной горно-южноалтайско-джунгарский и Степной и пустынный центральноазиатский. По мнению Р.В. Камелина, и по составу флоры, и по растительности АГС полностью принадлежит к Циркумбореальной области Бореального подцарства, к двум ее подобластям – Евросибирской, представленной Алтае-Западноаянской провинцией, и Степной, представленной Алтае-Джунгарской и Тувинско-Монгольской провинциями. При этом Р.В. Камелин отмечает высокое богатство и оригинальность флоры Алтае-Джунгарской провинции. Она содержит большое число неморальных видов, присущих черневой тайге, элементы реликтового кверцитального комплекса, многочисленные туранские и турано-джунгарские пустынные элементы. По предварительным оценкам флора АГС насчитывает около 2 700 видов [14]. При этом надо отметить, что большое число новых видов было описано в последнее время [21–25 и др.] благодаря детальному исследованию территории АГС, проводящемуся в связи с начатой Новой флорой Алтая.

И.И. Артемов [8] приводит 252 эндемика для всего Алтае-Саянского эко-региона, и 120 из них – для российской части Алтая. А.И. Пяк с соавт. [20] отмечает для территории АГС 288 эндемичных и субэндемичных видов,

указывая при этом, что более 30 из них были обнаружены в регионе за последние 15 лет.

Целью данной работы явилось составление списка эндемичных высших растений для всей АГС, включая казахстанский, монгольский и китайский участки, поскольку ни один из вышеупомянутых списков эндемиков не охватывает эту территорию в широких пределах, а он необходим для составления списка категории А(iii). Следовало учесть и то обстоятельство, что в связи с интенсивными исследованиями флоры Алтая списки эндемиков постоянно меняются: одни недавно обнаруженные эндемики включаются в список, другие, в связи с новыми находками, переводятся в ранг субэндемиков.

### Материалы и методики исследования

К эндемикам АГС были отнесены виды, ареал которых по современным данным не выходит за пределы данной территории, принятой для Флоры Алтая [14]. Списки были составлены с учетом литературных источников и электронных ресурсов [8, 20, 27–46], а также систематических обработок и специальных исследований, посвященных отдельным систематическим группам [47–55].

### Результаты исследования и обсуждение

В результате анализа вышеперечисленной литературы к числу эндемиков АГС было отнесено 265 видов и подвидов (таблица). В списке заметно преобладают бобовые (64 вида, 24%), причем главным образом это представители двух родов – *Oxytropis* (34 вида) и *Astragalus* (25 видов), 37 видов принадлежат сложноцветным, 25 – злакам, 21 – лютиковым и 17 – розоцветным. Остальные семейства представлены менее значительно. Заметно, что, с одной стороны, повышенное число эндемиков выявлено в группах, интенсивно изучавшихся в последнее время, с другой – немалое значение имеет и то, какой концепции в понимании объема видов придерживается автор той или иной систематической обработки.

Поскольку охрана биоразнообразия в настоящее время рассматривается как задача государственной важности и требует определенных законодательных актов, необходимо установить, сколько эндемиков АГС встречается на территории каждого из четырех государств и сколько при этом ограничено рамками лишь одного государства.

Сравнительный анализ показал, что наибольшее число эндемичных для АГС видов встречается на территории Российской Федерации. В российской части АГС (главным образом Алтае-Западносаянская горная провинция) зарегистрирован 171 эндемик, при этом 79 из них не выходят за пределы России.

## Эндемичные виды Алтайской горной страны

№	Вид	Россия	Мон-голия	Казах-стан	Китай
1	<i>Asplenium sajanense</i> Gudoshn. et Krasnob.	+			
2	<i>Cystopteris altajensis</i> Gureeva	+			
3	<i>Aconitum gubanovii</i> Luferov et Worosch.		+		
4	<i>Aconitum khanminthunii</i> A. Solovjev et Shmakov	+	+		
5	<i>Aconitum krylovii</i> Steinb.	+		+	
6	<i>Anemone umbrosa</i> C.A. Mey.			+	
7	<i>Delphinium barlykense</i> Lomonosova et Khanminchun	+	+		
8	<i>Delphinium eglandulosum</i> C.Y. Yang et B. Wang				+
9	<i>Delphinium gubanovii</i> Frisen		+		
10	<i>Delphinium inconspicuum</i> Serg.	+	+	+	+
11	<i>Delphinium mirabile</i> Serg.	+			
12	<i>Delphinium reverdattoanum</i> Polozhij et Revyakina	+			
13	<i>Delphinium sauricum</i> Schischk.			+	
14	<i>Delphinium ukokense</i> Serg.	+	+	+	
15	<i>Pulsatilla reverdattoi</i> Polozhij et Maltzeva	+			
16	<i>Ranunculus akkemensis</i> Polozhij et Revyakina	+			
17	<i>Ranunculus arschantynicus</i> Kamelin, Shmakov et Smirnov		+		
18	<i>Ranunculus revushkinii</i> A.I. Pjak et Schegoleva	+			
19	<i>Ranunculus sapozhnikovii</i> Schegoleva		+		
20	<i>Ranunculus schischkinii</i> Revushkin	+			
21	<i>Ranunculus schmakovii</i> A. Erst	+			
22	<i>Ranunculus tuvunicus</i> A. Erst	+			
23	<i>Thalictrum bykovii</i> Kotukh.			+	
24	<i>Papaver tenellum</i> Tolm.	+		+	
25	<i>Corydalis grubovii</i> Mikhailova		+		
26	<i>Arenaria potaninii</i> Schischk.			+	
27	<i>Hylebia glandulifera</i> (N. Zolot.) Tzvel.	+			
28	<i>Mesostemma martjanovii</i> (Kryl.) Ikonn.	+			+
29	<i>Stellaria imbricata</i> Bunge	+	+		+
30	<i>Stellaria irrigua</i> Bunge	+	+		
31	<i>Stellaria pulvinata</i> Grub.		+		
32	<i>Atriplex altaica</i> Sukhor.	+	+		+
33	<i>Atriplex procumbens</i> Less.	+			
34	<i>Chenopodium frutescens</i> C.A. Mey.	+	+		
35	<i>Coryspermum altaicum</i> Iljin	+			
36	<i>Coryspermum erosium</i> Iljin	+			
37	<i>Coryspermum krylovii</i> Iljin	+			
38	<i>Salicornia altaica</i> Lomonosova	+	+		
39	<i>Suaeda tschujensis</i> Lomonosova et Freitag	+	+		
40	<i>Acantholimon tarbagataicum</i> Gamajun.			+	
41	<i>Limonium congestum</i> (Ledeb.) O. Kuntze	+	+		+
42	<i>Limonium reznitzenkoanum</i> Lincz.			+	
43	<i>Viola atroviolacea</i> W. Beck.	+		+	

Продолжение табл.

№	Вид	Россия	Мон-голия	Казах-стан	Китай
44	<i>Viola czemalensis</i> Zuev	+			
45	<i>Viola fischeri</i> W. Beck.	+			
46	<i>Viola macroceras</i> Bunge	+			
47	<i>Draba czuensis</i> Revushkin et A.L. Ebel	+	+		
48	<i>Draba sapozhnikovii</i> A.L. Ebel	+			
49	<i>Erysimum inense</i> N. Busch	+			
50	<i>Erysimum ledebourianum</i> Serg.	+		+	
51	<i>Erysimum kotukhovii</i> Lub.		+	+	
52	<i>Hedinia altaica</i> Pobed.	+	+	+	
53	<i>Sterigmostemum schmakovii</i> R. Kam. et D. German			+	
54	<i>Euphorbia alpina</i> Ledeb.	+	+	+	
55	<i>Euphorbia altaica</i> Ledeb.	+			
56	<i>Euphorbia macrorhiza</i> Ledeb.	+		+	
57	<i>Euphorbia mongolica</i> Prokh.	+	+		
58	<i>Euphorbia rupestris</i> Ledeb.	+			
59	<i>Euphorbia saurica</i> Baikov			+	
60	<i>Stelleropsis altaica</i> (Theib.) Pobed.	+		+	+
61	<i>Stelleropsis tarbagataica</i> Pobed.			+	
62	<i>Rhodiola algida</i> (Ledeb.) Fisch. et C.A. Mey.	+	+	+	+
63	<i>Alchimilla altaica</i> Juz.	+			
64	<i>Alchimilla biquadrata</i> Juz.	+			
65	<i>Alchimilla curaica</i> Juz.	+			
66	<i>Alchimilla curvidens</i> Juz.	+			
67	<i>Alchimilla denticulata</i> Juz.	+			
68	<i>Alchimilla diglossa</i> Juz.	+			
69	<i>Alchimilla hians</i> Juz.	+			
70	<i>Alchimilla pilosiplica</i> Juz.	+			
71	<i>Alchimilla sanquinolenta</i> Juz.	+			
72	<i>Alchimilla saurii</i> Juz.			+	
73	<i>Amigdalus ledebouriana</i> Schlecht.			+	
74	<i>Potentilla inopinata</i> Sojak		+		
75	<i>Potentilla laevipes</i> Sojak		+		
76	<i>Potentilla laevissima</i> R. Kam.		+		
77	<i>Sanquisorba azovtzevii</i> Krasnob. et Pschen.	+			
78	<i>Sibiraea altiensis</i> (Laxm.) Schneider	+		+	
79	<i>Sibiraea laevigata</i> (L.) Maxim.	+		+	+
80	<i>Astragalus aksaicus</i> Schischk.	+	+		
81	<i>Astragalus argutensis</i> Bunge	+	+		
82	<i>Astragalus brachibotris</i> Bunge	+	+		
83	<i>Astragalus burtschumensis</i> Saposhn. ex Sumn.			+	+
84	<i>Astragalus candidissimus</i> Ledeb.			+	
85	<i>Astragalus gregorii</i> B. Fedtsch. et Basil.		+		
86	<i>Astragalus gubanivii</i> Ulzij.		+		
87	<i>Astragalus inflatus</i> DC.			+	
88	<i>Astragalus kurtschumensis</i> Bunge		+	+	+
89	<i>Astragalus luxurians</i> Bunge		+		
90	<i>Astragalus majevskianus</i> Kryl.		+	+	+
91	<i>Astragalus ortholobus</i> Bunge	+		+	

Продолжение табл.

№	Вид	Россия	Мон-голия	Казах-стан	Китай
92	<i>Astragalus petropylensis</i> Bunge			+	
93	<i>Astragalus politovii</i> Kryl.	+	+		
94	<i>Astragalus potaninii</i> Ulzj.		+		
95	<i>Astragalus pseudoaustralis</i> Fisch. et C.A. Mey.	+			
96	<i>Astragalus pseudotesticulatus</i> Sancz. et Ulzj.		+		+
97	<i>Astragalus pycnolobus</i> Bunge			+	
98	<i>Astragalus scleropodus</i> Ledeb.			+	+
99	<i>Astragalus tephrolobus</i> Bunge	+	+		
100	<i>Astragalus tschuensis</i> Bunge	+	+	+	
101	<i>Astragalus ulzjichutagii</i> Sancz.		+		
102	<i>Astragalus veresczaginii</i> Kryl. et Sumn.			+	
103	<i>Astragalus xanthotrichus</i> Ledeb.			+	+
104	<i>Astragalus zaissanensis</i> Sumn.		+	+	+
105	<i>Hedysarum kamelinii</i> Ulzj.		+		
106	<i>Hedysarum theinum</i> Krasnob.	+		+	
107	<i>Hedysarum tschuense</i> A.I. Pyak et A.L. Ebel	+			
108	<i>Lathyrus krylovii</i> Serg.	+			
109	<i>Orobus ledebourii</i> (Trautv.) Roldug.	+		+	
110	<i>Oxytropis acanthaceae</i> Jurtz.	+	+		
111	<i>Oxytropis alpestris</i> Schischk.	+	+		
112	<i>Oxytropis bracteata</i> Basil.	+			
113	<i>Oxytropis chakassiensis</i> Polozhij	+			
114	<i>Oxytropis confuse</i> Bunge	+			
115	<i>Oxytropis gebleri</i> Fischer ex Bunge	+	+		
116	<i>Oxytropis hystrix</i> Schrenk			+	
117	<i>Oxytropis inaria</i> (Pall.) DC.	+			
118	<i>Oxytropis kaspensis</i> Krasnob. et Pschen.	+			
119	<i>Oxytropis komei</i> Saposhn.	+	+		
120	<i>Oxytropis krylovii</i> Schipcz.		+	+	
121	<i>Oxytropis ladyginii</i> Kryl.	+	+		
122	<i>Oxytropis macrobotrys</i> Bunge			+	
123	<i>Oxytropis macrosema</i> Bunge	+	+		
124	<i>Oxytropis martjanovii</i> Kryl.	+	+		+
125	<i>Oxytropis melaleuca</i> Bunge			+	
126	<i>Oxytropis nivea</i> Bunge	+			
127	<i>Oxytropis nuda</i> Basil.	+			
128	<i>Oxytropis physocarpa</i> Ledeb.	+			
129	<i>Oxytropis polyphylla</i> Ledeb.	+			
130	<i>Oxytropis potaninii</i> Bunge ex Palib.		+		
131	<i>Oxytropis reverdattoi</i> Jurtzev	+			
132	<i>Oxytropis rhizantha</i> Palib.		+		
133	<i>Oxytropis saposhnikovii</i> Kryl.	+	+		
134	<i>Oxytropis setosa</i> (Pall.) DC.	+	+		
135	<i>Oxytropis setosa</i> subsp. <i>aigulak</i> (Saposhn.) Polozhij	+			
136	<i>Oxytropis stenofoliola</i> Polozhij	+			
137	<i>Oxytropis stenophylla</i> Polozhij	+			
138	<i>Oxytropis sulphurea</i> (Fisch. ex DC.) Ledeb.	+		+	
139	<i>Oxytropis sumnevicii</i> Kryl.			+	

Продолжение табл.

№	Вид	Россия	Мон-голия	Казах-стан	Китай
140	<i>Oxytropis sutaica</i> Ulzij.		+		
141	<i>Oxytropis tenuis</i> Palib.		+		
142	<i>Oxytropis teres</i> (Lam.) DC.	+		+	
143	<i>Oxytropis ulzichutagii</i> Sancz.		+		
144	<i>Linum violascens</i> Bunge	+		+	
145	<i>Zygophyllum melongena</i> Bunge	+	+		
146	<i>Swertia banzragczii</i> Sancz.		+		
147	<i>Gentiana dichotoma</i> Pall.			+	
148	<i>Gentiana fisheri</i> P. Smirn.			+	
149	<i>Gentiana sibirica</i> (Kusn.) Grossh.	+		+	
150	<i>Bupleurum longiinvolucratum</i> Kryl.	+		+	
151	<i>Asperula kryloviana</i> Serg.			+	
152	<i>Rubia reznitzenkoana</i> Litw.			+	
153	<i>Anoplocaryum tenellum</i> A.L. Ebel et Rudaya		+		
154	<i>Craniospermum canescens</i> DC.	+	+		
155	<i>Craniospermum echioides</i> (Screnk) Bunge		+		
156	<i>Craniospermum mongolicum</i> Jonston		+		
157	<i>Craniospermum subfloccosum</i> Kryl.	+	+	+	+
158	<i>Eritrichium altaicum</i> Popov	+		+	
159	<i>Eritrichium kamelinii</i> Ovczinnikova	+		+	
160	<i>Mertensia pallasii</i> (Ledeb.) G. Don fil.	+		+	+
161	<i>Mertensia popovii</i> N. Rubtz.			+	
162	<i>Mertensia tarbagataica</i> B. Fedtsch.			+	+
163	<i>Myosotis chakassica</i> O. Nikif.	+			
164	<i>Euphrasia krasnovii</i> Juz.	+			
165	<i>Euphrasia schischkinii</i> Serg.	+	+	+	+
166	<i>Veronica altaica</i> Kossatsch.	+			
167	<i>Veronica polozhiae</i> Revushkin	+			
168	<i>Veronica pinnata</i> subsp. <i>nana</i> Polozhij	+	+		
169	<i>Veronica sapozhnikovii</i> Kossatsch.		+		
170	<i>Veronica schmakovii</i> Kossatsch.	+	+		
171	<i>Veronica sessiliflora</i> Bunge	+		+	
172	<i>Veronica smirnovii</i> Kossatsch.		+		
173	<i>Veronica spicata</i> subsp. <i>kamelinii</i> Kossatsch.	+			
174	<i>Linaria brachiceras</i> (Bunge) Kuprian.			+	
175	<i>Linaria hepatica</i> Bunge		+	+	
176	<i>Pedicularis abrotanifolia</i> Bieb. ex Steven.	+	+	+	+
177	<i>Pedicularis altaica</i> Bieb. ex Steven.	+	+	+	+
178	<i>Pedicularis lasiostachis</i> Bunge	+	+	+	
179	<i>Dracocephalum bungeanum</i> Schischk. et Serg.	+	+		+
180	<i>Dracocephalum krylovii</i> Lipsky	+			
181	<i>Lagopsis darwiniana</i> A.I. Pjak		+		
182	<i>Lagopsis marrubiastrum</i> Ik.-Gal.	+	+		
183	<i>Laphanthus krylovii</i> Lipsky	+	+	+	+
184	<i>Nepeta densiflora</i> Kar. et Kir.		+	+	+
185	<i>Panzeria canescens</i> (Bunge) Sojak	+	+		+
186	<i>Scutellaria altaica</i> Fisch. ex Sweet.	+		+	
187	<i>Scutellaria grandiflora</i> subsp. <i>gymnosperma</i> R. Kam. et Gubanov		+		
188	<i>Scutellaria paulsenii</i> Briq.		+		

Продолжение табл.

№	Вид	Россия	Мон-голия	Казах-стан	Китай
189	<i>Thymus narymensis</i> Serg.	+		+	
190	<i>Thymus schischkinii</i> Serg.	+			
191	<i>Arctogeron gramineum</i> (L.) DC.	+			
192	<i>Artemisia altaiensis</i> Krasch.	+	+		
193	<i>Artemisia argyrophylla</i> Ledeb.	+	+	+	
194	<i>Artemisia amoena</i> Poljak.		+	+	
195	<i>Brachanthemum baranovii</i> (Krasch. et Poljak.) Krasch.	+			
196	<i>Brachanthemum krylovianum</i> Serg.	+			
197	<i>Cancrinia krasnoborovii</i> Khanminchun	+			
198	<i>Centaurea kryloviana</i> Serg.			+	
199	<i>Cirsium komarovii</i> Schischk.	+			
200	<i>Cirsium schischkinii</i> Serg.	+			
201	<i>Crepis czuensis</i> Serg.	+	+		
202	<i>Echinops saissanicus</i> (B. Keller) Bobr.			+	
203	<i>Erigeron altaicus</i> M. Popov	+			
204	<i>Galatella altaica</i> Tzvel.	+	+	+	
205	<i>Heteropappus medius</i> (Kryl.) Tamamsch.	+			
206	<i>Hieracium aczelmanicum</i> Schischk. et Serg.	+			
207	<i>Ligularia robusta</i> (Ledeb.) DC.	+			
208	<i>Pyrethrum kelleri</i> (Kryl. et Plotn.) Krasch.			+	
209	<i>Rhinactinidia eremophila</i> (Bunge) Bunge		+		
210	<i>Saussurea ceterachifolia</i> Lipsch.	+	+		
211	<i>Saussurea czichacevii</i> Maneev et Krasnob.	+			
212	<i>Saussurea elata</i> Ledeb.	+		+	
213	<i>Saussurea glacialis</i> Herd.	+	+		
214	<i>Saussurea jadrinzevii</i> Kryl.	+			
215	<i>Saussurea orgaadayi</i> Khanminchun et Krasnob.	+	+		
216	<i>Saussurea pricei</i> N.D. Simps.	+	+		
217	<i>Saussurea revjakinae</i> S.N. Smirn.	+			
218	<i>Saussurea robusta</i> Ledeb.			+	
219	<i>Saussurea sajanensis</i> Gudoschnikov	+			
220	<i>Saussurea serratuloides</i> Turcz.	+			
221	<i>Senecio veresczaginii</i> Schischk. et Serg.	+		+	
222	<i>Serratula kirghisorum</i> Iljin	+		+	
223	<i>Taraxacum aksaicum</i> Schischk.	+	+		
224	<i>Taraxacum krasnoborovii</i> Krasnikov	+	+	+	
225	<i>Taraxacum krylovii</i> Krasnikov et Khanminchun	+	+		
226	<i>Taraxacum rupestre</i> Krasnikov	+			
227	<i>Taraxacum formosissimus</i> Kirschner et Stepanek	+			
228	<i>Tephrosia veresczaginii</i> (Schischk. et Serg.) Holub	+	+		
229	<i>Iris kamelinii</i> Alexeeva	+			+
230	<i>Iris ludwigii</i> Maxim.	+		+	
231	<i>Gagea azutavica</i> Kotukh.			+	
232	<i>Gagea goljakovii</i> Levichev	+			
233	<i>Gagea kuraiensis</i> Levichev	+			+

Окончание табл.

№	Вид	Россия	Мон-голия	Казах-стан	Китай
234	<i>Gagea shmakoviana</i> Levichev	+			
235	<i>Gagea xiphoidea</i> Levichev	+			
236	<i>Tulipa heteropetala</i> Ledeb.			+	
237	<i>Allium zaissanicum</i> Kotukh.			+	
238	<i>Carex ledebouriana</i> subsp. <i>substepposa</i> Malysh.	+			
239	<i>Carex martynenkoi</i> Zolot.	+			
240	<i>Carex rupestris</i> subsp. <i>altimontana</i> T.V. Ebel	+			
241	<i>Elymus besczetnovae</i> Kotukh.			+	
242	<i>Elymus buchtarmensis</i> Kotukh.			+	
243	<i>Elymus karakabiensis</i> Kotukh.	+		+	+
244	<i>Elymus lineicus</i> Kotukh.			+	
245	<i>Elymus longespicans</i> Kotukh.			+	
246	<i>Elymus marmoreus</i> Kotukh.			+	
247	<i>Elymus occidental-altaicus</i> Kotukh.			+	
248	<i>Elymus sarymsaktensis</i> Kotukh.			+	
249	<i>Elymus sibiricus</i> Kotukh.			+	
250	<i>Elymus tarbagataicus</i> Kotukh.			+	
251	<i>Elymus tzvelevii</i> Kotukh.			+	
252	<i>Elymus ubinica</i> Kotukh.			+	
253	<i>Festuca tschujensis</i> Reverd.	+	+	+	
254	<i>Koeleria delavignei</i> subsp. <i>vereschaginii</i> Tzvel. et Vlassova	+			
255	<i>Limnas vereschaginii</i> Kryl. et Schischk			+	
256	<i>Poa actruense</i> Olonova	+			
257	<i>Poa mariae</i> Reverd.	+	+		
258	<i>Poa polozhij</i> Revjakina	+			
259	<i>Poa vereschaginii</i> Tzvel.	+		+	+
260	<i>Puccinellia kalininae</i> Bubnova	+	+		
261	<i>Stipa argillosa</i> Kotukh.			+	
262	<i>Stipa azutavica</i> Kotukh.			+	
263	<i>Stipa karakabica</i> Kotukh.			+	
264	<i>Stipa sczerbakovii</i> Kotukh.			+	+
265	<i>Stipa zaissanica</i> Kotukh.			+	

На территории Казахстана отмечается 105 эндемиков АГС, из которых 47 обитают только на территории этой республики. Лишь немногим меньше эндемичных алтайских видов (99) зарегистрировано в Монголии, и 28 из них не было пока обнаружено на территории других государств. Наконец, для китайской части Алтая приводится 32 вида, и только один из них не отмечается за пределами Китая. Такую бедность Китайского Алтая эндемичными видами нельзя объяснить ничем иным, как сравнительно малой изученностью территории.

Надо принять во внимание, что китайская часть Алтая, как и казахстанская, лежит в пределах наиболее флористически богатой и оригинальной Алтае-Джунгарской провинции [14]. Государственная граница между Китаем и Казахстаном пересекает Саурский, Зайсанский, Маркакольский и Чер-

ноиртышский флористические районы, в которых с Казахстанской стороны отмечено наибольшее число эндемиков АГС. Все это позволяет с большой долей уверенности предполагать, что флористическое богатство и разнообразие данной территории выявлены далеко не полностью и более тщательные исследования внесут существенные поправки в списки эндемиков как АГС в целом, так и ее китайской части. Разумеется, эндемичные виды – далеко не все растительные объекты видового (подвидового) уровня, нуждающиеся в охране, а только те, которые должны быть отнесены к списку А(iii) – находящиеся под угрозой эндемики. В соответствии с рекомендациями для выделения КБТ охране также подлежат субэндемики, ареалы которых лишь ненамного выходят за пределы АГС (категория А(iv)).

Некоторые виды имеют достаточно широкий ареал, но различные районы Алтая являются южным (северным, западным, восточным) пределом их распространения, и поэтому они также нуждаются здесь в особой охране и внесены в локальные Красные книги. Это такие виды, как *Abies sibirica* Ledeb., *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryn., *Oxalis acetosella* L., *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sibirica* Du Roi на китайской территории Алтае-Джунгарской провинции, внесенные в списки охраняемых растений Синцзяна [41] и, частично, Казахстана [39]. В соответствии с Критериями выделения ключевых ботанических территорий в Алтае-Саянском экорегионе [8], эти виды, как и другие, внесенные в региональные Красные книги и не вошедшие в списки А(ii), А(iii) и А(iv), должны быть внесены в список А(v).

Таким образом, в списке А(v) будут представлены как декоративные виды (*Erythronium sibiricum*, *Fritillaria pallidiflora* Schrenk, *Fritillaria walujewii* Regel), так и ценные пищевые (*Allium altaicum* Pall., *Trapa zaissanica* (Fler.) V. Vassil.) и лекарственные растения (*Adonis villosa* Ledeb., *Empetrum nigrum* L., *Daphne altaica* Pall., *Pulmonaria mollissima* Kern.), которые могут быть использованы для интродукции и селекции, и их охрана представляет не только научный и эстетический, но и большой экономический интерес.

### Заключение

Таким образом, исследование флоры АГС и особенно ее малоизученных приграничных территорий является в настоящее время актуальной задачей, поскольку выделение КБТ является необходимым этапом эффективной и научно обоснованной природоохранной деятельности. Своевременные меры, предпринятые в этом направлении, помогут предотвратить стремительное обеднение биоразнообразия этого региона в условиях все возрастающей антропогенной нагрузки.

### Литература

1. *Biodiversity* Committee CAS. Biodiversity in China. Status and classification needs. Copyright © 1992 by Science press Published by Science press. URL: <http://www.brim.ac.cn/brime/bdinehu/index.html>

2. *Global Strategy for Plant Conservation (GSPC)*. URL: <http://www.biodiv.org>
3. *Glowka L., Burhenne-Guilmin F., Syngae H.* (in collaboration with Jeffrey A. McNeely and Lothar Gunding.). A guide to the Convention on Biological Diversity Gland, Switzerland : IUCN—the World Conservation Union, 1994. xii. 161 p.
4. *Андерсон С.* Идентификация ключевых ботанических территорий: руководство по выбору КБТ в Европе и основы развития этих правил для других регионов мира. М. : Изд-во Представительства Всемирного союза охраны природы (IUSN) для России и стран СНГ, 2003. 39 с. URL: <http://www.plantlife.org.uk>
5. *IUCN Red list of threatened species 2006*. URL: <http://www.iucnredlist.org>
6. *List of rare, threatened and endemic plants in Europe, Edition 1982*. Threatened Plants Unit, IUCN Conservation Monitoring Centre. 1983. 357 p.
7. *Plantlife*. URL: <http://www.plantlife.org.uk/international/plantlife-ipas.html>
8. *Артемов И.И., Королюк А.Ю., Лащинский Н.Н., Смелянский И.Э.* Критерии выделения ключевых ботанических территорий в Алтае-Саянском экорегионе : метод. пособие. Новосибирск : Сиб. экол. центр, 2007. 106 с.
9. *Shengji P.* Biodiversity resources of Himalayan region. // Floristic characteristics and diversity of East Asian Plants. Proc. of I Internat. Symp. of East Asian plants July 25–27, 1996, Kunming, Yunnan, R.P. China. Beijing : China Higher Educ. Press, 1996. P. 440–453.
10. *Orme C.D.L., Davies R.G., Burgess M* et al. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or treat // *Nature*. 2005. Vol. 436. P. 1016–1019.
11. *Tang Zh., Wang Zh., Zheng Ch., Fang J.* Biodiversity in China's mountains // *Front. Ecol. Environ.* 2006. Vol. 4, № 7. P. 347–352.
12. *Мальшев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М.* Флористическое деление Азиатской России на основании количественных признаков // *Krylovia*. 2000. Т. 2, № 1. С. 3–6.
13. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л. : Наука, 1978. 248 с.
14. *Камелин Р.В.* Новая Флора Алтая (задачи и концепция новой флористической сводки) // *Флора Алтая*. Барнаул : АзБука, 2005. Т. 1. С. 7–22.
15. *Грубов В.И.* Ботанико-географическое районирование Центральной Азии // *Растения Центральной Азии*. М. ; Л. : Наука, 1963. Вып. 1. С. 10–69.
16. *Камелин Р.В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Наука, 1973. 355 с.
17. *Ревушкин А.С.* Материалы к флористическому районированию Алтае-Саянской провинции // *Флора, растительность и растительные ресурсы Сибири*. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1987. С. 32–46.
18. *Ревушкин А.С.* Высокогорная флора Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. 320 с.
19. *Wu Zh.-Y., Wu S.-G.* A proposal for a new floristic kingdom // Floristic characteristics and diversity of East Asian plants. Proceedings of the First International Symp. on floristic characteristics and diversity of East Asian plants, Jul. 25–27, 1996. Kunming, Yunnan. Beijing : China Higher Educ. Press, 1996. P. 3–42.
20. *Piak A.I., Shaw S.C., Ebel A.L. et al.* Endemic plants of the Altai Mountain country. London : Wild Guides, 2008. 320 p.
21. *Ревушкин А.С., Пяк А.И., Эбель А.Л.* Флористические находки в Горном Алтае // *Ботанический журнал*. 1997. Т. 82, № 8. С. 32–46.
22. *Ревушкин А.С., Рудая Н.А., Сморгов А.Е. и др.* Флористические находки в Западной Монголии // *Ботанический журнал*. 2001. Т. 86, № 5. С. 142–151.
23. *Чусовлянов Д.В.* Новый вид рода *Festuca* с Алтая // *Ботанический журнал*. 1998. Т. 83, № 11. С. 113–115.
24. *Овчинникова С.В., Пяк А.И., Эбель А.Л.* Novelties in the genus *Lappula* (Borraginaceae) // *Turczaninovia*. 2004. Т. 7, № 2. С. 5–13.
25. *German D.A., Shmakov A.I., Zhang X.-Ch. et al.* Some new floristic finding in Xinjiang, China // *Acta Phytotaxonomica Sinica*. 2006. Vol. 44, № 5. P. 598–603.

26. *Флора* Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1927–1961. Т. 1–12.
27. *Флора* Казахстана. Алма-Ата : Изд-во АН Каз. ССР, 1956–1966. Т. 1–9.
28. *Флора* Сибири. Новосибирск : Наука, 1987–2003. Т. 1–14.
29. *Губанов И.А.* Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М. : Валланг, 1996. 136 с.
30. *Flora of China*. Beijing : Science Press ; St.-Louis : Missouri Botanical Garden Press, 1994–2005. Vol. 4, 5, 8, 9, 13, 14, 17, 18, 22, 24.
31. *Flora Xingjiangensis*. Urumqi : Xinjiang Science and Technology and Hygiene Publishing House, 1996. Vol. 6. 670 p.
32. *Дьяченко С.А.* Конспект флоры плато Укок // Флора и растительность Алтая : тр. Южно-Сиб. бот. сада. 1995. Вып. 1. С. 56–65.
33. *Положий А.В., Гуреева И.И., Курбатский В.И.* и др. Флора островных приенисейских степей. Сосудистые растения. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2002. 156 с.
34. *Котухов Ю.А., Иващенко А.А., Лайман Дж.* Флора сосудистых растений Западно-Алтайского заповедника. Алматы : Tethys, 2002. 108 с.
35. *Котухов Ю.А.* Список сосудистых растений Казахстанского Алтая // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул : Изд-во Алтайск. ун-та, 2005. Вып. 11. С. 11–83.
36. *Определитель* растений Республики Тывы. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2007. 706 с.
37. *Определитель* растений Кемеровской области. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2001. 477 с.
38. *Конспект* флоры Сибири: сосудистые растения. Новосибирск : Наука, 2005. 362 с.
39. *Красная книга* Казахской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. 2: Растения. Алма-Ата : Наука Казахской ССР, 1981. 260 с.
40. *Красная книга* Республики Алтай. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск : ЦСБС СО РАН, 1996. 262 с.
41. *ىرىلكۈل مۇسۇئى اۆاي ناغىدىلى دىغۇق* URL: [http:// www.xjtsnews.com / normal / content / bak / content / 2009-02 / 13 / content\\_155442\\_3.htm](http://www.xjtsnews.com/normal/content/bak/content/2009-02/13/content_155442_3.htm)
42. *Красная книга* Республики Тыва: растения. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1999. 150 с.
43. *Красная книга* Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск : Наука, 2002. 264 с.
44. *Красная книга* Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул : Алтай, 2006. 262 с.
45. *Красная книга* Российской Федерации (растения и грибы). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 455 с.
46. *Биоразнообразие* Алтае-Саянского экорегиона. База данных растений и грибов. URL: [http:// www.bioaltai-sayan.ru / regnum/species/php](http://www.bioaltai-sayan.ru/regnum/species/php).
47. *Цвелев Н.Н.* Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
48. *Yakovlev G.P., Sytin A.K., Roskov Yu.R.* Legumes of Northern Euroasia. A checklist. Kew : Royal Botanic Gardens, 1996. 724 p.
49. *Шмаков А.И.* Определитель папоротников России. Барнаул : Изд-во Алтайск. ун-та, 1999. 108 с.
50. *Косачев П.А.* Обзор секции *Pseudolysimachium* W.D.J. Koch рода *Veronica* L. (Scrophulariaceae) во флоре Алтайской горной страны // *Turczaninovia*. 2003. Т. 6, № 1. Р. 11–33.
51. *Котухов Ю.А.* Новые виды рода *Allium* L. (Alliaceae J. Agardh.) из Восточного Казахстана // *Turczaninovia*. 2003. Т. 6, № 1. Р. 5–10.
52. *Иващенко А.А.* Тюльпаны и другие луковичные растения Казахстана. Алматы : Две столицы, 2005. 192 с.
53. *Байков К.С.* Молочай Северной Азии. Новосибирск : Наука, 2007. 362 с.
54. *Смирнов С.В.* Конспект рода *Saussurea* DC (Asteraceae) Алтайской горной страны // *Turczaninovia*. 2007. Т. 10, № 3–4. Р. 12–25.

55. Эрст А.С. Новые таксоны рода Лютик (*Ranunculus*) из Алтайской горной страны // Turczaninovia. 2007. Т. 10, № 2. Р. 5–11.

Поступила в редакцию 12.11.2010 г.

*Tomsk State University Journal of Biology*. 2013. № 1 (21). Р. 59–73

doi: 10.17223/19988591/21/5

Marina V. Olonova<sup>1</sup>, Daoyuan Zhang<sup>2</sup>, Ulhan Beket<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia,

<sup>2</sup>Xinjiang Institute of Ecology and Geography of the Chinese Academy of Sciences, Urumqi, China

<sup>3</sup>Socio-economic Scientific Centre of Mongolian Academy of Sciences, Ulgij, Mongolia

### ON THE IDENTIFICATION OF IMPORTANT PLANT AREAS ON ALTAI MOUNTAIN COUNTRY

*Altai Mountain Country (AMC) is a unique natural region, located on the border between different floristic regions of the Boreal and ancient Mediterranean subkingdoms, where the distribution of several plant species is actually limited. It is known to have sufficient endemic floral biodiversity in the Northern Asia. Many plants of Altai Mountains System need effective care and proper conservation measures for their survival and longer term protection. Important Plant Areas (IPAs) program is to identify and protect a network of the best sites for plant conservation, using consistent criteria. The revealing of endemic plants is an important step of this action. Hitherto, a lot of data about endemism of this ecoregion has been accumulated and published, but, unfortunately, it concerns mainly the Russian part of AMC. Therefore, the endemic plants list for AMC as a whole, and for Russian, Mongolian, Kazakhstani and Chinese parts separately was presented. The analysis of published data has revealed 265 species and subspecies, which can be attributed to endemics of AMC. Fabaceae family is dominated on this list (64 species, 24%), being presented mainly by two genera – Oxytropis (34 species) and Astragalus (25 species); 37 species belong to Asteraceae, 25 – Poaceae, 21 – Ranunculaceae, and 17 – Rosaceae. Other families are less significant. A comparative analysis has shown that the largest numbers of endemic species of AMC occur in the Russian Federation. 171 endemic species have been registered in the Russian part of AMC, 79 of them to be distributed in Russian part only. In Kazakhstan 105 AMC endemics have been found, 47 of them to be distributed only in the territory of this republic. Slightly less endemic species (99) have been registered in Mongolia, 28 of them have not been found in other states yet. Finally, 32 endemic of AMC have been revealed in the Chinese part of ecoregion, and only one of them has not been found outside China. Such a poverty of Chinese Altai with endemic species can be explained only by negligible research of this area. It should be taken into account that the Chinese part of the Altai, like Kazakhstan, lies within the most floristically rich Altay-Jungar province. Indeed, it may be proposed, that the floristic richness and diversity of this area has not been revealed completely and more detailed studies could supplement the lists of endemics of AMC as a whole, and of its Chinese part. Thus, the study of AMC flora and especially its Chinese area is an urgent task now, because it is a necessary step for effective and science-based conservation efforts, which could help to prevent the rapid loss of biodiversity in this unique region.*

**Key words:** conservation; Important Plant Areas; endemics; Altai Mountain Country.

Received November 12, 2010

## ЗООЛОГИЯ

УДК 574.587

doi: 10.17223/19988591/21/6

**А.В. Андрианова**

*Институт вычислительного моделирования СО РАН (г. Красноярск)*

### **ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ЕНИСЕЙСКОГО ЗООБЕНТОСА В НИЖНЕМ БЬЕФЕ КРАСНОЯРСКОЙ ГЭС**

Работа выполнена в рамках проекта СО РАН и НАН Беларуси  
№ 4 «Устойчивое развитие, природно-техногенная безопасность,  
ГИС и риски территорий (Беларусь и Сибирь)».

*Проведены исследования сообществ зообентоса р. Енисей на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Подкаменной Тунгуски. Описан видовой состав, представлены количественные параметры и пространственная динамика развития донной фауны беспозвоночных. Для Верхнего Енисея наиболее типичен литореофильный биоценоз с преобладанием хирономид, олигохет и амфипод. После слияния с Ангарой возрастают площади, занятые песчаными отложениями. При этом доля амфипод и олигохет существенно снижается, им на смену приходят двустворчатые моллюски, поденки и ручейники. Зарегулирование Енисея привело к глобальным изменениям в зообентосе реки, прежде всего к распространению байкальских амфипод выше устья Ангары. Количественные характеристики зообентоса после зарегулирования существенно выросли, особенно на участке от плотины до устья Ангары: численность – более чем в 2 раза, биомасса – в 5 раз. Доля амфипод в биомассе зообентоса увеличилась в 10 раз, хирономид – в 9 раз, олигохет – в 40 раз. Анализ временной динамики указывает на продолжающееся увеличение биомассы зообентоса Верхнего Енисея.*

**Ключевые слова:** р. Енисей; зообентос; литореофильный биоценоз; последствия зарегулирования; амфиподы.

#### **Введение**

Енисей – главная водная артерия Сибири, входит в число семи самых крупных рек мира и является наиболее многоводной рекой нашей страны. Его средний сток 19 800 м<sup>3</sup>/с, что превышает таковой Волги более чем в 2 раза. По размерам бассейна (2 580 тыс. км<sup>2</sup>) Енисей уступает только Амазонке, Конго и Миссисипи с Миссури. Интерес к бассейну Енисея возрос в связи с его интенсивным комплексным использованием: строительством ГЭС, транспортировкой крупнотоннажных судов, водоснабжением городов и поселков, рыболовством, в рекреационных целях. В результате широко развернувшегося гидростроительства бассейн превращен в каскад крупнейших

в мире водохранилищ. В настоящее время в бассейне Енисея имеется большое количество предприятий разного профиля, существенно увеличился сток всех видов сбросов, поступающих в воду Енисея от городов и поселков.

С вводом в эксплуатацию Красноярской ГЭС в р. Енисей произошло коренное изменение гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов. Последствия зарегулирования прослеживаются по некоторым показателям на расстоянии более 1,5 тыс. км от створа гидроузла [1]. Экологические перестройки в сообществах гидробионтов требуют углубленного изучения и многолетнего мониторинга как для оценки нанесенного экологического ущерба, так и для выработки научных основ стратегии преодоления негативных последствий и восстановления биологического потенциала экосистемы Енисея. В настоящее время система гидробиологического мониторинга на Енисее практически отсутствует.

Как известно, в реках важнейшим звеном экосистемы является сообщество зообентоса – беспозвоночных обитателей дна. Исследование донной фауны является неотъемлемой частью в изучении водных экосистем. На всем протяжении Енисея зообентос занимает главенствующее положение в пищевой цепи, в отличие от планктона, развитие которого ограничивается значительной скоростью течения и сопутствующей ей большой мутностью воды; лишь в губе и дельте количество планктона возрастает [2]. В рационе ценных видов рыб, обитающих в Енисее (сиговые, лососевые, осетровые, хариусовые и др.), зообентос составляет 54% по весу; растительность, рыба и воздушные насекомые – по 22, 18 и 6% соответственно [3, 4].

Основные гидробиологические исследования Енисея были начаты еще до интенсивного хозяйственного освоения реки. Наиболее полная и подробная работа по изучению кормовых ресурсов Енисея, в том числе и зообентоса, была проведена в середине 1950-х гг. В.Н. Грезе в ходе комплексной экспедиции [5]. До этого времени бентос изучался менее систематично по сравнению с планктоном [6, 7]. Новый этап исследований в Енисее вызван строительством Красноярской (1967 г.), а затем и Саяно-Шушенской ГЭС (1978 г.). Впоследствии гидробиологические работы ниже плотины Красноярской ГЭС осуществлялись эпизодически, опубликованные материалы носят фрагментарный характер и в полной мере не отражают представлений о зообентосе Енисея [3, 8–12].

Цель исследований – дополнить имеющиеся сведения, оценить современное состояние зообентоса, а также проследить изменения в донной фауне реки за длительный промежуток времени.

### **Материалы и методики исследования**

Представленные материалы являются частью комплексной работы «Определение продукционного потенциала кормовых ресурсов рыб р. Енисей на участке от плотины Красноярской ГЭС до пос. Зотино», которая про-

водилась в 2000-е гг. Первостепенная роль в кормовых ресурсах рыб рассматриваемого участка принадлежит донной фауне. Одной из главных задач являлась оценка изменений, произошедших в донной фауне реки после ее зарегулирования.

По физико-географическим условиям, характеру строения долины и русла, водному режиму Енисей делят на верхний (исток – устье р. Ангары), средний (р. Ангара – устье р. Нижней Тунгуски) и нижний (р. Нижняя Тунгуска – устье р. Енисей) участки.

Исследования охватили участок реки протяженностью около 780 км в среднем течении Енисей: 325 км – в горном Верхнем Енисее (от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары) и 456 км – в полугорном Среднем Енисее (от устья р. Ангары до пос. Зотино). При выполнении полевых работ сетка станций намечалась по лоцманским картам [13, 14], и все расстояния в настоящей работе указываются в километрах судового хода от г. Красноярска (в Верхнем Енисее) и от устья р. Ангары (в Среднем Енисее). Для отбора проб было намечено 10 разрезов (рис. 1): 1 – 25 км выше г. Красноярска; 2 – непосредственно в г. Красноярске; 3 – 75 км ниже г. Красноярска; 4 – 108 км ниже г. Красноярска; 5 – 160 км ниже г. Красноярска; 6 – 225 км ниже г. Красноярска; 7 – 325 км ниже г. Красноярска; 8 – 174 км ниже устья р. Ангары; 9 – 359 км ниже устья р. Ангары; 10 – 456 км ниже устья р. Ангары (пос. Зотино).



Рис. 1. Схема размещения разрезов для отбора проб зообентоса на р. Енисей

Полевые работы проводили в течение трех вегетационных сезонов. На каждом разрезе забор грунта производился у обоих берегов на глубине до

2 м с помощью кругового скребка Дулькейта (площадь захвата  $1/9 \text{ м}^2$ ), созданного в 1930-е гг. специально для Енисея [15]. Отбор, камеральная и статистическая обработка материала проведены по общепринятым методикам [15, 16]. Доминирующие комплексы зообентоса выделяли с учетом биомассы и численности видов, обилие которых составляло более 50% суммарного. Сложность видовой структуры оценивали с помощью коэффициента видового разнообразия Шеннона (по численности) [17]. Всего за период исследования осуществлено 5 экспедиций, в ходе которых собрано 124 пробы зообентоса непосредственно из основного русла Енисея.

Обработка материала проводилась в редакторе Microsoft Excel, данные на рисунках и в таблицах представлены в виде средней арифметической, ошибки средней, доверительных интервалов.

### Результаты исследования и обсуждение

Широко известно, что состав и обилие бентоса зависят от многих факторов, из которых наиболее значимы глубина, подвижность воды, колебания уровня, характер грунта, зарастаемость. Основные гидрологические условия в Енисее остаются более или менее однородными на больших расстояниях: по всей реке встречаются площади с одинаковыми грунтами; участки, сходные по условиям скоростного режима, обнаруживаются на протяжении сотен километров. В связи с этим на протяженных участках акватории Енисея распространены однородные биоценозы бентоса, число которых ограничено. Для Верхнего Енисея наиболее типичен литореофильный биоценоз, занимающий галечно-каменистые грунты, омываемые значительным течением. В среднем течении реки наиболее распространен псаммореофильный биоценоз на перемываемых речных песках. Кроме того, в Енисее широко распространены биоценозы, формирующиеся в промежуточных гидрологических условиях – на галечно-песчаных и на илисто-песчаных грунтах [5].

Однако, несмотря на сходство главных экологических особенностей среды, по многим причинам (отличия в гидрологии и характере грунта, наличие микробентических обрастаний и высшей водной растительности и др.) на каждом исследованном разрезе реки наблюдаются существенные различия в составе однотипных биоценозов зообентоса. В связи с этим распределение бентофауны на исследованном участке чрезвычайно гетерогенно: вариabельность на одной станции практически равна вариabельности, возникающей между станциями и в разные даты.

В составе донной фауны основного русла р. Енисей на исследованном участке выявлено 164 вида беспозвоночных из 8 классов, 20 отрядов. В зообентосе Верхнего Енисея (выше устья Ангары) обнаружено 125 таксонов беспозвоночных, в среднем течении реки (ниже устья Ангары) – 107. Наиболее богато в качественном отношении развиты личинки двукрылых – 91 вид; группы олигохет, поенок и ручейников состояли из 16, 20 и 13 ви-

дов соответственно. Остальные группы донных организмов (гаммарусы, нематоды, пиявки, моллюски, водяные клопы, личинки стрекоз, веснянки и вислокрылки) представлены не более 6 видами. До вида не определяли нематод и планарий, не удалось установить видовую принадлежность некоторых личинок насекомых и двустворчатых моллюсков.

На участке р. Енисей от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары (разрезы 1–7) зообентос состоял в основном из амфипод, хирономид и олигохет.

Среди бокоплавов наиболее распространены 2 вида, которые являются байкальскими эндемиками: *Eulimnogammarus viridis* Dybowsky, 1874 и *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899. Амфиподы в массе представлены на протяжении всего верхнего участка, однако наибольшие их скопления зафиксированы в местах со слабым течением среди водной растительности и детрита (разрезы 4, 6) (табл. 1). Доля ракообразных в зообентосе реки в среднем колебалась от 17 до 37% общей численности. В целом по району амфиподы вносили 25% от общей численности и 54% от общей биомассы донного населения.

Таблица 1

**Численность (экз./м<sup>2</sup>, в числителе) и биомасса (г/м<sup>2</sup>, в знаменателе) основных групп зообентоса р. Енисей («прочерк» – группа животных отсутствует или малочисленна)**

№ разреза	Гаммарусы	Хирономиды	Олигохеты	Ручейники	Поденки	Прочие
Верхний Енисей						
1	<u>677</u> 10,1	<u>1580</u> 3,85	<u>128</u> 0,83	<u>58</u> 0,68	—	<u>21</u> 0,06
2 (г. Красноярск)	<u>823</u> 3,80	<u>907</u> 1,20	<u>2290</u> 1,81	<u>7</u> 0,33	—	<u>38</u> 1,57
3	<u>676</u> 4,54	<u>960</u> 4,53	<u>964</u> 2,24	<u>67</u> 0,62	—	<u>26</u> 0,06
4	<u>1120</u> 7,06	<u>1240</u> 2,31	<u>543</u> 0,33	<u>63</u> 0,22	—	<u>48</u> 0,33
5	<u>836</u> 3,92	<u>912</u> 1,54	<u>251</u> 0,22	<u>123</u> 0,86	—	<u>39</u> 0,03
6	<u>1170</u> 4,84	<u>5350</u> 5,75	<u>369</u> 0,50	<u>28</u> 0,08	—	—
7	<u>675</u> 5,12	<u>1610</u> 1,02	<u>1050</u> 1,33	<u>37</u> 0,16	—	<u>40</u> 1,66
Среднее по участку	<u>830 ± 102</u> 5,81 ± 0,85	<u>1460 ± 331</u> 2,48 ± 0,54	<u>984 ± 265</u> 1,28 ± 0,29	<u>51 ± 11</u> 0,42 ± 0,09	<u>3 ± 1</u> 0,03 ± 0,01	<u>35 ± 5</u> 0,73 ± 0,20
Средний Енисей						
8	<u>261</u> 0,97	<u>656</u> 0,85	<u>447</u> 0,38	<u>32</u> 0,10	<u>55</u> 0,76	<u>109</u> 1,57
9	<u>204</u> 0,46	<u>397</u> 0,35	<u>27</u> 0,05	<u>205</u> 0,24	<u>145</u> 0,29	<u>24</u> 0,13
10	<u>114</u> 0,84	<u>229</u> 0,10	<u>122</u> 0,17	<u>246</u> 0,18	<u>138</u> 0,44	<u>247</u> 0,67
Среднее по участку	<u>193 ± 36</u> 0,76 ± 0,17	<u>427 ± 77</u> 0,43 ± 0,13	<u>198 ± 74</u> 0,20 ± 0,06	<u>161 ± 68</u> 0,17 ± 0,04	<u>113 ± 21</u> 0,50 ± 0,12	<u>127 ± 70</u> 0,79 ± 0,34

Комплекс хирономид на данном участке очень богат и в качественном (67 видов), и в количественном отношении. На каменисто-галечных грунтах (особенно выше г. Красноярска) преобладали *Diamesa baicalensis* Tshernovskij, 1949, *Syndiamesa gr. nivosa*, а также личинки смежных родов *Cricotopus*, *Psectrocladius* и *Orthocladius*. На участках реки с более спокойным течением по мере увеличения заиленности грунта хирономидные комплексы представляли *Microtendipes pedellus* De Geer, 1776, *Sergentia gr. coracina*, *Stictochironomus gr. histrio*, *Chironomus nigrifrons* Linevitsh et Erbaeva, 1971, личинки родов *Micropsectra* и *Polypedilum*. В целом пространственное распределение хирономидных сообществ отличалось неравномерностью; максимальные показатели численности и биомассы зафиксированы на разрезе 6, где биотоп характеризовался наличием макрофитов и сильно заиленного песчаного грунта. Вклад хирономид в общую численность зообентоса в зависимости от станции колебался от 22 до 77%; в среднем на участке Верхнего Енисея доля хирономид составила 43 и 23% от общей численности и биомассы соответственно.

Группу олигохет в основном представляли *Tubifex tubifex* Muller, 1773, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Lumbriculus variegatus* Muller, 1773, *Stylodrilus heringianus* Claparede, 1862, *Eiseniella tetraedra* Savigny, 1826. Причем тубифициды традиционно доминировали на илистых биотопах, а люмбрициды и люмбрикулиды – на каменисто-галечных. Кроме того, среди водной растительности и детрита (в частности, на разрезах 2, 4 и 5) отмечалось массовое развитие различных представителей семейства Naididae. Известно, что олигохеты способны достигать большой численности на грунтах, обогащенных органическим веществом. Наибольшая плотность олигохет зафиксирована на илистых грунтах, особенно в районе г. Красноярска (разрез 2). Здесь олигохеты составляли более 50% бентосного сообщества. В среднем на участке Енисея от плотины Красноярской ГЭС до устья Ангары олигохеты вносили 29 и 12% в общую численность и биомассу донных сообществ соответственно.

Поденки и ручейники в зообентосе Верхнего Енисея не играли существенной роли. Непосредственно в основном русле ручейники представлены 6 видами, однако массово развивались лишь *Apatania cymatophila* MacLachlan, 1880. Поденки (7 видов) встречались крайне редко и единично, в основном это были *Ephemera lineata* Eaton, 1970; *Potamanthus luteus* Linne, 1767 и *Ephemerella ignita* Poda, 1761.

В группе «прочие» относительно высокие показатели биомассы при низкой численности на разрезах 2 и 7 (см. табл. 1) обусловлены присутствием единичных пиявок и моллюсков.

В целом число видов зообентоса в Верхнем Енисее варьировало в пространственном аспекте (табл. 2). Максимальное обилие видов (106) отмечено в районе г. Красноярска (разрез 2). Однако данный факт не является показателем благополучной экологической ситуации в реке на урбанизиро-

рованном участке. Высокое число видов зообентоса в районе г. Красноярска, прежде всего, связано с неоднородностью грунтов и условий обитания донных сообществ. Прибрежная галька с незначительной примесью песка и ила служит субстратом для развития микрофитобентических обрастаний и макрофитов. Наличие хорошей аэрации и течения, несущего массу детрита (частично оседающего на растениях), создают благоприятные условия для развития организмов, населяющих заросли. В то же время в районе г. Красноярска в прибрежье увеличивается степень заиленности грунтов. Таким образом, наряду с типичными литореофилами здесь в массе присутствуют представители пело-псаммофильного комплекса, а также группировок переходного типа, которые в совокупности определяют высокое число видов.

Таблица 2

**Количество видов (n) и средние значения индекса видового разнообразия Шеннона (H) для зообентоса р. Енисей**

Показатель	Верхний Енисей							Средний Енисей		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
№ разреза										
n	50	106	50	59	66	51	77	75	77	66
H	1,98 ± 0,15	2,17 ± 0,16	2,13 ± 0,17	2,30 ± 0,20	2,57 ± 0,13	2,09 ± 0,24	2,10 ± 0,22	3,12 ± 0,14	3,26 ± 0,14	2,39 ± 0,55

Однако количественное преимущество в районе г. Красноярска принадлежит все-таки пелофильному комплексу с преобладанием олигохет (более 50% от общей численности зообентоса). Причем в различные периоды исследования доминантами среди олигохет являлись не только традиционные тубифициды, но также люмбрициды, люмбрикулиды и наидиды. Таким образом, зообентос Енисея в районе г. Красноярска (разрез 2) характеризуется массовым развитием олигохет, которые достигали здесь максимальной по всему исследованному участку численности – 2,3 тыс. экз. м<sup>2</sup> (см. табл. 1).

Пространственная динамика общих количественных показателей донной фауны Енисея отличалась крайней неоднородностью даже в пределах одного разреза, о чем свидетельствует высокий уровень погрешностей средних арифметических значений на рис. 2.

Максимальная биомасса донной фауны выявлена в самой верхней точке исследований (разрез 1) – 15,6 г/м<sup>2</sup> (рис. 2) и была обусловлена на 65% амфиподами. В последующей пространственной динамике распределения биомассы зообентоса наблюдается тенденция спада от верховья к низовью. При этом имеют место еще два пика – на разрезах 3 и 6, где биомасса установилась на уровне 12 г/м<sup>2</sup>. В обоих случаях основу биомассы (80–90%) составляли в равных долях амфиподы и хирономиды (см. табл. 1).

Средняя численность донной фауны на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары составила 3,54 ± 0,61 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 10,8 ± 1,1 г/м<sup>2</sup>.

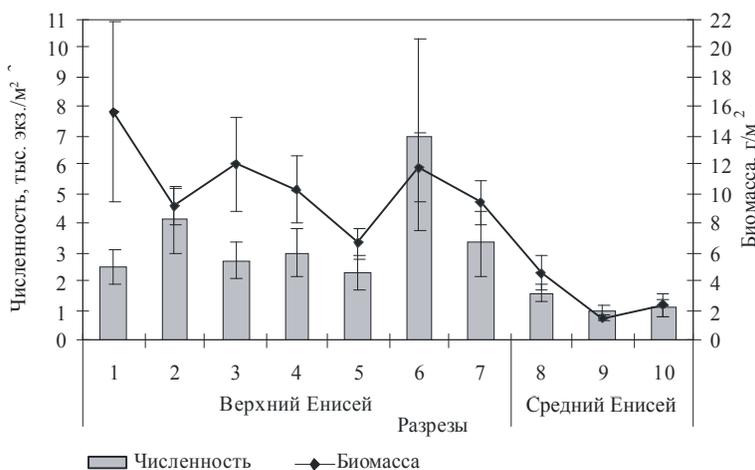


Рис. 2. Пространственная динамика общей численности и биомассы зообентоса в р. Енисей

Состав зообентоса на участке Среднего Енисея ниже устья Ангары (разрезы 8–10) значительно отличается от донной фауны Верхнего Енисея. Такие глобальные изменения связаны прежде всего с различиями в морфологии и гидрологии двух исследованных участков. После слияния с Ангарой весь облик реки меняется: ширина резко возрастает, течение становится более спокойным, возрастают площади, занятые песчаными отложениями. Енисей приобретает черты мощной равнинной реки. Песчаные перемытые грунты, отлагающиеся в основном русле Среднего Енисея, неблагоприятны для развития бентоса. Они бедны органическим веществом и отличаются большой неустойчивостью [5]. В связи с промежуточным характером экологических условий биотопа, не представляющих оптимума ни для литореофилов, ни для псаммореофилов, обилие донного населения невелико (см. табл. 1, рис. 2).

Ниже устья Ангары главенствующее положение в зообентосе по-прежнему занимает группа хирономид, в среднем по участку составляя 35% от общей численности. При этом доля амфипод и олигохет (по 16%) существенно снизилась. Им на смену приходят двустворчатые моллюски, поденки и ручейники, зачастую достигая 25% численности донной фауны. Наибольший вклад в биомассу приносят амфиподы и представители группы «прочие» – по 30%.

По сравнению с верхним участком, изменения в низовье коснулись не только процентного соотношения основных групп зообентоса, но и видового состава. Существенно изменился хирономидный комплекс, разнообразие которого снизилось до 47 видов по сравнению с верхним участком (67 видов).

Наблюдается полное отсутствие крупных личинок хирономид, которые доминировали в Верхнем Енисее; наибольшее развитие получают *Microtendipes pedellus*, *Polypedilum bicrenatum* Kieffer, 1921, а также пред-

ставители родов *Rheotanytarsus* и *Tanytarsus*. Среди гаммарид в массе развивается только один вид – *Gmelinoides fasciatus*. Основными представителями олигохет являются тубифициды, заселяющие заиленные грунты. Видовое разнообразие ручейников и, особенно, поденок (18 видов) стало значительно богаче, чем на верхнем участке (7 видов). Группа поденок характеризовалась отсутствием явных доминантов; наиболее часто встречались представители рода *Ephemerella* и семейства Heptageniidae. Среди ручейников, помимо *Apatania crymophila*, господствующего в Верхнем Енисее, массовое развитие получает *Potamyia sp.* Количественные показатели группы «прочие» увеличиваются за счет моллюсков, пиявок и личинок мошек.

В среднем течении реки максимальные количественные показатели зообентоса (1,5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 4,5 г/м<sup>2</sup>) отмечены на разрезе 8 – 174 км ниже устья Ангары (см. рис. 2). Грунт здесь представлен песчано-каменистой фракцией с примесью ила и детрита, что является благоприятными условиями для развития пелофильных форм: олигохеты-тубифициды и хирономиды *Microtendipes pedellus*, *Polypedilum bicornatum*.

Средняя численность на участке р. Ангара – р. Подкаменная Тунгуска составила  $1,22 \pm 0,17$  тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса –  $2,85 \pm 0,56$  г/м<sup>2</sup>.

Представление о сложности структурной организации гидроценозов и ее изменении в результате воздействия различных внутренних и внешних факторов дает изучение видового разнообразия. Большинство исследователей считают, что с ростом видового разнообразия устойчивость существования отдельных популяций снижается (меньшие размеры популяций), но одновременно усложняется трофическая структура, повышающая стабильность экосистемы [18]. Количественно оценить разнообразие позволяет теория информации Клода Шеннона. Согласно А.Ф. Алимову, максимальная величина индекса Шеннона на практике не превышает 4,5 бит, а значение *H* около 3 бит указывает на достаточно высокий уровень разнообразия сообществ донных животных [19].

Для бентосных сообществ Енисея в целом были характерны невысокие значения индекса Шеннона (см. табл. 2). Лишь ниже устья Ангары индекс увеличился до значений более 3 бит (разрезы 8, 9). Минимальное видовое разнообразие (около 2 бит) отмечалось в верховье (разрез 1).

Зарегулирование стока Енисея плотинами привело к масштабным изменениям гидрологического и термического режимов (особенно в нижнем бьефе водохранилищ ГЭС). В результате ухудшились условия обитания гидробионтов – на 30% сократился тепловой сток. Интенсивное поступление био- и микроэлементов в русло Енисея в сочетании с высокой прозрачностью и низкой температурой воды коренным образом изменило зообентос Енисея.

По данным В.Н. Грезе [5], в Енисее на участке между Красноярском и устьем Ангары литореофильный биоценоз находит оптимальные условия существования и ядро биоценоза составляют литореофильные организмы –

личинки ручейников, поденок, мошек, типичны крупные личинки веснянок и некоторые реофильные хирономиды. В настоящее время произошли глобальные изменения не только в видовой структуре зообентоса, произошла кардинальная смена доминирующих групп. Из донной фауны практически исчезли веснянки и мошки, значительно уменьшилось число видов ручейников и поденок; среди ручейников в массе представлен лишь один вид *Apatania crytophila*, который ранее развивался в меньшей степени. Большинство обнаруженных нами видов хирономид отмечал и Грезе до зарегулирования реки, однако в настоящее время произошла смена доминантов. Например, ранее единично отмеченные хирономиды *Diamesa baicalensis* и *Syndiamesa gr. nivosa* сейчас приобрели существенный вес в донной фауне реки (особенно на разрезе 1). В связи с происходящим эвтрофированием и снижением самоочистительной способности экосистемы Енисея в прибрежье увеличилась доля заиленных грунтов, где в массе развиваются олигохеты (особенно в районе г. Красноярск и перед устьем Ангары).

Наиболее существенное изменение в донной фауне, произошедшее после зарегулирования Енисея, – это распространение байкальских амфипод выше устья Ангары [9, 12]. В.Н. Грезе отмечал присутствие *Eulimnogammarus viridis* на плесе Красноярск – Ангара, однако тогда этот рачок был редок; *Gmelinoides fasciatus* ранее встречался лишь ниже устья Ангары. До зарегулирования реки амфиподы составляли 4,2% средней биомассы зообентоса выше устья Ангары. В настоящее время эти два вида гаммарид в массе развиваются в прибрежных зонах реки выше устья Ангары, составляя 54% биомассы донного населения.

В.Н. Грезе отмечал, что литореофильный биоценоз продолжает главенствовать и в верхнем плесе среднего течения от Ангары до Подкаменной Тунгуски. Однако появляются песчаные и илесто-песчаные отложения, в связи с чем примесь нереофильных организмов несколько увеличивается, появляется больше амфипод, олигохет, нематод. По нашим данным, численность гаммарусов и олигохет ниже устья Ангары резко снижается, но увеличивается доля поденок и моллюсков.

Количественные характеристики зообентоса после зарегулирования Енисея существенно выросли, особенно на участке от плотины до устья Ангары: численность – более чем в 2 раза, биомасса – в 5 раз (рис. 3). На участке от устья Ангары до Подкаменной Тунгуски плотность зообентоса значительно не изменилась, но биомасса выросла в 2 раза, а по некоторым литературным данным – в 4 и 7 раз (рис. 3). Рост количественных показателей обусловлен распространением байкальских амфипод вверх по течению Енисея, а также массовым развитием хирономид и олигохет.

Сам по себе факт увеличения продукции зообентоса не является новым. Наши данные подтверждаются и более ранними исследованиями (рис. 3). В частности, В.Г. Комлев [11] в 1970-е гг. на участке г. Красноярск – устье р. Ангары отмечал увеличение доли олигохет в биомассе зообентоса в 15 раз,

а гаммарид и хирономид – в 5–6 раз по сравнению с 1940–1950-ми гг. В то же время доля ручейников, поденок и веснянок в зообентосе реки снизилась в 2–5 раз.

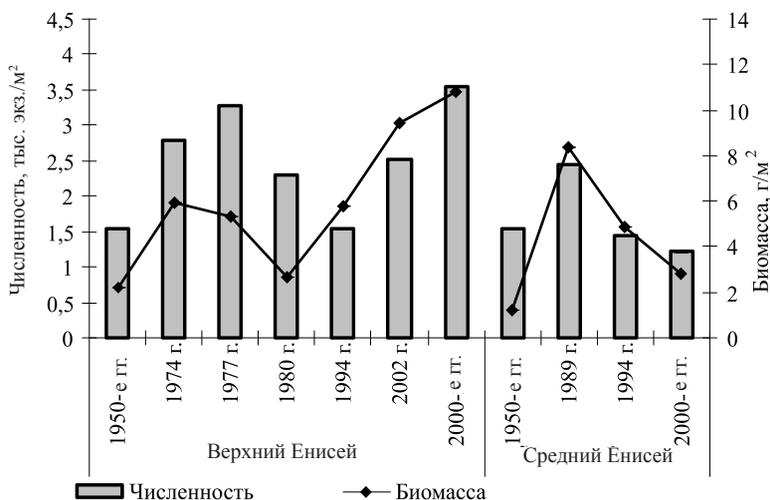


Рис. 3. Средние значения численности и биомассы зообентоса Енисея до и после зарегулирования

По нашим данным, доля амфипод в биомассе зообентоса выросла уже более чем в 10 раз, хирономид – в 9 раз, по сравнению с материалами В.Н. Грезе. Доля олигохет осталась на уровне 1980 г. – 12% от общей биомассы, т.е. в 40 раз больше, чем до зарегулирования (0,3%).

В конце 1990-х гг. Красноярским отделением «Востсибниипроект» в связи с предполагаемым строительством Средне-Енисейской ГЭС были проведены гидробиологические исследования на участке выше впадения р. Подкаменной Тунгуски [20]. Здесь выделялись биоценозы прибрежной гальки, песчаных грунтов, заиленных песков. На галечных грунтах преобладали бокоплавы и ручейники, средняя плотность населения – 1,2 тыс. экз./м², биомасса – 3,3 г/м². Бентофауна песков бедна, биомасса составляла 1,0 г/м² с преобладанием моллюсков; основу численности приносили хирономиды. Заиленные пески отличались наибольшей продуктивностью – 16,6 г/м². Средняя биомасса зообентоса на этом участке составила 8,4 г/м², основная часть приходилась на моллюсков (40%) и хирономид (32%). По сравнению с данными Грезе, биомасса зообентоса выросла в 7 раз (см. рис. 3).

В 1994 г. осуществлялись экспедиционные исследования на Енисее совместными усилиями Красноярского государственного университета, Института биофизики СО РАН и Красноярского отделения НИИ «Востокрыбниипроект». Обследовался участок реки от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Подкаменная Тунгуска. Основные площади дна занимали галечно-

песчаные грунты. По биомассе доминировали моллюски и амфиподы – 14,7 и 9,5 г/м<sup>2</sup> соответственно. Наиболее многочисленны личинки хирономид (до 2,6 тыс. экз./м<sup>2</sup>) и амфиподы (3,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Общие количественные показатели зообентоса в Енисее выше и ниже устья р. Ангары существенно не различались (см. рис. 3), но биомасса была значительно выше, чем до зарегулирования.

В настоящее время в рамках деятельности ОГСНК (Общегосударственная служба наблюдений и контроля за загрязненностью объектов природной среды) Росгидромета проводятся наблюдения за уровнем загрязненности воды р. Енисей по гидробиологическим показателям, в том числе и по зообентосу. Однако исследованиями охвачен небольшой участок от плотины Красноярской ГЭС до г. Сосновоборска (35 км ниже г. Красноярска). Наблюдения осуществляются на четырех станциях, которые характеризуются преимущественно каменистым дном, т.е. являются неинформативными относительно пелофильных биоценозов зообентоса, где количественные показатели олигохет существенно выше, чем в литореофильных биоценозах. По данным С.П. Шулепиной [21], доля олигохет в биомассе литореофильного зообентоса составляет всего 4–6%; основную долю биомассы привносят амфиподы – 75%. Общие количественные показатели зообентоса совпадают с нашими данными (см. рис. 3).

Причины увеличения биопродуктивности Енисея известны – это повышение трофности реки. Увеличение антропогенной нагрузки на экосистему Енисея привело к обогащению водной толщи биогенными элементами. Поток биогенов и органического вещества увеличился более чем в 2 раза, что стимулировало развитие фитопланктона и обусловило повышение трофности водотока [22]. Только в районе г. Красноярска ежегодно сбрасывается около 600 млн м<sup>3</sup> условно очищенных сточных вод и 200 млн м<sup>3</sup> сточных вод без всякой очистки. Привнесенная сточными водами органика является субстратом для развития ряда бентических организмов, таких как олигохеты, некоторые хирономиды, гаммариды. Именно эти группы в настоящее время доминируют в составе донных биоценозов Енисея на участке от Красноярска до устья р. П. Тунгуски (и несколько ниже). Шлейф загрязнения от Красноярска, Лесосибирска, Енисейска распространяется на значительные расстояния и оказывает влияние вплоть до устья р. П. Тунгуски [10].

### Заключение

Современное население зообентоса р. Енисей состоит в основном из хирономид, олигохет и амфипод. В составе донной фауны основного русла р. Енисей на исследованном участке выявлено 164 вида беспозвоночных. Наиболее богато представлены личинки двукрылых – 91 вид. Для Верхнего Енисея наиболее типичен литореофильный биоценоз; широко распространены промежуточные биоценозы, формирующиеся на заиленных грунтах,

а также в присутствии растительности. В Верхнем Енисее хирономиды, олигохеты и амфиподы вносили 43, 29 и 25% от общей численности зообентоса соответственно. Основу биомассы составляли амфиподы – 54%, на долю хирономид и олигохет приходится 23 и 12% соответственно. В районе г. Красноярска олигохеты достигали максимальной по всему исследованному участку численности – 2,3 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Средняя численность донной фауны на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары составила 3,5 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 10,8 г/м<sup>2</sup>.

После слияния с Ангарой возрастают площади, занятые песчаными отложениями. Главенствующее положение в зообентосе по-прежнему занимают хирономиды – 35% от общей численности. При этом доля амфипод и олигохет (по 16%) существенно снизилась. Им на смену приходят двустворчатые моллюски, поденки и ручейники, зачастую достигая 25% численности донной фауны. Наибольший вклад в биомассу приносят амфиподы и представители группы «прочие» – по 30%. Средняя продуктивность грунтов на участке р. Ангара – р. Подкаменная Тунгуска составила 1,2 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 2,8 г/м<sup>2</sup>.

Зарегулирование Енисея привело к глобальным изменениям в зообентосе реки, прежде всего к распространению байкальских амфипод выше устья Ангары. Количественные характеристики зообентоса после зарегулирования Енисея существенно выросли, особенно на участке от плотины до устья Ангары: численность – более чем в 2 раза, биомасса – в 5 раз. Доля амфипод в биомассе зообентоса увеличилась в 10 раз, хирономид – в 9 раз, олигохет – в 40 раз по сравнению с материалами В.Н. Грезе. В то же время из донной фауны практически исчезли веснянки и мошки, значительно уменьшилось число видов и количество ручейников и поденок. Анализ временной динамики указывает на продолжающееся увеличение биомассы зообентоса Енисея, особенно на участке от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары.

*Автор выражает благодарность Р.М. Камалтынову (Лимнологический институт СО РАН) и Н.И. Зеленцову (Институт биологии внутренних вод им. Папанина РАН) за помощь в идентификации амфипод и хирономид.*

### **Литература**

1. *Космаков И.В., Петров М.В., Андреева Т.Г.* Некоторые особенности гидрологического режима Красноярского водохранилища в период нормальной эксплуатации // Биологические процессы и самоочищение Красноярского водохранилища : межвуз. сб. Красноярск : Изд-во КрасГУ, 1980. С. 3–26.
2. *Вышегородцев А.А.* Рыбы Енисея. Новосибирск : Наука, 2000. 175 с.
3. *Гадинов А.Н.* Структура зообентоса нижнего бьефа р. Енисей до и после строительства плотины Красноярской ГЭС // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Красноярск : КНИИГиМС, 2007. Вып. 9. С. 106–108.
4. *Грезе В.Н.* Кормовая база для рыб в р. Енисей и возможности ее улучшения. Красноярск : Всесоюз. НИИ озер. и речн. рыб. хоз., 1956. 365 с.
5. *Грезе В.Н.* Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. М. : Пищепромиздат, 1957а. Т. 41. 236 с.

6. Грезе В.Н. Продукционно-биологический очерк реки Енисей // Труды Барабин. отдел. ВНИОРХ. Новосибирск, 1953. Т. VI, вып. 1. С. 103–136.
7. Пирожников П.Л., Вершинин Н.В. Гидробиологические исследования Енисея и других рек и озер Красноярского края // Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР. М. : Наука, 1981. С. 184–197.
8. Гладышев М.И., Москвичева А.В. Байкальские вселенцы заняли доминирующее положение в бентофауне Верхнего Енисея // Доклады Академии наук. 2002. Т. 383, № 4. С. 568–570.
9. Гладышев М.И., Суцук Н.Н., Андрианова (Москвичева) А.В. и др. Запасы и потенциальная продукция незаменимых полиненасыщенных жирных кислот зообентоса Енисея // Доклады Академии наук. 2004. Т. 394, № 1. С. 133–135.
10. Заделенов В.А. Современное состояние популяций осетровых рыб (Acipenseridae) и их кормовой базы в бассейне Енисея // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7, вып. 3. С. 287–291.
11. Комлев В.Г. Количественные изменения зообентоса р. Енисей на участке г. Красноярск – устье р. Ангары // Кругооборот вещества и энергии в водоемах. Вып. 2: Элементы биотического круговорота : тез. докл. к V Всесоюзному лимнологическому совещанию (2–4 сент. 1981 г., Лиственичное на Байкале). Иркутск, 1981. С. 138–139.
12. Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Moskvichova A.V. et al. Comparison of fatty acid composition in major lipid classes of the dominant benthic invertebrates of the Yenisei river // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B. 2003. 134. P. 111–122.
13. Карта реки Енисей. От Красноярской ГЭС до устья реки Ангара. СПб. : Волго-Балт., 2008. 92 с.
14. Карта реки Енисей от устья реки Ангара до устья реки Подкаменная Тунгуска : с грифом ДСП. Енисейское Бассейновое управление пути Главводпути Министерства речного флота РСФСР. 1987 г. 22 листа.
15. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М. : Высш. шк., 1960. 189 с.
16. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л. : Гидрометеоиздат, 1983. 239 с.
17. Финогенова Н.П., Алимов А.Ф. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л. : Зоологический ин-т АН СССР, 1976. С. 95–106.
18. Константинов А.С. Общая гидробиология. М. : Высшая школа, 1986. 472 с.
19. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб. : Наука, 2001. 147 с.
20. Куклин А.А., Бурнев С.Л., Заделенов В.А. и др. К характеристике донной фауны Енисея и его притоков // Тезисы докладов VI съезда ВГБО (8–11 октября 1991 г., г. Мурманск). Мурманск, 1991. С. 141–143.
21. Ануфриева Т.Н., Коваленко Н.Е., Шулетина С.П. Ежегодник качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям на территории деятельности Среднесибирского УГМС за 2002 г. Красноярск : Среднесибирское УГМС, 2003. 138 с.
22. Сороковикова Л.М., Башенхаева Н.В. Евтрофирование и качество воды Енисея // Водные ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 498–503.

Поступила в редакцию 27.12.2012 г.

Anna V. Andrianova

*Institute of Computational Modeling of Siberian Branch  
of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia***DYNAMICS OF YENISEI ZOOBENTHOS EVOLUTION IN THE DOWNSTREAM  
OF KRASNOYARSK HYDROELECTRIC POWER STATION**

*The Yenisei River is the main Siberian River; it is one of seven largest rivers in the world and it is the most high-water river in our country. The construction of Krasnoyarsk hydroelectric power station caused global changes in hydrological, hydrochemical and hydrobiological regimes in the Yenisei River. Zoobenthos plays a very big role in the food chain throughout the whole Yenisei River due to the fact that the evolution of plankton is limited by a large flow rate and a large water turbidity which accompanies it. In this work there are the main results of researches of the zoobenthos community of the Yenisei River from the dam of Krasnoyarsk hydroelectric power station to the estuary of the Podkamennaya Tunguska River. The modern population of Yenisei zoobenthos basically consists of chironomids, oligochaetes and amphipods. There are 164 species of invertebrates in the composition of benthic fauna in the examined area. There is a great variety of larvae of Diptera – 91 species. For the Upper Yenisei River the litoreoflmy biocenosis with predominance of chironomids, oligochaetes and amphipods is typical. Near Krasnoyarsk the mass evolution of oligochaetes is registered. The average abundance of benthic fauna from the dam of Krasnoyarsk HPS to the estuary of the Podkamennaya Tunguska River is 3500 spec./m<sup>2</sup>, biomass – 10,8 g/m<sup>2</sup>. After confluence with the Angara River, the areas, which are covered by sand deposits, grow. Chironomids are still the most major; but the percentage of amphipods and oligochaetes significantly decreases, they are replaced by clams, mayflies and caddisflies. Amphipods and members of the group “others” make a very big contribution in biomass. The average bottom productivity in the area from the Angara River to the Podkamennaya Tunguska River is 1200 spec./m<sup>2</sup> and 2,8 g/m<sup>2</sup>.*

*Regulation of the Yenisei River has caused global changes in the river's zoobenthos; first of all, it is the dissemination of Baikal's amphipods above the estuary of the Angara River. Quantitative characteristics of zoobenthos greatly increase after regulation, especially in the area from the dam to the Angara's estuary: the quantity – by more than 2 times and the biomass – by 5 times. The percentage of amphipods in zoobenthos' biomass has increased in 10 times, the percentage of chironomids – in 9 times and of oligochaetes – in 40 times as compared with the materials of V.N. Greze. At the same time, stoneflies and midges have almost disappeared from benthic fauna, a number of species and a quantity of caddisflies and mayflies have greatly decreased. The analysis of the temporary dynamics indicates the continuing rise of biomass of zoobenthos in the Yenisei River; especially in the area from the dam of Krasnoyarsk HPS to the estuary of the Angara River. The reason for the increase in the biological productivity of the Yenisei River is the strengthening of an anthropogenic pressure on the Yenisei ecosystem which has caused magnification of the river trophicity and the enrichment of the water column with biogenic elements.*

**Key words:** *the Yenisei River; zoobenthos; litoreoflmy biocenosis; the consequences of regulation; amphipods.*

УДК 69.25.19

doi: 10.17223/19988591/21/7

Л.В. Веснина, Г.В. Пермякова

*Алтайский научно-исследовательский институт  
водных биоресурсов и аквакультуры (г. Барнаул)*

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ОСОБЕННОСТИ  
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕЙ  
ЖАБРОНОГО РАЧКА *Artemia* В ГЛУБОКОВОДНОМ ОЗЕРЕ  
БОЛЬШОЕ ЯРОВОЕ (АЛТАЙСКИЙ КРАЙ)**

*Проведено комплексное исследование биоты глубоководного озера Большое Яровое Алтайского края. На основе анализа данных многолетнего мониторинга (2000–2011 гг.) выявлены лимитирующие факторы среды, особенности и сроки развития популяции артемии, ее экологические и репродуктивные характеристики. Особое внимание уделено доказательству неравномерности горизонтального и вертикального распределения разновозрастных особей рачка и его цист, которое ранее носило описательный характер. Описаны процессы перемещения основной массы цист в течение вегетационного сезона и выделен наиболее продуктивный 2-метровый горизонт водного столба для более эффективной заготовки ценного биоресурса. Полученные данные рекомендуются к использованию в методике прогноза объемов возможного вылова цист в глубоководных озёрах, совершенствование которой является актуальной на сегодняшний день проблемой.*

**Ключевые слова:** *Artemia*; цисты; хорологическая структура; агрегированность; продуктивный горизонт водного столба.

**Введение**

Артемия считается истинно эвригалинным организмом [1]. Исследования особенностей биологии этого жабронога связаны с уникальной способностью адаптироваться к неблагоприятным условиям среды. Научный интерес к рачкам вызван их исключительной осморегулирующей способностью, разнообразием физиологических, биохимических и морфологических свойств отдельных популяций, существованием полиплоидии. В последнее время, в связи с усилением антропогенного воздействия, появляются работы по использованию артемии в экотоксикологических исследованиях [2]. Артемия является важным компонентом гипергалинных водоемов, имеющих не только экологическое, но и хозяйственное значение [3]. Практический интерес к данным организмам вызван использованием науплий артемии как стартового корма в аквакультуре.

На территории Алтайского края располагается крупнейший в России фонд гипергалинных озер, зоопланктон в большинстве которых представлен

монокультурой артемии. Жаброногий рачок в водоемах Западной Сибири не определен до вида, и работы в данном направлении ведутся [4]. Популяции артемии, живущие в специфических для них биотопах, имеют разные пределы толерантности к абиотическим условиям [5]. Поэтому для наиболее полного их описания необходимо использовать мультидисциплинарный подход с использованием биометрии, морфометрических и морфологических характеристик, экологических особенностей и молекулярно-генетических исследований [6, 7].

В хорологической структуре популяций артемии в мелководных гипергалинных озерах Алтайского края наблюдается неравномерное горизонтальное распределение рачков и цист, и более равномерное – вертикальное [8]. В связи с этим научный и практический интерес представляет вертикальное распределение рачков и цист в глубоководном озере Большое Яровое. В ранней литературе по данному водоему встречается описание особенностей распределения популяции [8–10], однако специального исследования по данному вопросу не проводилось. Хозяйственное значение исследования направлено на выявление наиболее продуктивного горизонта, который необходимо учитывать при прогнозировании объёмов возможного вылова ценного биоресурса.

Целью настоящих исследований явилось изучение численных показателей и хорологической структуры популяции артемии в глубоководном озере Большое Яровое.

### Материалы и методики исследования

Материалом исследования послужили пробы, собранные в период 2009–2011 гг. с апреля по октябрь в рамках мониторинговых исследований на озере Большое Яровое Алтайского края. Объектом биомониторинга являлась экосистема озера, включающая популяцию артемии, а также факторы среды, воздействующие на нее. За период исследования было собрано и обработано 26 проб на гидрохимический состав и 468 количественных и качественных проб зоопланктона.

Отбор проб, измерения факторов среды и визуальные наблюдения за распределением рачка по акватории озера проводились по стандартной методике [11–13] на постоянно выделенных станциях наблюдения, расположенных в разных частях озера. Станции определяются при помощи GPS-навигатора Garmin eTrex (Тайвань). На озере Большое Яровое выделено 12 станций. Отбор проб с 9 станций велся тотальным обловом большой планктонной конической сетью Апштейна диаметром 0,5 м в период с мая по октябрь. Скважина на каждой станции условно разбита на 4 транссекты. Глубина скважин в каждой транссекте на двух станциях составляет 2,0; 4,0 м; на пяти – 2,0; 4,0; 6,0 м; на двух – 2,0; 4,0; 6,0; 8,0 м. Три станции литоральные, на которых пробы отбирались при помощи малой планктон-

ной сети Апштейна в период с марта по октябрь. Пробы фиксировались 4%-ным раствором формалина.

Камеральная обработка выполнена под бинокляром МБС-10 (СССР), оборудованным окуляр-микрометром. В составе популяции артемии выделяли следующие группы: ортонауплии, метанауплии, ювенильные (1,0–5,0 мм), предвзрослые (5,1–10,0 мм), половозрелые самки (отмечалось содержание овисака) и самцы. Различали также летние тонкоскорлуповые яйца и диапаузирующие яйца (цисты).

Для морфометрических исследований рачка использовался фиксированный материал. В период исследований 2009–2011 гг. были промерены при помощи окуляр-микрометра особи обоих полов трех-четырех поколений рачка в количестве: 4 750 экз. разновозрастных неполовозрелых, 476 половозрелых. Определение массы тела рачков и цист проводили на электронных весах марки «Kern» ARJ 220-4M (Германия) с дискретностью показаний от 0,0001 до 1,0 г.

Отбор рапы для замера температуры и минерализации осуществлялся с помощью батометра. Общая минерализация определялась с помощью оптического прибора – рефрактометра (ATAGO Hand refractometer, Kernco Instruments Co., inc. 420 Kenazo Ave., E 1 Paso TX 79928 USA). Гидрохимические пробы отбирались путем зачерпывания рапы объемом 1,0–1,5 л. Минеральный состав рапы водоемов определен методом выпаривания в лабораторных условиях сотрудниками ОАО «Михайловский завод химических реактивов» (г. Барнаул). Классификация воды по солевому составу проведена по О.А. Алёкину [14].

Статистическую обработку материала и построение графиков осуществляли с помощью пакета прикладных программ Microsoft Excel 2010. Вычислены максимальные и минимальные значения ( $x_{\max}$ ,  $x_{\min}$ ), среднearифметические значения ( $\bar{x}$ ), стандартная ошибка ( $S\bar{x}$ ), стандартное отклонение ( $\sigma$ ), коэффициент вариации ( $Cv$ ), коэффициент корреляции ( $r$ ) при  $p < 0,05$ . Для оценки влияния глубины на распределение цист использован однофакторный дисперсионный анализ [15–19]. В качестве показателя агрегированности распределения использовано отношение дисперсии к среднему значению численности рачков и цист – показатель  $D$  [20]. При равномерном распределении  $D < 1$ , при групповом –  $D > 1$ .

### Результаты исследования и обсуждение

Весной поверхностные слои гипергалинных водоемов прогреваются достаточно быстро. Температура 0,5-метрового слоя рапы поднимается с  $-8$  до  $+10^{\circ}\text{C}$  в течение одной недели. При температуре поверхностного слоя  $-3^{\circ}\text{C}$  появляются первые науплиусы [21]. Массовое развитие первой генерации в озере Большое Яровое происходит обычно в середине апреля – первых числах мая. Половозрелые особи первой генерации отмечаются с середины

июня. В 2009–2011 гг. продолжительность жизненного цикла первой генерации составляла 60–69 дней. Вторая и последующие генерации развиваются с «перекрыванием» друг друга, что затрудняет выявление их чётких границ. Вторая генерация появляется в середине – конце июня и продолжается до начала – середины августа. Начало третьей генерации приходится на середину – конец июля, элиминация особей описываемой генерации наблюдается со второй половины сентября. Развитие четвертой генерации в наибольшей степени зависит от абиотических и биотических факторов конкретного года. Начало ее приурочено к середине августа, половой зрелости достигает лишь небольшая часть популяции в конце сентября – начале октября. При неблагоприятных условиях четвертая генерация не развивается или элиминируется, не достигнув стадии имаго. Таким образом, в глубоководном озере наблюдается развитие трех-четырёх генераций артемии.

В сезонной динамике общей численности и биомассы рачков в озере Большое Яровое отмечается наличие одного пика, приходящегося на летние месяцы. Основной пик численности в 2009 г. отмечался в июле, в 2010 г. – в августе, в 2011 г. – в июне. Основные пики численности цист приходятся на конец лета – осень (август – октябрь) (рис. 1).

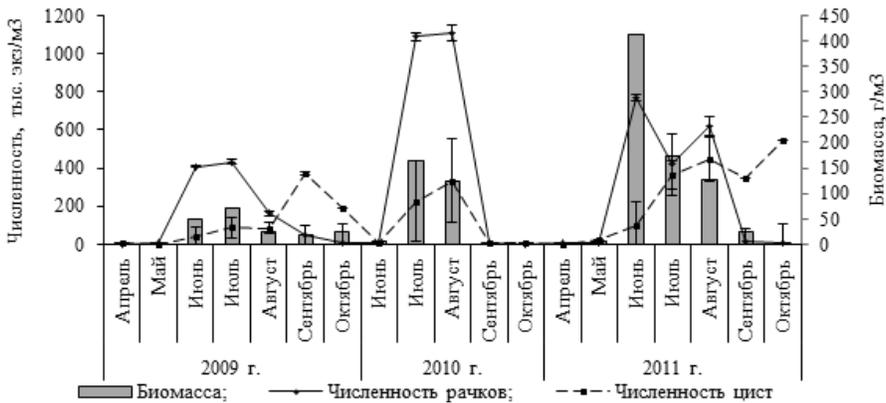


Рис. 1. Сезонная динамика численности и биомассы рачков артемии и ее цист в озере Большое Яровое

Общая биомасса разновозрастных особей жаброногого рачка в период исследований находилась в пределах 0,001 (апрель) – 414,190 г/м<sup>3</sup> (июнь). Коэффициенты вариации биомассы изменяются в широких пределах (от 5,28 до 100%). При рассмотрении доли биомассы каждой стадии развития рачка в общую биомассу наблюдались следующие закономерности. В весенние месяцы основу биомассы составляли особи науплиальных стадий развития. В последующие периоды увеличивалась доля ювенильных и предвзрослых особей. В летне-осенний период основу биомассы составляли половозрелые особи, в основном самки (рис. 2).

Вылупление науплий первой генерации в весенний период наблюдается в литоральных, более прогретых участках глубоководного водоёма с наименьшей минерализацией. Таким образом, решающими факторами в распределении рачков в весенний период являются минерализация и температура воды, что согласуется с предшествующими наблюдениями [8, 9]. В ранее проведенных исследованиях показана роль донных отложений цист в развитии популяции артемии. Видимо, для глубоководного озера Большое Яровое характерно постепенное вылупление науплий, особенно первой генерации, что весьма важно при слабом развитии кормовой базы в ранний весенний период.

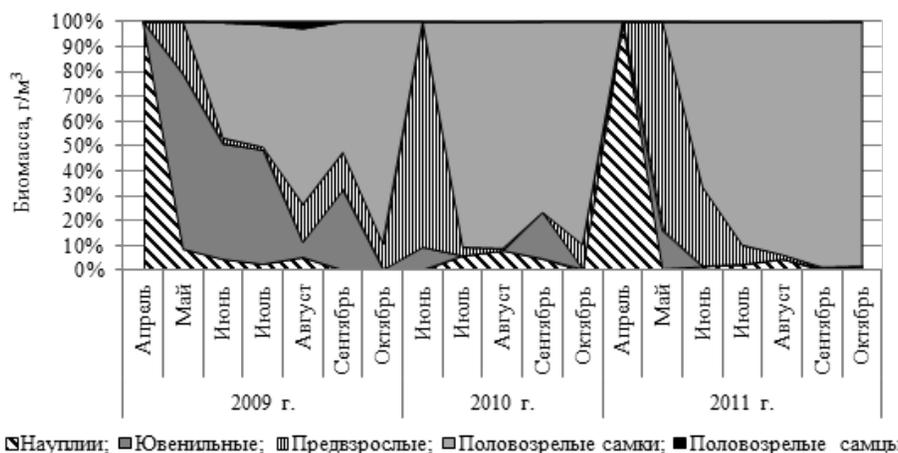


Рис. 2. Соотношение биомассы разновозрастных особей артемии в течение вегетационного сезона в озере Большое Яровое

В 2009 г. в весенние месяцы численность неполовозрелых особей колебалась по станциям от 0,35 (апрель) до 13,8 (май) тыс. экз./м<sup>3</sup>. В этот период наблюдались минимальные значения численности и биомассы рачков. Половозрелые особи отмечались с середины июня в связи с благоприятными абиотическими и биотическими (трофическими) условиями. Их плотность на единицу объема колебалась от 0,35 до 8,1 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Средняя численность по станциям составляла для самок –  $3,3 \pm 0,6$ ; самцов –  $0,04 \pm 0,01$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Самки в июне размножались в основном тонкоскорлуповыми яйцами (53,9%), наблюдалось живорождение (34,6%). Большая часть рачков (57,5%) в этот период находилась на стадии науплий ( $235,5 \pm 26,8$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). Особи ювенильной стадии развития составляли 41,2% от общей численности рачков ( $168,3 \pm 30,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), половозрелые особи – 0,8%. Значительные ошибки среднего значения объясняются неравномерностью распределения рачков по акватории и глубинам.

В литературе известно, что неравномерность распределения рачков артемии и цист обусловлена гидрологическими и пищевыми факторами [22,

23]. В июне 2009 г. показатель распределения ( $D$ ) по акватории для науплий составлял 76,5, особей ювенильной стадии развития – 14,2, предвзрослой стадии – 0,1, половозрелых самок – 1,3, самцов – 0, цист – 1,5. Наибольшая плотность рачков и цист наблюдалась в северо-западной части озера Большое Яровое. Распределение по горизонтам водного столба также было неравномерным. Агрегированность в этот период наблюдалась среди особей ювенильной стадии развития ( $D = 15,8$ ) и цист ( $D = 4,2$ ), наибольшая их численность отмечалась на глубине 4,0 м.

В июле 2009 г. 96,0% самок откладывали летние яйца. На поверхности воды отмечались элиминированные особи (самки) первой генерации. Основная доля особей жабронога была представлена ювенильной стадией – 55,2% от общей численности, науплии составляли 43,5%, половозрелые особи – 1,2%. В этот период наблюдался основной пик численности и биомассы галофила. Численность цист, находящихся в толще воды, колебалась от 11,5 до 78,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>, составляя в среднем 30,7±4,7 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Неравномерное распределение по акватории в июле 2009 г. наблюдалось у науплий ( $D = 22,2$ ), ювенильных особей ( $D = 16,1$ ) и цист ( $D = 10,4$ ), наибольшая их концентрация отмечалась в северо-восточной части озера. В вертикальном распределении наблюдалась большая неравномерность. Показатель агрегированности для науплий составил 31,4, особей ювенильной стадии развития – 95,3, цист – 8,7. Основная доля их численности находилась на глубине 0–2,0 м (48,9% науплий, 57,8% ювенильных особей, 45,2% цист).

В августе наблюдался спад численности и биомассы разновозрастных особей жабронога. Численность рачков науплиальной стадии развития уменьшилась на 24,1% по сравнению с предыдущим месяцем, колебания по станциям от 64,9 до 405,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>, составляя в среднем 143,2±17,1 тыс. экз./м<sup>3</sup>, или 89,4% от общей численности. Их распределение было неравномерным как по акватории ( $D = 7,6$ ), так и по горизонтам водного столба ( $D = 21,3$ ). Численность ювенильных сократилась на 95,2%. Она колебалась от 1,4 до 92,2 тыс. экз./м<sup>3</sup> (7,1% от общей численности), показатель агрегированности по акватории составил 8,7, по глубинам – 4,5. Численность предвзрослых рачков составляла 2,8±0,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, отмечалась неравномерность в их распределении по акватории ( $D = 10,9$ ). Численность половозрелых самок составляла 2,6±0,3 тыс. экз./м<sup>3</sup>, численность самцов варьировала в широких пределах ( $Cv = 73,5\%$ ), от 0,1 до 3,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Численность диапаузирующих яиц увеличилась в августе на 26,2% по сравнению с июлем, она колебалась в пределах 10,5–105,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Скопления цист отмечались в южной части озера ( $D$  по акватории составил 5,1) и на глубине 0–2,0 м ( $D$  по горизонтам водного столба составил 8,9). Наблюдалось увеличение концентрации цист на глубине 4,0 и 8,0 м, что свидетельствует о процессе погружения диапаузирующих яиц на глубину в результате перемещения водных масс.

В осенний период 2009 г. наблюдался спад численности всех стадий развития рачка. В сентябре наибольшая часть сообщества жабронога (90,3% от общей численности) находилась в ювенильной стадии развития (четвертая генерация). Их средняя численность по станциям составляла  $43,2 \pm 8,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Численность цист увеличилась на 88,9%, она колебалась от 140,0 до 960,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Распределение цист было неравномерным как по акватории ( $D = 32,1$ ), так и по глубинам ( $D = 70,2$ ). Они образовывали скопления в юго-восточной части озера, а наибольшая их концентрация отмечалась на горизонте 0–2,0 м и 8-метровом слое. В октябре численность науплий была минимальной и составляла 0,05 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Половозрелые самки составляли 53,2% от общей численности рачков и обуславливали достаточно высокие показатели биомассы, несмотря на уменьшение общей численности рачков.

В 2010 г. температурные условия были менее благоприятны, поэтому развитие жаброногов немного задерживалось. В июне 2010 г. встречались разновозрастные стадии артемии, преобладали ювенильные и предвзрослые особи (49,6 и 48,2% соответственно), их численность колебалась: ювенильные – 0–9,1; предвзрослые – 0,1–8,1 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Половозрелые особи отмечались в пробах июля. Их численность была достаточно высокой (самки –  $21,8 \pm 1,2$ ; самцы –  $0,11 \pm 0,01$  тыс. экз./м<sup>3</sup>). В июле самки размножались науплиями (24%), а также откладывали тонкоскорлуповые яйца (20%) и цисты (56%). В этот период, в связи с увеличением температуры воды до 21°C, наблюдалась вспышка численности науплий, она колебалась от 494,1 до 2294,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в среднем  $1064,1 \pm 107,1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Науплии составляли основу численности зоопланктона озера в этот период (97,6%). Предвзрослые особи составляли 0,4%; половозрелые самки – 2,0% от общей численности рачков.

Неравномерность распределения, как по акватории, так и по глубинам, наблюдалась у науплий ( $D$  составляло 45,5 и 154,1 соответственно) и цист ( $D$  составляло 2,6 и 4,0 соответственно). Наибольшая их концентрация отмечалась в северо-западной части озера Большое Яровое, 38,8% численности науплий и 38,5% численности цист находились на глубине 0–2,0 м.

В августе 2010 г. численность науплий и половозрелых особей была гораздо выше, чем в предыдущем году. Численность науплий была высокой по всем станциям и горизонтам водного столба и составляла  $1091,4 \pm 119,9$  тыс. экз./м<sup>3</sup> (98,4% от общей численности), численность половозрелых самок –  $16,6 \pm 1,5$  (1,5% от общей численности). Показатель агрегированности науплий по акватории составлял 157,8, по глубинам – 63,1. В распределении самок также наблюдалась неравномерность, показатель агрегированности по акватории составлял 1,4, по глубинам – 1,1.

Численность диапаузирующих яиц увеличилась в августе на 32,6%, по сравнению с предыдущим месяцем, и в среднем составляла  $333,5 \pm 41,3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. В горизонтальном и вертикальном распределении цист

наблюдалась неравномерность, показатель их агрегированности по акватории составлял 29,3, по горизонтам водного столба – 26,2. Большая доля численности цист (37,6%) находилась на глубине 0–2,0 м. На глубине 6,0–8,0 м наблюдалось увеличение их плотности на 56,0%, что связано, по-видимому, с вертикальным перемещением диапаузирующих яиц в придонные слои.

В сентябре – октябре наблюдался спад общей численности и биомассы гаулофильного рачка. Численность науплий в литоральной зоне в сентябре составляла  $6,9 \pm 1,0$  (77,5% от общей численности), октябре –  $0,1 \pm 0,03$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Половозрелые особи были представлены только самками, их численность колебалась от 0,05 до 0,3 тыс. экз./м<sup>3</sup>, составляя 1,7% от общей численности рачков.

В апреле 2011 г. популяция артемии в озере находилась на стадии науплий, наибольшая численность отмечалась на первой станции при наименьшей минерализации (152,0 г/л). Средняя численность цист составляла  $0,7 \pm 0,1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>.

В мае происходило повышение температуры воды, что способствовало вылуплению науплий артемии и их дальнейшему развитию. В июне популяция артемии была представлена особями науплиальной стадии развития со средней численностью  $627,1 \pm 93,6$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, или 81,8% от общей численности. Средняя численность рачков ювенильной стадии развития составляла  $2,2 \pm 0,5$  тыс. экз./м<sup>3</sup>; предвзрослой –  $96,9 \pm 13,4$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Средняя численность половозрелых самок составляла  $40,0 \pm 7,3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>; самцов –  $0,3 \pm 0,1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. У 60% самок в овисаках находилось летнее яйцо, живорождение наблюдалось у 20%. В июне наблюдался пик численности и биомассы рачков.

Численность цист и летнего яйца, находящихся в толще воды, составляла  $392,6 \pm 96,0$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, цисты составляли 25,5% от общего количества при средней численности  $100,3 \pm 16,1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Неравномерность в распределении по акватории наблюдалась для особей всех стадий развития жабронога и его цист. Показатель агрегированности по акватории для науплий составлял 41,5; для ювенильных особей – 1,9; предвзрослых – 26,2; самок – 8,4; цист – 141,3. Наибольшая концентрация перечисленных стадий отмечалась в северо-западной части озера. В вертикальном распределении агрегированность наблюдалась у науплий ( $D = 119,0$ ), предвзрослых особей ( $D = 14,2$ ), самок ( $D = 5,7$ ) и цист ( $D = 28,9$ ). Наибольшая доля численности науплий (41,4%) и предвзрослых особей (33,8%) находилась на глубине 0–2,0 м, цисты и самки были многочисленны в слое 0–4,0 м.

Популяция артемии в июле 2011 г. состояла на 5,4% из половозрелых особей ( $22,7 \pm 2,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), численность предвзрослых –  $10,1 \pm 0,8$  тыс. экз./м<sup>3</sup> (2,4%), представляющих первую генерацию. У основной части половозрелых самок наблюдались остаточная плодовитость (40,0%) или выбой (60,0%). В период с 13 по 15 июля отмечена массовая элиминация имаго рачка. В этот период

наблюдалось уменьшение общей численности (на 45,6%) и биомассы (на 58,4%) по сравнению с предыдущим месяцем.

Численность цист и летнего яйца, находящихся в толще воды, составляла  $561,4 \pm 82,5$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Средняя численность цист составляла  $363,1 \pm 159,9$  тыс. экз./м<sup>3</sup> (64,7% от общего количества). Цисты агрегировались вдоль западного побережья озера Большое Яровое ( $D = 2096,4$ ), а также в 2-метровом слое ( $D = 125,4$ ), составляя 42,7% от общей численности цист. Вторая генерация жаброногов находилась на стадии ортонауплий и метанауплий, численность которых достигала в среднем  $384,3 \pm 39,1$  тыс. экз./м<sup>3</sup> (92,1% от общей численности рачков). Распределение науплий было также неравномерным как по акватории ( $D = 169,1$ ), так и по глубинам ( $D = 24,5$ ). Наиболее многочисленны науплии были в слое 0–2,0 м (34,5%).

В августе основная доля зоопланктона в озере Большое Яровое приходилась на ортонауплий и метанауплий третьей генерации (96,9%), их средняя численность составляла  $597,9 \pm 72,6$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Половозрелые самки второй генерации со средней численностью  $17,2 \pm 2,3$  тыс. экз./м<sup>3</sup> составляли 2,8%.

В овисаках самок наблюдалось развитие цист (48%), летних яиц (40%), отмечалось живорождение (12%). На поверхности воды в юго-западной части озера отмечались небольшие скопления цист в виде отдельных агрегатов, а также небольшое количество элиминированных особей артемии черного и белесого цвета. Численность диапаузирующих яиц в августе увеличилась на 19,0% и в среднем составляла  $448,4 \pm 56,0$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Показатель агрегированности цист в горизонтальном распределении составлял 128,0, в вертикальном – 5,8. Наибольшая концентрация цист наблюдалась на глубине 6,0–8,0 м, в 2-метровом слое находилось 22,0% от общей численности.

В осенний период (сентябрь – октябрь) наблюдались спад численности и биомассы зоопланктона и увеличение концентрации цист в толще воды. Основу общей численности в сентябре составляли науплиальные особи (65,6%), средняя численность –  $8,8 \pm 1,2$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Основу биомассы составляли половозрелые самки, их численность колебалась от 0,8 до 7,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>. На поверхности воды отмечались отмершие особи рачка второй – третьей генераций, а также агрегаты цист, образующих большие скопления в виде «лент» длиной несколько метров как на поверхности воды в центральной и юго-западной частях озера, так и в заплесковой зоне. Колебание численности диапаузирующих яиц составляло 74,0–1299,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Четвертая генерация была наиболее малочисленной, лишь небольшая часть прошла процесс мотурации.

В октябре, по сравнению с предыдущим месяцем, численность науплий сократилась на 69,6%, половозрелых самок – на 87,9%, самцы не отмечались. Плотность цист, наоборот, увеличилась на 36,4%, составляя в среднем  $546,8 \pm 102,4$  тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Неравномерность в распределении в осенний период отмечалась у науплий и цист. Показатель агрегированности по акватории составлял для

науплий 1,8, для цист – 130,9; по глубинам: для науплий – 7,6, для цист – 21,6. Скопления цист отмечались в 2-метровом слое и на глубине 8,0 м.

При анализе коэффициентов корреляции выявлена достоверная связь между численностью науплий и численностью самок ( $r = 0,67$ ;  $p \leq 0,05$ ). Кроме того, численность разновозрастных особей рачка сопряжена с численностью фитопланктона ( $r$  колеблется от 0,48 до 0,92;  $p \leq 0,05$ ). Численность науплий сопряжена с минерализацией и температурой воды ( $r$  составляет  $-0,84$  и  $0,54$  соответственно при  $p \leq 0,05$ ). Численность половозрелых особей коррелирует с численностью особей предвзрослой стадии развития (самки:  $r = 0,71$ ; самцы:  $r = 0,63$ ;  $p \leq 0,05$ ).

Как описывалось выше, в вертикальном и горизонтальном распределении рачков и цист наблюдается неоднородность. По литературным [4, 24, 25] и нашим данным, образование скоплений в наибольшей степени характерно для цисты благодаря «клейкости». В процессе прогнозирования объемов возможного вылова цист наибольшее значение приобретает выявление продукционного слоя водного столба, а также процессы перемещения основной массы цист в течение вегетационного сезона.

Для определения достоверности неравномерного распределения цист по глубинам был проведен однофакторный дисперсионный анализ. Различия носят достоверный характер ( $F_{\phi} = 5,63$  при  $p \leq 0,01$ ).

В течение вегетационного периода происходят перемещения основной массы цист в горизонтальном и вертикальном направлениях. Горизонтальное распределение зависит в основном от волновой активности, вертикальное, по-видимому, – от температуры и минерализации воды, определяющих плотность воды, следовательно, и плавучесть цист. На рис. 3 представлено процентное соотношение распределения плотностей цист по глубинам в течение вегетационного периода.

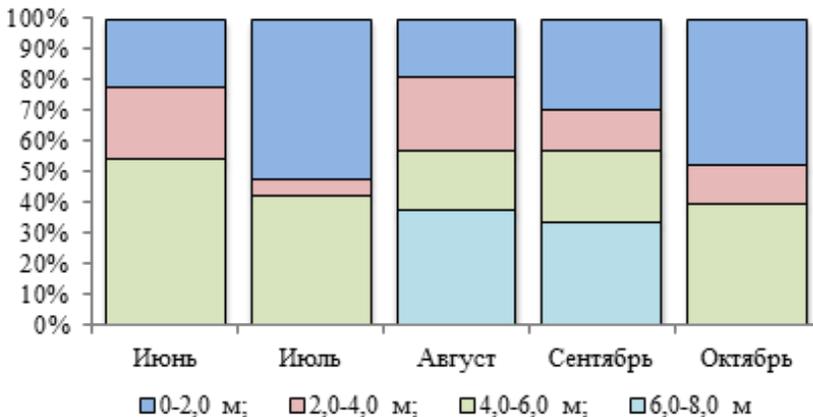


Рис. 3. Распределение цист рачка артемии в водном столбе (0–8,0 м) озера Большое Яровое

На рис. 3 видно, что в июне основная масса цист находится на глубине 4,0–6,0 м, которая постепенно поднимается. В июле большая часть цист находится в двухметровом слое, эта масса обусловливается их поднятием со дна и выметом цист самками первой – второй генераций. В августе наблюдается наибольшая численность цист, при этом наибольшая концентрация – в слое 2,0–6,0 м, происходит постепенное их погружение. В сентябре наблюдается вымет цист самками третьей – четвертой генераций рачков, которые собираются в верхних горизонтах водного столба. Максимум агрегированности цист в верхних слоях проявляется в октябре. Однако увеличение численности на глубине указывает также на процесс вертикального перемещения вглубь основной массы цист. В этот период температура воды снижается, происходит перемещение водных слоёв, увлекающих за собой на глубину ниже 8,0 м основную массу цист.

Таким образом, в озере наблюдается неравномерное распределение цист по глубинам. В весенний период, в процессе прогревания воды, они поднимаются со дна. В июне – июле основная их масса находится в верхних слоях. С августа начинается процесс оседания. При этом четырёхметровый слой является «пограничным», численность цист в нем варьирует в зависимости от процессов их вертикального перемещения.

После вымета самками яиц основная их масса находилась в слое 0–2,0 м благодаря их плавучести и способности образовывать скопления. Поэтому целесообразно учитывать при прогнозе численность цист в период вымета (июль, сентябрь – октябрь) в этом горизонте. При изменении гидрологических условий происходит вертикальное перемещение основной массы цист вглубь. При этом, находясь ниже 6-метровой глубины, цисты становятся недоступными для промысла, что связано с плотностью рапы и контактом цист с донными солевыми отложениями и илом. Для процесса промышленной заготовки сырья цист артемии наиболее благоприятными являются июль и период с начала сентября до середины октября. Однако сроки могут колебаться в зависимости от гидрологических условий конкретного года.

### Выводы

1. В озере Большое Яровое отмечено развитие 3–4 генераций рачка в зависимости от факторов среды в осенний период. В сезонной динамике общей численности и биомассы жаброногих рачков отмечается наличие одного пика (2009 г. – июль, в 2010 г. – август, 2011 г. – июнь). Средняя плотность разновозрастных особей артемии составляла 271,9 тыс. экз./м<sup>3</sup>, средняя численность цист – 172,7 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Общая их биомасса находилась в пределах 0,001–414,190 г/м<sup>3</sup>.

2. Развитие науплиальной стадии артемии зависит главным образом от минерализации и температуры воды ( $r = -0,84$  и  $0,54$  соответственно). В дальнейшем значение приобретает и кормовая обеспеченность (коэффи-

циент  $r$  между численностью разновозрастных особей артемии и численностью фитопланктона колебался от 0,48 до 0,92). Численность науплий коррелирует с численностью самок ( $r = 0,67$ ), которая, в свою очередь, определяется численностью особей предвзрослой стадии развития ( $r = 0,71$ ).

3. Для рачков и цист артемии в озере Большое Яровое характерно неравномерное горизонтальное и вертикальное распределение. Наибольшей способностью образовывать скопления обладают цисты благодаря своей «клейкости». Показатель агрегированности цист по акватории озера колебался от 1,5 до 2096,4; по глубинам – от 4,0 до 125,4.

4. Распределение численности цист по глубинам (0–8,0 м) неравномерное ( $F_{\phi} = 5,63$ ). В июне наибольшая их концентрация отмечалась на глубине 0–4,0 м, в июле – 0–2,0 м. В период августа – октября наибольшая доля их численности находилась на глубине 0–2,0 и 6,0–8,0 м, что указывает на процесс погружения цист вглубь. При этом, находясь ниже 6-метровой глубины, цисты становятся недоступными для промысла, что связано с плотностью рапы и контактом цист с донными солевыми отложениями и илом.

5. Четырехметровый слой является «пограничным», численность цист в нём варьирует в зависимости от процессов их вертикального перемещения. Наибольшая концентрация всех стадий развития артемии наблюдается в двухметровом горизонте, который необходимо учитывать при прогнозе общих запасов ценного биоресурса – цист.

### Литература

1. Смуров А.О., Комендантов А.Ю. Применение концепции толерантных полигонов для анализа отношения водных беспозвоночных к солёности среды // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря : материалы 9-й междунар. конф. Петрозаводск, 2005. С. 292–296.
2. Nunes B.S., Carvalho F.D., Guilhermino L.M., Van Stappen G. Use of the genus *Artemia* in ecotoxicity testing // Environmental pollution. 2006. Vol. 144. P. 453–462.
3. Руднева И.И. Артемия – важнейший компонент экосистем солёных водоёмов юга Украины и Крыма : сб. докл. Междунар. науч.-исслед. семинара «Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование» / под ред. А.И. Литвиненко. Тюмень : Госрыбцентр, 2004. С. 79–94.
4. Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Бойко Е.Г. Артемия в озёрах Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 2009. 304 с.
5. Vanhaecke P., Siddall S.E., Sorgeloos P. International study on *Artemia*. 32. Combined effects of temperature and salinity on the survival of *Artemia* of various geographical origin // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1984. Vol. 80. P. 259–275.
6. Mayer R.J. Morphology and biometry of three populations of *Artemia* (*Branchiopoda: Anostraca*) from the Dominican Republic and Puerto Rico // Hydrobiologia. 2002. Vol. 486. P. 29–38.
7. Mura G., Baxevanis A.D., Lopez G.M. et al. The use of a multidisciplinary approach for the characterization of a diploid parthenogenetic *Artemia* population from Torre Colimena (Apulia, Italy) // Journal of plankton research. 2005. Vol. 27. № 9. P. 895–907.
8. Соловов В.П., Студеникина Т.Л. Рачок артемия в озёрах Западной Сибири: морфология, экология, перспективы хозяйственного использования. Новосибирск : Наука, 1990. 81 с.

9. Соловов В.П., Подуровский М.А., Ясюченя Т.Л. Жаброног артемия: история и перспективы использования ресурсов. Барнаул : Алт. полиграф. комбинат, 2001. 144 с.
10. Веснина Л.В., Пермьякова Г.В., Ронжина Т.О., Коротких В.Б. Результаты гидробиологического мониторинга соленых озер Алтайского края // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования : материалы Всерос. конф. с междунар. участием. Томск, 2011. С. 166–170.
11. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 240 с.
12. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л. : ГосНИОРХ, 1983. 51 с.
13. Методические указания по определению общих допустимых уловов (ОДУ) цист жаброног рачка ARTEMIA. Тюмень, 2002. 25 с.
14. Алёкин О.А. Основы гидрохимии. Л. : Гидрометеоздат, 1970. 442 с.
15. Плохинский А.Н. Биометрия. Новосибирск : СО АН СССР, 1961. 364 с.
16. Меркурьева Е.К. Биометрия и селекция в генетике сельскохозяйственных животных. М. : Колос, 1970. 424 с.
17. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 270 с.
18. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
19. Васильева Л.А. Статистические методы в биологии : учеб. пособие к курсу лекций «Биометрия». Новосибирск, 2004. 128 с.
20. Одум Ю. Экология. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
21. Веснина Л.В. Состояние рыбохозяйственного комплекса Алтайского края // Материалы Междунар. науч. конф. «Современное состояние водных биоресурсов и экосистем морских и пресных вод России: проблемы и пути решения». Ростов н/Д, 2010. С. 76–83.
22. Олейникова Ф.А. К вопросу о размещении рачка артемии в водоемах // Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях. Борок : ИБВВ, 1972. С. 93–97.
23. Макаров Ю.П. Распределение и динамика численности *Artemia salina* (L.) в Куяльницком лимане // Гидробиологический журнал. 1984. Т. 20, вып. 3. С. 17–23.
24. Воронов П.М. О некоторых особенностях развития *Artemia salina* (L.) // Зоологический журнал. 1971. Т. 50, вып. 6. С. 937–938.
25. Студеникина Т.Л., Новоселов В.А. О распределении рачка артемии в водоемах // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 243–244.

Поступила в редакцию 12.10.2012 г.

Liubov V. Vesnina, Galina V. Permyakova

*Altay Research Institute of Aquatic Living Resources and  
Aquaculture, Barnaul, Altaysky kray, Russia*

## **DYNAMICS OF NUMBER AND DISTRIBUTION OF UNEVEN-AGE INDIVIDUALS OF *Artemia* IN DEEP-WATER BOLSHOE YAROVE LAKE (ALTAYSKY KRAY)**

*The cysts of Artemia brine shrimp are considered to be the best starting live food all over the world. There were revealed more than 90 “artemia lakes” on the territory of Altay where preparation of a valuable bioresource is possible. An increasing interest to shrimp cysts has caused development of security actions, including calculation of general stocks and fractions of withdrawal. A certain difficulty in forecasting is a definition of an “inhabited” zone of shrimps and cysts in deep-water reservoirs, including Bolshoe Yarove Lake of Altay territory where it is necessary to consider their vertical distribution. Therefore, the aim of the present research was to study distribution non-uniformity of Artemia cysts density on depths for revealing the most productive layer which is necessary for considering at the forecast of valuable bioresource possible collection volumes.*

*The material of studying was hydrobiological data collected at Bolshoe Yarove Lake during 2009–2011 from April to October. The selection of hydrobiological samples was spent at permanent stations of supervision located in different parts of the lake. The samples selected from different horizons of a water column (2.0; 4.0; 6.0; 8.0). For the period of research 468 zooplankton samples were collected and processed. For a morphometric research there was used fixed material in quantity: 4750 copies of different-age individuals and 476 copies of adults. For an assessment of depth influence on cysts distribution there was used a one-factorial dispersive analysis. As a distribution aggregation parameter the relation of dispersion to an average value of number shrimps and cysts – parameter  $D$  was used. With uniform distribution  $D < 1$  and with group distribution –  $D > 1$ .*

*The evolution of 3–4 generations of shrimp was observed in the lake. Nauplii hatching of the first generation was observed in litoral zones, warmer and with the least salinity of water. The life cycle duration of the first generation made 60–69 days. In seasonal dynamics of Artemia common number and biomass the presence of one peak (2009–2010 – in July, 2011 – in June) is marked.*

*In the result of the research non-uniform horizontal and vertical distribution of Artemia shrimp and cysts is revealed. The cysts are more likely to form a congestion possess. The aggregation horizontal parameter ( $D$ ) of cysts changed from 1.5 up to 2096.4 and the vertical one – from 4.0 up to 125.4. Distinctions in cysts distribution on depths have a reliable character ( $F_{\phi} = 5.63$ , at  $p = 0.01$ ). Their greatest density was marked at the depth of 0–4.0 m in June, 0–2.0 m – in July. During August – October there was observed stratification of cysts on depths, the greatest fraction of their number was at the depth of 0–2.0 m and 6.0–8.0 m, what specifies the process of cysts immersing into deep. Thus, the most productive layer is that of two meters.*

**Key words:** *Artemia; cysts; aggregation; distribution; the productive layer of water column.*

## ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1  
doi: 10.17223/19988591/21/8

Ю.В. Иванов<sup>1</sup>, Ю.В. Савочкин<sup>1</sup>, Е.В. Шумейко<sup>2</sup>, Вл.В. Кузнецов<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Российский университет дружбы народов (г. Москва)

### РЕАЛИЗАЦИЯ РАННЕГО ЭТАПА ОНТОГЕНЕЗА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ФОНЕ ТОКСИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ИОНОВ МЕДИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 12-04-01715-а) и Министерства образования и науки Российской Федерации (проект № 14.132.21.1309).

*Исследовали воздействие ионов меди (0–50 мкМ) на посевные качества семян сосны обыкновенной, рост и развитие сеянцев на ювенильном этапе онтогенеза, а также на содержание основных фотосинтетических пигментов в ассимилирующих органах. Установлено, что прорастание семян сосны обыкновенной не может являться достоверным критерием оценки токсичности ионов меди из-за высокой устойчивости к тяжелым металлам процесса прорастания. Показано, что даже при минимальной концентрации ионов меди в питательной среде (15,6 нМ) сеянцы сосны способны их интенсивно поглощать и аккумулировать в надземных органах, что позволяет удовлетворить физиологическую потребность в данном элементе. Обнаружена высокая корреляция содержания ионов меди как в корневой системе, так и надземных органах с испытанными концентрациями  $\text{CuSO}_4$ , что позволяет отнести сосну обыкновенную к типичным индикаторам данного металла. Ингибирующее воздействие ионов меди на рост и развитие сеянцев наблюдалось во всем диапазоне испытанных концентраций и проявлялось в значительном снижении массы и средних размеров органов сеянцев. При воздействии 5 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$  регистрировалось 40%-ное ингибирование роста главного корня, а при 10 мкМ – 80%. Доказано, что значительное (10%) снижение содержания воды в органах сеянцев может служить достоверным индикатором их гибели, несмотря на отсутствие визуально различимых признаков обезвоживания. Показано, что концентрации 20 мкМ  $\text{CuSO}_4$  и выше являются летальными для сеянцев сосны обыкновенной. Хроническое воздействие ионов меди сопровождается развитием хлороза в хвое, но не в семядолях сеянцев, о чем свидетельствуют результаты исследования содержания основных фотосинтетических пигментов.*

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris*; тяжелые металлы; посевные качества; сеянцы; морфометрические параметры; фотосинтетические пигменты.

### Введение

Интенсивная разработка месторождений полезных ископаемых сопряжена с выносом из мест естественного залегания и перераспределением в окружающей среде колоссального количества тяжелых металлов [1]. Увеличение

их содержания в почвах характерно как для территорий, непосредственно примыкающих к местам добычи и переработки [2, 3], так и для сельскохозяйственных угодий из-за применения удобрений, ядохимикатов [4], осадков сточных вод [1] и нарушения технологии ирригации [5, 6]. С учетом высокой экологической опасности, которую представляют тяжелые металлы для всех компонентов биосферы [7], изучение последствий их воздействия на фитоценозы приобретает особую важность [8].

Практически все тяжелые металлы токсичны для растения [9] вследствие их высокого сродства к физиологически важным органическим соединениям [5]. В ряду устойчивости металл-лигандных комплексов (ряд Ирвинга – Уильямса) комплексы с  $\text{Cu}^{2+}$  занимают первое место [10], что характеризует ионы меди высшим уровнем токсичности [11]. С учетом высоких объемов мировой добычи (16,1 млн т за 2011 г.) и тенденции к их росту (13,7 млн т – в 2001 г.) [12] медь становится самым опасным загрязнителем биоты.

В малых количествах медь является незаменимым микроэлементом для растений, являясь каталитическим кофактором в процессах дыхания, фотосинтеза, фиксации азота и транспорта железа [13]. В то же время при концентрациях, лишь незначительно превышающих оптимальные, она становится токсичной для растений. Ее токсическое действие связано с активизацией процессов свободнорадикального окисления, вследствие которых нарушаются структура и проницаемость биологических мембран клетки, функционирование электрон-транспортных цепей дыхания и фотосинтеза, а также ферментов, участвующих в синтезе белка и метаболизме углеводов [4, 13].

В почве медь присутствует в виде органически связанных форм, что обуславливает ее удержание в верхних горизонтах и слабую подвижность в почвенном профиле [6]. Повышение кислотности почв, связанное с режимом увлажнения и особенностями состава произрастающей растительности, сопровождается усилением биодоступности меди [1]. В условиях беспрецедентного увеличения количества доступного металла в почве немногие виды растений способны выживать, поскольку повреждающее действие солей меди превышает их адаптационный потенциал. Это крайне опасно для древесных видов растений, особенно хвойных, имеющих длительный репродуктивный цикл, из-за которого селекция металл-устойчивых экотипов становится практически невозможной [8]. Естественное возобновление древесной растительности на загрязненных тяжелыми металлами почвах также может быть затруднено в связи с более низкой, по сравнению со взрослыми растениями, толерантностью сеянцев к неблагоприятным воздействиям [1].

Многие виды хвойных древесных растений, особенно представители рода *Pinus*, зачастую заселяют непригодные для других видов почвы. Благодаря особенностям строения корневой системы, которые проявляются в доминировании главного корня и быстром его развитии, сеянцы преодолевают поверхностные горизонты почвы, достигая обеспеченных водой и элемента-

ми минерального питания горизонтов. Однако ионы меди задерживают развитие корневой системы, ингибируя рост клеток в длину из-за повреждения клеточных мембран и утечки ионов [1]. В связи с этим поддержание высокой скорости роста главного корня и темпов развития корневой системы является необходимым условием выживания семян рода *Pinus* особенно на фоне антропогенного загрязнения [1].

Ранее нами была установлена довольно высокая чувствительность семян сосны обыкновенной (типичный представитель рода *Pinus* к хроническому действию избытка ионов цинка [3], занимающего второе место по токсичности в ряду Ирвинга – Уильямса [10]. В связи с более интенсивными темпами добычи меди и эмиссии в окружающую среду изучение последствий ее воздействия на хвойные виды растений приобретает особое значение.

Целью данной работы являлось изучение воздействия ионов меди на полевные качества семян, определение порога токсических концентраций ионов меди, вызывающих ингибирование роста семян сосны, изучение особенностей развития органов семян, характера аккумуляции ионов меди и содержания основных фотосинтетических пигментов.

### Материалы и методики исследования

Семена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) сбора 2010 г., предоставленные Учебно-опытным лесхозом Брянской государственной инженерно-технологической академии, проращивали в дистиллированной воде (контроль) и в растворах  $\text{CuSO}_4$  (концентрации 0,32; 1; 2,5; 5; 10; 20; 25 и 50 мкМ). Энергию прорастания семян оценивали через 7 сут, а их абсолютную всхожесть – через 15 сут с момента замачивания [3].

После сброса семенной кожуры и разворачивания семядолей, семена выращивали в камере фитотрона со световым периодом 16 ч [14] на питательной среде следующего состава:  $\text{NH}_4^+$  – 2,0 мМ;  $\text{K}^+$  – 1,5 мМ;  $\text{Mg}^{2+}$  – 0,5 мМ;  $\text{Na}^+$  – 0,21 мМ;  $\text{Ca}^{2+}$  – 1,0 мМ;  $\text{B}^{3+}$  – 55 мкМ;  $\text{Mn}^{2+}$  – 5 мкМ;  $\text{Zn}^{2+}$  – 1,26 мкМ;  $\text{Cu}^{2+}$  – 0,32 мкМ;  $\text{Mo}^{6+}$  – 0,1 мкМ;  $\text{Co}^{2+}$  – 0,02 мкМ;  $\text{Fe}^{2+}$  – 9,5 мкМ;  $\text{NO}_3^-$  – 2,0 мМ;  $\text{PO}_4^{3-}$  – 1,5 мМ;  $\text{SO}_4^{2-}$  – 0,616 мМ;  $\text{Cl}^-$  – 2,0 мМ;  $\text{I}^-$  – 1,0 мкМ; ЭДТА<sup>4-</sup> – 9,5 мкМ, рН 4,5 с различными концентрациями  $\text{CuSO}_4$  (0 (без добавления  $\text{CuSO}_4$ ); 0,32 (контроль); 1; 2,5; 5; 10; 20; 25 и 50 мкМ). Смену растворов проводили каждые 5 сут. Эксперимент заканчивали по достижении сеянцами возраста 6 недель, на этапе органогенеза, характеризующемся высокой энергией роста хвои и интенсивным потреблением элементов минерального питания [3].

Оценку темпов накопления биомассы сеянцами проводили гравиметрическим методом. Измерения линейных размеров органов (главный корень, гипокотиль, семядоли, хвоя) проводили в программе MapInfo Professional v.9.5 после сканирования сеянцев с разрешением 800 dpi [3]. Для определения сухой биомассы и содержания воды в органах сеянцев их высушивали до постоянной массы [3].

Содержание ионов меди в органах семян определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре «Формула ФМ400» («Лабист», Россия) после минерализации в растворах концентрированных азотной и хлорной кислот [3].

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

Статистическую обработку результатов выполняли в программе Microsoft Excel 2003. 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 проводили на основании всех имеющихся экспериментальных данных за исключением отклоняющихся. Оценку коэффициентов корреляции проводили в соответствии со шкалой Чеддока.

### Результаты исследования и обсуждение

В диапазоне исследованных концентраций негативного влияния  $\text{CuSO}_4$  на посевные качества семян сосны обыкновенной не обнаруживалось (табл. 1). Напротив, по сравнению с контролем, все испытанные концентрации  $\text{Cu}^{2+}$  вызывали значительное увеличение всхожести (на 15–22%) ( $p = 0,01$ ) и энергии прорастания семян (на 17–24%) ( $p = 0,01$ ), что свидетельствует о стимулирующем воздействии ионов меди. Вместе с тем корреляционной связи всхожести и энергии прорастания семян с испытанными концентрациями  $\text{CuSO}_4$  не было установлено ( $p > 0,05$ ): абсолютная всхожесть ( $r = 0,27$ ;  $t_r = 1,86$ ;  $N = 45$ ), энергия прорастания ( $r = 0,27$ ;  $t_r = 1,84$ ;  $N = 45$ ) (табл. 1). В экспериментах с хрустальной травкой (*Mesembryanthemum crystallinum* L.) также отмечалось стимулирующее воздействие ионов меди (10–50 мкМ  $\text{CuSO}_4$ ) на прорастание семян [16], однако механизм данного эффекта до сих пор не ясен. В то же время при более высоких концентрациях, как правило, ионы меди ингибируют прорастание, что характерно для хрустальной травки [16] и рапса (*Brassica napus* L.) [17].

В связи с тем что прорастание семян является первым физиологическим процессом, подверженным воздействию тяжелых металлов, традиционно считалось, что способность семян прорасти в среде с солями тяжелых металлов может выступать в качестве индикатора устойчивости к действующему фактору [18]. С другой стороны, прорастание семян многих видов растений устойчиво к тяжелым металлам [15]. Это обусловлено низкой проницаемостью для тяжелых металлов семенной кожуры большинства видов, из-за чего период от начала набухания семени до прорыва семенной кожуры кончиком корня наименее подвержен их токсическому воздействию [19].

Таблица 1

## Влияние ионов меди на посевные качества семян сосны обыкновенной и раннюю гибель семян

Показатель	CuSO <sub>4</sub> , мкМ								
	0	0,32	1	2,5	5	10	20	25	50
Абсолютная всхожесть, %	77,6±3,0	92,2±1,9	90,2±1,2	89,4±2,4	91,4±1,4	92,4±1,0	92,2±1,2	94,4±1,2	91,0±1,4
Энергия прорастания, %	75,4±3,4	91,0±2,5	88,2±0,7	87,8±3,2	89,4±1,2	89,0±0,9	89,0±2,5	93,6±2,5	89,6±1,6
% погибших семян*	3,9±0,1	6,3±0,2	10,9±0,2	3,6±0,1	4,0±0,2	18,9±0,4	15,7±0,6	33,0±1,2	45,2±3,5

\* % погибших семян выражен по отношению к общему количеству проросших семян в каждом из вариантов опыта.

Таблица 2

## Параметры развития семян сосны обыкновенной в условиях длительного воздействия ионов меди

Показатель	CuSO <sub>4</sub> , мкМ								
	0	0,32	1	2,5	5	10	20	25	50
Сырая биомасса семян, мг	238,2±8,9	202,0±6,3	232,4±7,3	170,5±5,0	152,6±4,7	50,0±2,1	23,5±0,6	24,6±0,5	23,1±0,6
Сухая масса семян, мг	39,2±2,1	36,2±1,8	35,4±0,8	26,8±1,0	27,0±0,7	11,8±1,1	4,8±0,2	5,2±0,2	4,9±0,1
Содержание воды в семенах, %	83,6±0,3	83,3±0,1	83,6±0,2	83,5±0,2	83,3±0,3	77,8±0,4	75,7±0,8	76,6±0,3	75,7±1,0
Соотношение массы надземных и подземных органов семян, раз	4,99±0,09	5,38±0,12	5,15±0,14	5,44±0,09	5,24±0,09	9,99±1,17	32,66±5,10	19,62±0,67	16,81±1,24

Таблица 3

## Развитие органов семян в условиях хронического действия ионов меди

Наименование органа семца	CuSO <sub>4</sub> , мкМ									
	0	0,32	1	2,5	5	10	20	25	50	
	Сухая масса органов, мг									
Корневая система	6,55±0,36	5,86±0,37	5,69±0,07	4,11±0,18	4,34±0,16	1,20±0,21	0,18±0,02	0,25±0,01	0,25±0,04	
Гипокотиль	3,71±0,19	3,45±0,14	3,55±0,08	3,07±0,05	3,24±0,13	2,53±0,12	1,65±0,07	1,73±0,06	1,45±0,06	
Семядоли	5,35±0,23	4,93±0,16	5,08±0,11	4,56±0,13	4,72±0,17	4,01±0,18	2,76±0,12	2,85±0,07	3,04±0,08	
Хвоя	23,32±1,40	21,51±1,30	20,44±0,33	14,95±0,66	14,24±0,47	4,08±0,72	0,24±0,04	0,28±0,03	0,16±0,02	
	Содержание воды в органах, %									
Корневая система	91,77±0,30	91,09±0,16	91,69±0,10	91,53±0,18	91,89±0,28	87,39±0,43	74,88±4,02	61,50±1,96	56,75±3,94	
Гипокотиль	74,48±0,54	76,55±0,70	76,17±0,57	77,05±0,70	75,95±0,87	75,26±0,77	77,63±0,55	78,72±0,38	77,48±0,87	
Семядоли	76,67±0,17	78,10±0,31	77,15±0,41	76,64±0,57	75,42±0,51	73,51±0,59	75,26±0,46	76,27±0,30	75,56±0,59	
Хвоя	80,78±0,20	81,06±0,13	80,92±0,15	81,70±0,12	80,99±0,23	78,11±0,35	71,03±2,44	68,53±4,12	72,00±6,00	
	Длина органов, мм									
Главный корень	209,36±11,05	194,64±6,87	195,76±6,11	149,67±6,07	118,22±6,73	38,02±4,39	2,99±0,13	3,14±0,13	2,79±0,14	
Гипокотиль	33,64±1,01	32,42±0,63	30,98±0,80	32,64±1,17	30,98±1,03	27,16±0,89	23,72±0,46	23,69±0,47	17,99±0,44	
Семядоли	29,19±1,06	27,64±0,75	26,27±0,62	27,19±1,17	24,99±0,70	20,05±0,65	17,25±0,27	17,80±0,25	17,60±0,35	
Хвоя	38,22±1,15	35,34±0,75	34,83±0,93	32,17±1,38	33,13±1,20	24,21±1,13	3,83±0,22	4,04±0,20	3,17±0,20	

Подтверждением этому служит увеличение гибели всходов сосны с ростом концентрации  $\text{CuSO}_4$  ( $r = 0,95$ ;  $t_r = 8,30$ ;  $p = 0,001$ ) (см. табл. 1) по истечении срока, отведенного на определение всхожести. Все это позволяет заключить, что прорастание семян сосны обыкновенной не может являться достоверным критерием оценки токсичности ионов меди.

Содержание ионов меди в органах сеянцев обнаруживает весьма высокие корреляции с концентрацией  $\text{CuSO}_4$  в питательном растворе ( $p = 0,001$ ): корневая система ( $r = 0,987$ ;  $t_r = 25,27$ ;  $N = 19$ ), гипокотили ( $r = 0,985$ ;  $t_r = 24,46$ ;  $N = 20$ ), семядоли ( $r = 0,90$ ;  $t_r = 10,14$ ;  $N = 26$ ), хвоя ( $r = 0,968$ ;  $t_r = 19,19$ ;  $N = 27$ ) (рис. 1). В варианте опыта, при котором медь в состав среды не вносилась (0 мкМ  $\text{CuSO}_4$ ), ее концентрация в среде достигала, тем не менее, 15,6 нМ, что могло быть результатом присутствия примесей солей меди в используемых для приготовления среды химических реактивах. В результате частой замены питательных сред и потенциальной абсорбции из воздуха содержание ионов меди в органах сеянцев к окончанию эксперимента достигало: в корневой системе – 82; гипокотилиях – 55; семядолях – 75; хвое – 55 нмоль/г сухой массы. На основании этих данных можно утверждать, что сеянцы сосны обыкновенной на ранней стадии онтогенеза способны интенсивно аккумулировать ионы меди даже при минимальном их содержании в среде, что позволяет обеспечить физиологически необходимый уровень данного элемента. Это также подтверждается результатами анализа содержания ионов меди в органах сеянцев, выращенных в присутствии 0,32 мкМ  $\text{CuSO}_4$  (стандартная концентрация для питательных сред) – в 20 раз более высокая концентрация. При этом содержание ионов меди в органах сеянцев увеличивалось, по сравнению с 15,6 нМ: в корневой системе – в 2,7 ( $p = 0,001$ ), в гипокотилиях – 1,3 ( $t = 1,20$ ;  $p > 0,05$ ), в семядолях – в 1,1 ( $t = 0,74$ ;  $p > 0,05$ ) и в хвое в 1,6 раза ( $p = 0,001$ ).

Как правило, количество меди, накапливающейся в растении, пропорционально ее содержанию в окружающей среде, однако корневая система способна блокировать излишнее поступление ионов меди в надземные органы [13]. В диапазоне концентраций до 10 мкМ  $\text{CuSO}_4$  наблюдалось плавное увеличение содержания ионов меди в органах сеянцев (рис. 1). При этом содержание ионов меди в корневой системе достоверно различалось между каждой из испытанных концентраций на уровне значимости 0,05–0,01. В гипокотилиях сеянцев значимые различия ( $p = 0,05$ ) отмечались между 2,5 и 5 мкМ, 5 и 10 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$ , а в семядолях – только между 1 и 2,5 мкМ ( $p = 0,05$ ). Различия в содержании ионов меди в хвое сеянцев, с ростом испытанных концентраций, были достоверными при  $p = 0,01$ . Превышение концентрации 10 мкМ  $\text{CuSO}_4$  приводило к усилению поступления ионов меди в корневую систему и их транспорта в надземные органы сеянцев (рис. 1). При 20 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$  содержание ионов меди, по сравнению с 10 мкМ, увеличивалось в корневой системе в 6,3 раза ( $p = 0,05$ ), в гипокотилиях – в 3,8 ( $p = 0,001$ ), в семядолях – в 2,6 ( $p = 0,01$ ), в хвое – в 5,4 раза ( $p = 0,001$ ). Несмотря на линейное

увеличение содержания ионов меди в корневой системе при более высоких концентрациях  $\text{CuSO}_4$  (рис. 1, *a*), их содержание в надземных органах повышалось не столь значительно. При концентрациях 20 и 25 мкМ  $\text{CuSO}_4$  различий в содержании ионов меди в гипокотильях, семядолях и хвое сеянцев не обнаруживалось ( $p > 0,05$ ), но при максимальной из использованных концентраций (50 мкМ  $\text{CuSO}_4$ ) регистрировалось достоверное ( $p = 0,01$ ) увеличение содержания ионов меди в надземных органах (рис. 1, *b*–*z*). Анализ полученных результатов свидетельствует о том, что при всех вариантах обработки содержание ионов меди в корневой системе было значительно выше, чем в надземных органах.

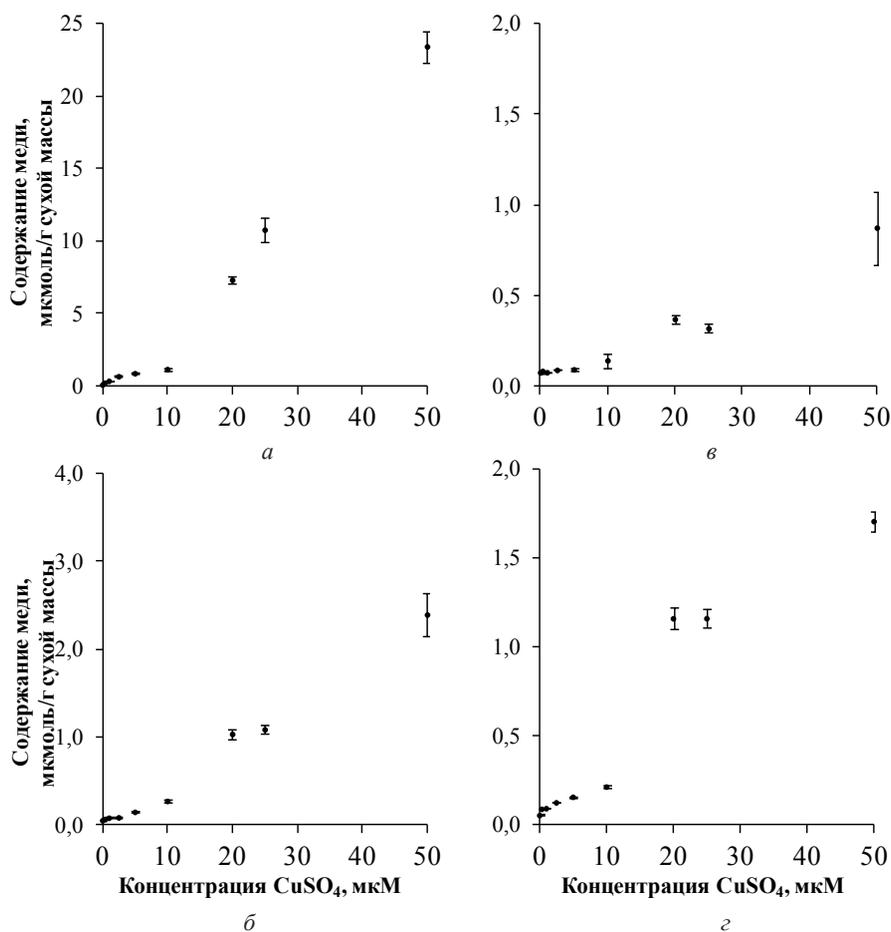


Рис. 1. Содержание ионов меди в органах сеянцев сосны обыкновенной:  
*a* – корневая система; *b* – гипокотиль; *v* – семядоли; *z* – хвоя

Одним из механизмов, позволяющих сеянцам сосны в естественных условиях адаптироваться к повышенному содержанию меди в почве, является

симбиоз с эктомикоризными грибами. Например, благодаря колонизации корневой системы устойчивыми к меди штаммами масленка обыкновенного (*Suillus luteus* (L.) Gray) сеянцы сосны транспортируют в надземные органы меньшее количество ионов меди, по сравнению с немикоризными растениями [8]. Следовательно, в отличие от гидропоники, растения, выращенные в почве или ином твердом субстрате, способны проявлять большую устойчивость к токсическому действию тяжелых металлов из-за их связывания коллоидами почвы и микоризами грибов.

Аккумуляция биомассы сеянцами в условиях загрязнения среды солями тяжелых металлов является интегральным показателем степени их развития и может выступать в качестве индикатора устойчивости к воздействию тяжелых металлов [15]. Хроническое действие ионов меди в концентрации 2,5 мкМ уже приводило к значительному (на 28% по сравнению с контролем (0,32 мкМ),  $p = 0,001$ ) снижению темпов аккумуляции сырой биомассы (см. табл. 2). С увеличением использованных концентраций  $\text{CuSO}_4$  наблюдалось более сильное снижение биомассы с достоверными различиями ( $p = 0,001$ ) между концентрациями до 20 мкМ  $\text{CuSO}_4$ . При более высоких концентрациях различий в биомассе сеянцев не наблюдалось ( $p > 0,05$ ). Таким образом, до 20 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$  в питательной среде регистрировалось резкое, практически линейное снижение сырой биомассы сеянцев (см. табл. 2), которая, достигнув минимума при 20 мкМ, не изменялась при более высоких концентрациях (25 и 50 мкМ  $\text{CuSO}_4$ ).

Корреляционным анализом всей совокупности экспериментальных данных ( $N = 1119$ ) выявлена заметная отрицательная связь между испытанными концентрациями  $\text{CuSO}_4$  и сырой биомассой сеянцев ( $r = -0,67$ ;  $t_r = 28,84$ ;  $p = 0,001$ ). Еще более выраженным было снижение сухой массы сеянцев: корреляционная связь с использованными концентрациями ионов меди – высокая отрицательная ( $r = -0,82$ ;  $t_r = 13,08$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 83$ ). Значимые различия ( $p < 0,05$ ) между концентрациями, как и в случае с сырой биомассой, отмечались при превышении 2,5 мкМ  $\text{CuSO}_4$  в среде. Однако между 2,5 и 5 мкМ достоверных различий не наблюдалось ( $p > 0,05$ ) (см. табл. 2), так же как и не отмечалось различий ( $p > 0,05$ ) при повышении концентрации  $\text{CuSO}_4$  до 25 и 50 мкМ.

Различия в темпах снижения сырой и сухой массы сеянцев при повышении содержания меди в среде могли быть обусловлены изменением содержания в них воды, несмотря на то что до концентрации 5 мкМ  $\text{CuSO}_4$  оно оставалось постоянным (см. табл. 2). Значительное снижение содержания воды (на 7% по сравнению с контролем;  $p = 0,001$ ) происходило лишь при концентрации 10 мкМ и усиливалось в присутствии 20 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$ . Тем не менее корреляционный анализ выявил высокую отрицательную связь между испытанными концентрациями  $\text{CuSO}_4$  и содержанием воды в сеянцах ( $r = -0,79$ ;  $t_r = 11,02$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 74$ ).

Анализ соотношения масс надземных и подземных органов сеянцев выявил высокую положительную связь с испытанными концентрациями ионов

меди ( $r = 0,76$ ;  $t_r = 10,38$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 83$ ), что свидетельствует о более интенсивном ингибировании солями меди развития корневой системы. В то же время до концентрации 5 мкМ  $\text{CuSO}_4$  различий в соотношении масс органов не наблюдалось ( $p > 0,05$ ) (см. табл. 2). По сравнению с 5 мкМ значительное увеличение соотношения масс органов (в 1,9 раза;  $p = 0,01$ ) происходило при 10 мкМ  $\text{CuSO}_4$ . При 20 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$  это соотношение достигало максимума (в 3,3 раза больше, чем при 10 мкМ;  $p = 0,001$ ), а при наибольших концентрациях снижалось ( $p = 0,05$ ) без значимых различий между ними ( $p > 0,05$ ) (см. табл. 2).

Сравнение соотношения сухой массы органов сеянцев свидетельствует о преобладании массы хвои (до 60% сухой массы сеянца). Таким образом, регистрируемое снижение массы сеянцев связано прежде всего с ингибированием аккумуляции массы хвои в присутствии  $\text{CuSO}_4$  ( $r = -0,84$ ;  $t_r = 13,66$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 83$ ) (см. табл. 3). Сопоставимое по силе ингибирующее воздействие ионы меди, в испытанных концентрациях, оказывали и на аккумуляцию массы корневой системы ( $r = -0,81$ ;  $t_r = 12,25$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 83$ ). В то же время снижение массы гипокотилей ( $r = -0,51$ ;  $t_r = 5,83$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 101$ ) и семядолей ( $r = -0,46$ ;  $t_r = 5,32$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 107$ ) было не столь выраженным. Максимальное снижение массы всех органов сеянцев происходило при концентрации 20 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$  без значимых различий между более высокими концентрациями (см. табл. 3).

В диапазоне концентраций до 5 мкМ влияние ионов меди на содержание воды в органах сеянцев не отмечалось, за исключением семядолей, где оно снижалось на 3,4% по сравнению с контролем ( $p = 0,001$ ). Воздействие 10 мкМ  $\text{CuSO}_4$  приводило к снижению ( $p = 0,001$ ) содержания воды в корневой системе – на 4,1%, в семядолях – на 5,9%, а в хвое – на 3,6% по сравнению с контролем (см. табл. 3). При более высоких концентрациях  $\text{CuSO}_4$  падение содержания воды в корневой системе ( $r = -0,68$ ;  $t_r = 7,95$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 76$ ) и хвое сеянцев ( $r = -0,75$ ;  $t_r = 9,63$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 76$ ) было более выраженным. Так, при 20 мкМ  $\text{CuSO}_4$  в корневой системе сеянцев оно снижалось на 17,8%, а в хвое – на 12,4% по сравнению с контролем ( $p = 0,001$ ); данная тенденция сохранялась и при более высоких концентрациях. Несмотря на заметную корреляцию с испытанными концентрациями меди ( $r = -0,54$ ;  $t_r = 6,56$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 107$ ); содержание воды в семядолях сеянцев в диапазоне 10–50 мкМ  $\text{CuSO}_4$  практически не изменялось (см. табл. 3). Влияние ионов меди на содержание воды в гипокотилеях сеянцев нами не обнаружено ( $r = 0,03$ ;  $t_r = 0,29$ ;  $p > 0,05$ ;  $N = 101$ ).

На основании сопоставления данных о содержании воды в корневой системе и хвое, а также их массе (см. табл. 3), можно утверждать, что концентрации 20 мкМ  $\text{CuSO}_4$  и выше являются летальными для сеянцев сосны обыкновенной. Несмотря на отсутствие визуальных признаков обезвоживания, об этом свидетельствует значительное снижение содержания воды в органах, которое может служить надежным индикатором, указывающим на скорую гибель сеянцев.

Ингибирование роста и накопления биомассы органов растений является одним из самых заметных интегральных показателей токсического воздействия ионов меди [1, 4]. Однако корневая система, непосредственно контактирующая с загрязненным субстратом, проявляет большую чувствительность к воздействию ионов металлов по сравнению с надземными органами [18]. Пороговые концентрации  $\text{Cu}^{2+}$ , приводящие к ингибированию роста, значительно различаются (от 0,1 до 1 000 мкМ) в зависимости от вида и возраста растений, химического состава, ионной силы и pH питательной среды [4]. Например, 50%-ное ингибирование развития корневой системы проростков рапса отмечалось при пятидневном воздействии 100 мкМ, а полная остановка роста – при 200 мкМ  $\text{CuSO}_4$  [17]. В экспериментах с сеянцами сосны обыкновенной, выращенными в субстрате перлита-вермикулита, 50%-ное снижение биомассы сеянцев отмечалось при воздействии 15 мкМ  $\text{CuSO}_4$  в течение 10 недель, а при воздействии 60 мкМ оно достигало 76%. При этом ингибирование развития корневой системы сеянцев было более выраженным по сравнению с надземными органами [8]. Воздействие 1 мкМ  $\text{CuSO}_4$  в течение 7 дней на двухнедельные сеянцы пинии (*Pinus pinea* L.) и сосны приморской (*Pinus pinaster* Ait.) приводило к снижению скорости роста корневой системы на 49,5 и 51,4% соответственно, а воздействие 5 мкМ ионов меди в течение 3 дней полностью подавляло развитие корневых систем [1].

В данном эксперименте обнаружена высокая чувствительность корневой системы сеянцев сосны к токсическому воздействию ионов меди: даже при 2,5 мкМ происходило снижение длины главного корня сеянцев на 23% по сравнению с контролем ( $p = 0,001$ ) (см. табл. 3). Более высокие концентрации  $\text{CuSO}_4$  ингибировали рост главного корня в длину еще значительно: 5 мкМ – на 40%, 10 мкМ – на 80% ( $r = -0,71$ ;  $t_r = 20,08$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 390$ ). Минимальная длина главного корня регистрировалась при концентрации 20 мкМ  $\text{CuSO}_4$ , что подтверждает вывод о летальном воздействии высоких концентраций ионов меди.

Токсическое действие  $\text{Cu}^{2+}$  проявлялось и в снижении средней длины хвоинок ( $r = -0,75$ ;  $t_r = 22,04$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 390$ ), однако достоверные ( $p = 0,001$ ) различия с контролем отмечались при воздействии 10 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$  и при более высоких концентрациях (см. табл. 3). Аналогично ингибированию роста главного корня концентрации 20 мкМ  $\text{CuSO}_4$  и выше полностью останавливали развитие хвоинок сеянцев.

Примечательно, что воздействие ионов меди приводило к снижению средних длин гипокотилей ( $r = -0,69$ ;  $t_r = 18,98$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 390$ ) и семядолей сеянцев ( $r = -0,59$ ;  $t_r = 14,28$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 390$ ) (см. табл. 3). При этом достоверное снижение длины гипокотилей (на 19,3%), по сравнению с контролем, отмечалось лишь при воздействии 10 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$  ( $t = 4,82$ ;  $p = 0,001$ ), а семядолей – при 5 мкМ (на 14,4%) ( $t = 2,58$ ;  $p = 0,05$ ) (см. табл. 3). Отметим, что развитие семядолей сеянцев сосны является довольно устойчивым

к воздействию ионов тяжелых металлов. Например, значительное (около 22,4%) снижение длины семядолей сеянцев регистрировалось при воздействии 800 мкМ  $Zn^{2+}$  [15], и лишь на 7,4% – при воздействии 50 мкМ  $Pb^{2+}$  (неопубликованные данные).

Таким образом, повышенные концентрации ионов меди являются более токсичными для развития сеянцев сосны обыкновенной, по сравнению с ионами цинка и свинца, а ингибирование развития надземных органов сеянцев может являться диагностическим признаком токсического воздействия ионов меди.

Одним из симптомов токсического воздействия ионов меди, регистрируемых у многих видов растений, является развитие хлорозов [20]. Учитывая критическое состояние сеянцев, выращенных при концентрациях свыше 20 мкМ  $CuSO_4$ , содержание фотосинтетических пигментов в них не исследовалось. В диапазоне концентраций 0,32–10 мкМ  $Cu^{2+}$  регистрировались разнонаправленные изменения в содержании хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в семядолях и хвое сеянцев (табл. 4). Для семядолей сеянцев было характерно стабильное содержание хлорофилла *a* ( $r = 0,06$ ;  $p > 0,05$ ;  $N = 41$ ) и каротиноидов ( $r = 0,15$ ;  $p > 0,05$ ;  $N = 41$ ) во всем диапазоне исследованных концентраций  $CuSO_4$ . Тем не менее при концентрации 10 мкМ  $Cu^{2+}$  отмечалось значительное (на 27%) снижение содержания хлорофилла *b*, по сравнению с контрольными растениями ( $p = 0,05$ ). Вместе с тем корреляционный анализ его содержания в семядолях ( $r = -0,19$ ;  $p > 0,05$ ;  $N = 40$ ) не выявил достоверной связи с испытанными концентрациями ионов меди (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

**Содержание основных фотосинтетических пигментов в ассимилирующих органах сеянцев в условиях хронического действия ионов меди**

Наименование органа сеянца	$CuSO_4$ , мкМ					
	0	0,32	1	2,5	5	10
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сухой массы						
Семядоли	4,97±0,37	5,42±0,21	4,90±0,68	4,96±0,64	5,58±0,37	4,97±0,18
Хвоя	2,96±0,07	3,38±0,09	3,16±0,12	3,87±0,04	2,99±0,18	2,59±0,14
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сухой массы						
Семядоли	1,84±0,13	1,97±0,08	1,92±0,17	2,19±0,32	1,73±0,11	1,45±0,19
Хвоя	0,81±0,07	0,92±0,06	0,84±0,05	1,12±0,14	0,69±0,04	0,74±0,10
Содержание каротиноидов, мг/г сухой массы						
Семядоли	0,73±0,04	0,81±0,03	0,70±0,12	0,87±0,17	0,84±0,12	0,88±0,09
Хвоя	0,57±0,07	0,60±0,04	0,59±0,07	0,64±0,09	0,48±0,06	0,48±0,03
Соотношение содержания хлорофиллов <i>a/b</i> , раз						
Семядоли	2,70±0,13	2,65±0,09	2,90±0,17	2,62±0,09	3,14±0,23	3,55±0,31
Хвоя	3,94±0,39	3,97±0,25	3,81±0,26	3,54±0,38	4,02±0,35	3,74±0,38
Соотношение содержания каротиноидов к сумме хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i> , раз						
Семядоли	0,099±0,002	0,113±0,007	0,104±0,011	0,114±0,007	0,102±0,010	0,137±0,006
Хвоя	0,148±0,019	0,138±0,011	0,149±0,019	0,129±0,014	0,127±0,014	0,145±0,009

В хвое сеянцев, напротив, прослеживалась тенденция к снижению содержания фотосинтетических пигментов с ростом концентраций  $\text{CuSO}_4$ : хлорофилл *a* ( $r = -0,50$ ;  $p = 0,001$ ;  $N = 41$ ), хлорофилл *b* ( $r = -0,23$ ;  $p > 0,05$ ;  $N = 41$ ), каротиноиды ( $r = -0,30$ ;  $p > 0,05$ ;  $N = 41$ ). Максимальное снижение их содержания, в среднем на 23% по сравнению с контролем, отмечалось при воздействии 10 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$ : хлорофилл *a* ( $p = 0,001$ ), хлорофилл *b* ( $p = 0,01$ ), каротиноиды ( $p = 0,05$ ) (табл. 4). В то же время при концентрации 2,5 мкМ  $\text{CuSO}_4$  отмечалось и явное стимулирующее воздействие. По сравнению с контролем существенно увеличивалось содержание хлорофилла *a* (на 15%,  $p = 0,01$ ) и хлорофилла *b* (на 22%;  $p > 0,05$ ), но содержание каротиноидов практически не изменялось (увеличение на 5,5%;  $p > 0,05$ ) (см. табл. 4).

Анализ полученных результатов свидетельствует о значительном увеличении соотношения хлорофиллов *a* и *b* в семядолях сеянцев с ростом концентраций  $\text{CuSO}_4$  ( $r = 0,57$ ;  $p = 0,001$ ). Так, при концентрации 10 мкМ  $\text{Cu}^{2+}$  оно увеличивалось на 34% ( $p = 0,05$ ) по сравнению с контролем, что может свидетельствовать о снижении интенсивности синтеза хлорофилла *b*. В то же время изменений в соотношении хлорофиллов в хвое сеянцев не отмечалось ( $r = -0,06$ ;  $p > 0,05$ ), т.е. их содержание снижалось равнозначно (см. табл. 4).

При воздействии 10 мкМ  $\text{CuSO}_4$  в семядолях сеянцев также наблюдалось увеличение соотношения содержания каротиноидов к сумме хлорофиллов *a* и *b* – на 21% выше контроля ( $p = 0,05$ ), свидетельствующее о более значительном подавлении синтеза хлорофиллов по сравнению с каротиноидами. При более низких концентрациях ионов меди такого эффекта не отмечалось ( $r = 0,21$ ;  $p > 0,05$ ). Анализ соотношения содержания каротиноидов к сумме хлорофиллов в хвое сеянцев (табл. 4) не выявил связи с испытанными концентрациями  $\text{CuSO}_4$  ( $r = -0,02$ ;  $p > 0,05$ ).

На основании полученных данных можно утверждать, что при хроническом воздействии ионов меди в ассимилирующих органах сеянцев развиваются признаки хлороза, которые могут быть связаны с нарушением минерального питания сеянцев. В пользу данной гипотезы свидетельствует повышенное содержание фотосинтетических пигментов в семядолях, которые развиваются как за счет элементов, запасенных в семени, так и за счет элементов, поглощенных корневой системой на стадии закладки хвоинок. Подтверждением этому также выступают результаты экспериментов с ионами цинка, при воздействии которых отмечалась сходная динамика содержания фотосинтетических пигментов.

### Заключение

Совокупность представленных экспериментальных данных свидетельствует о высокой чувствительности сеянцев сосны обыкновенной к хроническому воздействию ионов меди, что проявляется в снижении аккумуляции массы всех органов сеянцев, в особенности хвои и корневой системы.

Сильное ингибирование (более 40%) роста главного корня в длину даже при минимальных испытанных концентрациях (2,5 мкМ  $\text{CuSO}_4$ ) может значительно ограничивать естественное лесовозобновление сосны обыкновенной даже на умеренно загрязненных медью почвах.

### Литература

1. Arduini I., Godbold D.L., Onnis A. Influence of copper on root growth and morphology of *Pinus pinea* L. and *Pinus pinaster* Ait. seedlings // *Tree Physiology*. 1995. Vol. 15. P. 411–415.
2. Kabata-Pendias A., Mukherjee A.B. Trace Elements from Soil to Human. Berlin : Springer-Verlag, 2007. 576 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. Куликова А.Л., Кузнецова Н.А., Холодова В.П. Влияние избыточного содержания меди в среде на жизнеспособность и морфологию корней сои // *Физиология растений*. 2011. Т. 58, № 5. С. 719–727.
5. Серегин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // *Физиология растений*. 2001. Т. 48, № 4. С. 606–630.
6. 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.
7. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В. Хроническое действие высоких концентраций цинка на активность антиоксидантных ферментов в семенах сосны обыкновенной // *Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник*. 2012. № 1(84). С. 105–108.
8. Adriaansen K., Vralstad T., Noben J.-P., Vangronsveld J., Colpaert J.V. Copper-adapted *Suillus luteus*, a symbiotic solution for pines colonizing Cu mine spoils // *Applied and environmental microbiology*. 2005. Vol. 71. P. 7279–7284.
9. Иванов В.Б., Быстрова Е.И. Влияние различных химических соединений на продолжительность формирования бокового корня в главном корне проростков кукурузы // *Доклады Академии наук*. 1998. Т. 363, № 1. С. 141–144.
10. Гельфман М.И., Юстратов В.П. Неорганическая химия. Комплексные соединения : учеб. пособие. Кемерово, 2004. 112 с.
11. Yruela I. Copper in Plants: Acquisition, Transport and Interactions // *Funct. Plant Biol.* 2009. Vol. 36. P. 409–430.
12. U.S. Geological Survey. Mineral Commodity Summaries // U.S. Geological Survey. 2011. 198 p.
13. Войчик М., Павликовская-Павлега Б., Тукиендорф А. Физиологические и ультраструктурные ответы растений арабидопсиса на избыток меди и изменение уровня восстановленного глутатиона // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 6. С. 906–916.
14. 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.
15. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Марченко С.И., Иванов В.П. Анализ ростовых процессов *Pinus sylvestris* L. на ранних стадиях онтогенеза в условиях хронического действия цинка // *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*. 2011. № 2. С. 12–18.
16. Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов Вл.В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // *Физиология растений*. 2005. Т. 52, № 6. С. 848–858.

17. Иванова Е.М., Холодова В.П., Кузнецов В.В. Биологические эффекты высоких концентраций солей меди и цинка и характер их взаимодействия в растениях рапса // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 6. С. 864–873.
18. Ahmad M.S.A., Ashraf M., Tabassam Q., Hussain M., Firdous H. Lead (Pb)-induced regulation of growth, photosynthesis, and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) plants at early growth stages // Biol. Trace Elem. Res. 2011. Vol. 144. P. 1229–1239.
19. Лянгузова И.В. Влияние аэротехногенного загрязнения на прорастание семян и рост проростков дикорастущих растений // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 844–852.
20. Cobbett C., Goldsbrough P. Phytochelatin and Metallothioneins: Roles in Heavy Metal Detoxification and Homeostasis // Annu. Rev. Plant Biol. 2002. Vol. 53. P. 159–182.

Поступила в редакцию 13.10.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 1 (21). P. 103–117*

doi: 10.17223/19988591/21/8

Yury V. Ivanov<sup>1</sup>, Yury V. Savochkin<sup>1</sup>, Ekaterina V. Shumeiko<sup>2</sup>, Vladimir V. Kuznetsov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>2</sup>*Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russia*

#### IMPLEMENTATION OF SCOTS PINE'S EARLY ONTOGENETIC STAGE AGAINST COPPER TOXIC EFFECT

*The copper effect (0, 0.32, 1, 2.5, 5, 10, 20, 25, 50  $\mu\text{M}$   $\text{CuSO}_4$ ), which ranks first among metal-ligand complexes (Irving-Williams series), on the sowing qualities of seeds, Scots pine seedlings growth and development on early ontogenetic stage (within six weeks), as well as the content of the main photosynthetic pigments in cotyledons and needles are investigated. The population of data denotes high sensitivity of Scots pine seedlings to copper ions chronic exposure. It was found that Scots pine seeds germination cannot be a reliable assessment criterion of copper toxicity, due to high resistance of seed germination. It was shown that Scots pine seedlings are able to incept and accumulate in aboveground organs copper ions even with such minimal concentration (15.6 nM) in the nutrient solution, which can satisfy a physiological requirement in this metal. A strong correlation was found between copper contents in root system and aboveground organs with  $\text{CuSO}_4$  concentrations, which permit to use Scots pine seedlings as a typical indicator of this metal. The inhibitory effect of copper ions on the Scots pine seedlings growth and development was observed in the entire range of tested concentrations and expressed in a significant reduction of seedlings weight and average dimensions. When exposed to 5  $\mu\text{M}$   $\text{Cu}^{2+}$ , 40% inhibition of the taproot growth was recorded, and at 10  $\mu\text{M}$  – 80%, which can significantly limit the natural regeneration of Scots pine even on moderately copper contaminated soils. It is proved that a significant (10%) reduction in the water content in the seedlings organs can serve a good indicator of their death, despite a lack of visually distinct signs of dehydration. It was shown that the concentration of 20  $\mu\text{M}$   $\text{CuSO}_4$  and higher are lethal for Scots pine seedlings growing in hydroponic culture. Chronic exposure to copper ions is accompanied by the needles chlorosis, but not by seedlings cotyledons, as exemplified by the main photosynthetic pigments content.*

**Key words:** *Pinus sylvestris; heavy metals; sowing qualities of seeds; seedlings; morphometric features; photosynthetic pigment.*

Received October 13, 2012

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/21/9

**М.В. Ефимова<sup>1</sup>, А.В. Мануйлова<sup>1</sup>, М.К. Малофий<sup>1</sup>,  
А.В. Карташов<sup>2</sup>, Вл.В. Кузнецов<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

<sup>2</sup>Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва)

## **ВЛИЯНИЕ БРАССИНОСТЕРОИДОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ЗАЩИТНЫХ РЕАКЦИЙ ПРОРОСТКОВ РАПСА В УСЛОВИЯХ ЗАСОЛЕНИЯ**

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ  
(12-04-31500-мол\_a, 12-04-90019-Бел\_a).

*Изучено протекторное действие эпибрассинолида при хлоридном засолении. Ростовые показатели проростков (длина гипокотилия и корня), содержание фотосинтетических пигментов и пролина в растениях рапса оценивали на 7-е сут от начала прорастания в условиях засоления. Установлено, что хлоридное засоление подавляло рост осевых органов рапса, снижало накопление фотосинтетических пигментов и в 70 раз стимулировало аккумуляцию пролина. Экзогенное применение эпибрассинолида ( $10^{-10}$  и  $10^{-8}$  М) частично снимало негативный эффект засоления и при этом вызывало падение содержания пролина. Это позволило предположить, что стресс-защитный эффект гормона обусловлен не протекторным действием пролина, а его способностью индуцировать альтернативные защитные системы.*

**Ключевые слова:** *Brassica napus L.*; хлоридное засоление; проростки; ростовые показатели; фотосинтетические пигменты; пролин; брассиностероиды; эпибрассинолид.

### **Введение**

Суша Земли составляет  $13,2 \cdot 10^9$  га, среди которых только  $7 \cdot 10^9$  га приходится на пахотные почвы и  $1,5 \cdot 10^9$  га – на целинные [1]. По состоянию на 2005 г. почти третья часть пахотных и целинных земель была засолена [2]. Причины засоления почв различны: начальное засоление материнской породы, наступление морской воды на прибрежные районы, использование соленой воды в аграрном производстве, ограниченный дренаж, низкий уровень осадков и высокая интенсивность испарения [1]. Последствия почвенного засоления проявляются в снижении продуктивности агро- и биоценозов, в падении биоразнообразия и экономических потерях, особенно серьезных для тех стран, экономика которых напрямую зависит от объема сельскохозяйственного производства [3]. Губительное воздействие засоления на растения обусловлено падением водного потенциала почвенного

раствора, что снижает доступность воды для корневой системы, увеличением внутриклеточной концентрации ионов, оказывающих токсический эффект на метаболизм растений, и изменением структуры почвы, что способствует снижению ее водопроницаемости и аэрации [1]. Одним из потенциальных способов защиты растений от хлоридного засоления может быть их обработка фитогормонами, среди которых наибольший интерес представляют брассиностероиды, обладающие рядом преимуществ перед другими гормонами. В научной литературе широко обсуждается способность брассиностероидов регулировать рост и развитие растений в процессе онтогенеза. Известно, что они изменяют активность ферментов, мембранный потенциал, активируют синтез белков и нуклеиновых кислот, регулируют метаболизм аминокислот и жирных кислот, влияют на гормональный статус растительного организма, тем самым стимулируя растяжение и деление клеток [4–9] и, как следствие, усиление роста растения и повышение его продуктивности [10–12]. Среди преимуществ брассиностероидов можно отметить их экологическую безопасность и способность вызывать эффекты в чрезвычайно низких концентрациях, по сравнению с другими гормонами. Механизмы стресс-протекторного действия стероидных фитогормонов остаются в настоящее время практически не исследованными [13].

В данной работе проведен анализ возможной защитной роли брассиностероида эпибрассинолида при хлоридном засолении. Эффект гормона оценивали по его способности снижать негативное влияние высокой концентрации NaCl на прорастание семян, накопление фотосинтетических пигментов, содержание пролина и развитие проростков рапса.

### Материалы и методики исследования

Исследования проводили на проростках рапса *Brassica napus* L. сорта Вестар. Изучали негативный эффект, вызываемый высокой концентрацией NaCl (175 мМ) на морфогенез, и некоторые физиологические показатели проростков на белом свете (плотность потока падающих квантов – 170 мкмоль/м<sup>2</sup>с; фотопериод 16/8 чч, температура воздуха 22±2°C). В качестве контроля использовали 7-суточные проростки, выращенные на дистиллированной воде. Ростовые показатели проростков (длина гипокотилия и корня), содержание фотосинтетических пигментов и пролина анализировали на 7-е сут от начала прорастания семян в условиях засоления.

Для изучения защитного действия брассиностероидов при хлоридном засолении семена рапса проращивали на растворе эпибрассинолида (10<sup>-10</sup> и 10<sup>-8</sup> М). Эпибрассинолид (ЭБЛ) был любезно предоставлен чл.-кор. НАН Беларуси В.А. Хрипачем (лаборатория химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси, Минск), за что авторы выражают ему искреннюю благодарность.

Экстракцию и определение свободного пролина проводили по модифицированному методу Bates et al. [14]. Растительный материал (100–200 мг сырой массы) растирали в жидком азоте, переносили в пробирку Эппендорфа и доводили дистиллированной водой до метки 2 мл. Пробирку помещали в термостат на 30 мин при температуре 99°C. Часть вытяжки (250 мкл) переносили в мерные пробирки, доливали 750 мкл дистиллированной воды, добавляли 1 мл ледяной уксусной кислоты и 1 мл нингидринового реактива и инкубировали в течение 1 ч на кипящей водяной бане. Оптическую плотность измеряли на спектрофотометре (Genesys 20, ThermoElectron, Германия) при длине волны 520 нм. Содержание пролина рассчитывали по формуле  $C = E \cdot k \cdot V / m \cdot 1000$ , где  $C$  – концентрация пролина, мкмоль/г сырой массы;  $E$  – оптическая плотность;  $k$  – коэффициент;  $V$  – объем экстракта, мл;  $m$  – масса навески, г.

Для оценки уровня фотосинтетических пигментов семядоли проростков растирали в 96%-ном этаноле и полученный гомогенат центрифугировали 10 мин при 8 тыс. об./мин (центрифуга MiniSpin, Eppendorf, Германия). Оптическую плотность раствора измеряли на спектрофотометре (Genesys 10, ThermoElectron, Германия). Концентрацию пигментов в спиртовой вытяжке рассчитывали согласно [15].

Длину гипокотилей и корней проростков рапса измеряли под лупой БМ-51-2 (КОМЗ, Казань). Для каждого варианта брали пробы в 2–3 биологических повторностях, каждая из которых содержала по 15 проростков. Эксперименты проводили не менее трех раз. Результаты экспериментов представлены на рисунках в виде средней арифметической со стандартной ошибкой. Для сравнения независимых выборок, подчиняющихся закону нормального распределения, использовали параметрический критерий Стьюдента. Значения  $t$ -критерия находили для 95%-го уровня значимости ( $p < 0,05$ ).

### Результаты исследования и обсуждение

Засоление тормозит рост растений и снижает их продуктивность. Отрицательное воздействие засоления обусловлено низким водным потенциалом почвенного раствора, токсичностью ионов и дисбалансом питательных элементов [16]. Наиболее губительный эффект NaCl оказывает на ранних этапах развития растений.

Из рис. 1 видно, что число проросших семян в присутствии 175 мМ NaCl составило 30% от контрольного варианта. Внешний вид проростков также претерпевал значительные изменения. Засоление значительно подавляло рост зародышевого стебля (гипокотилия) и корня. Наибольшая чувствительность к действию NaCl на белом свете, в отличие от темноты [17, 18], была отмечена для корня, рост которого был подавлен в 5 раз по сравнению с контролем (рис. 2).

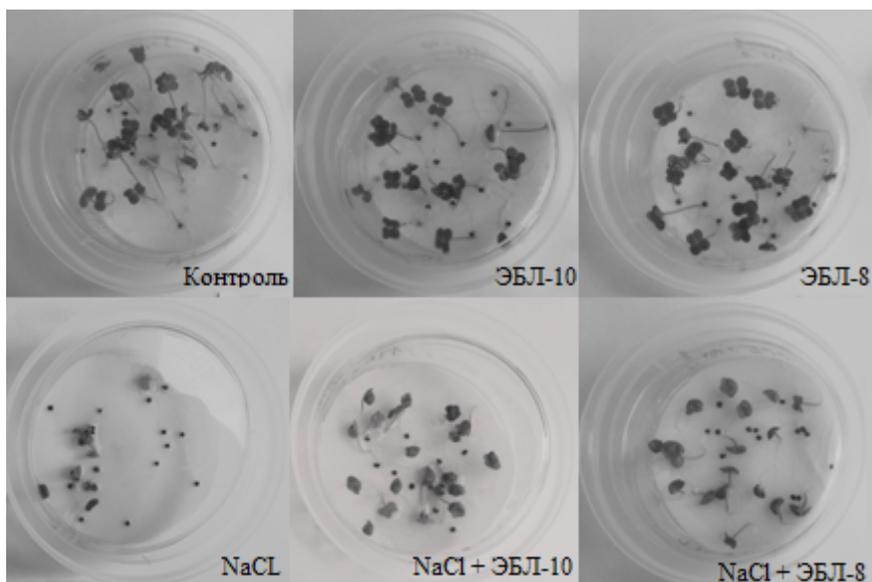


Рис. 1. 7-суточные проростки рапса. Здесь и далее ЭБЛ-10 и ЭБЛ-8 – эпибрассинолид в концентрации  $10^{-10}$  и  $10^{-8}$  М соответственно

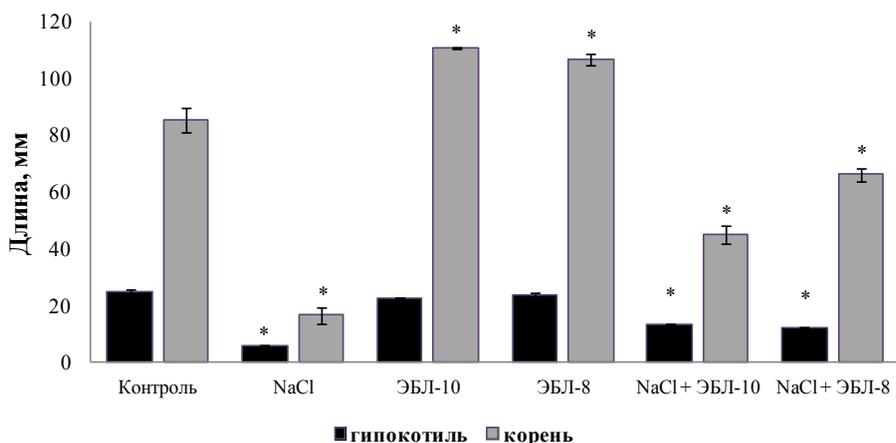


Рис. 2. Влияние экзогенного эпибрассинолида на ростовые показатели проростков рапса при засолении. Звездочкой отмечены статистически значимые отличия от контроля ( $p < 0,05$ )

Экзогенный ЭБЛ ( $10^{-10}$  или  $10^{-8}$  М) значительно снижал негативный эффект засоления на прорастание семян и рост гипокотыля. При этом его длина была в два раза больше длины гипокотыля проростков, выращенных на растворе с NaCl, но в 2 раза меньше длины гипокотылей контрольных проростков (без стрессового воздействия) (рис. 2). Протекторный эффект

гормона для зародышевого корня носил концентрационную зависимость. Наибольшее защитное действие при засолении проявлял ЭБЛ в концентрации  $10^{-8}$  М. В этом случае длина корня была в 4 раза больше по сравнению с длиной корня проростков, подвергнутых действию только 175 мМ NaCl.

Содержание фотосинтетических пигментов при хлоридном засолении снижалось примерно в два раза (рис. 3), а соотношение хлорофиллов ( $a+b$ ) к каротиноидам – в 1,5 раза, несмотря на то что соотношение хлорофиллов к каротиноидам при обработке семян ЭБЛ не изменялось. Причина такой стабильности зависела от действующей концентрации гормона. В то время как низкая концентрация ЭБЛ ( $10^{-10}$  М) не приводила к значительному увеличению уровней хлорофиллов и каротиноидов, высокая его концентрация способствовала повышению содержания хлорофилла  $a$  в 2 раза и других пигментов (хлорофилла  $b$  и каротиноидов) – в 1,5 раза. Отсутствие видимых изменений в уровнях фотосинтетических пигментов при обработке растений ЭБЛ в низкой концентрации не может свидетельствовать о том, что фотосинтетическая активность растений осталась неизменной. На данный момент показано, что в зависимости от действующей концентрации брассиностероиды изменяют интенсивность транскрипции пластидного генома *Arabidopsis*, ячменя и рапса [7, 8, 19]. При засолении выраженный протекторный эффект был показан для высокой концентрации ЭБЛ ( $10^{-8}$  М). Наблюдаемое частичное восстановление уровней фотосинтетических пигментов до контрольного происходило за счет повышения содержания хлорофилла  $a$  и каротиноидов (рис. 4).

Известно, что засоление вызывает водный дефицит у растений. Поддержание оптимального водного статуса и интактной структуры макромолекул при стрессе является одним из необходимых условий выживания растений. На клеточном уровне метаболизм растений изменяется таким образом, чтобы предотвратить негативные последствия повреждающего действия стрессорных факторов. Достигается это путем индукции синтеза макромолекул с новыми свойствами или путем оптимизации внутриклеточной среды функционирования ферментных систем за счет накопления органических совместимых осмолитов с протекторными и/или осморегуляторными свойствами [20]. В основе формирования этих механизмов адаптации лежит дифференциальная экспрессия генов, зависящая от интенсивности и продолжительности действия стрессоров, а также от онтогенетического состояния растений [21]. При адаптации растений к водному дефициту ключевая роль принадлежит совместимым низкомолекулярным органическим осмолитам – аминокислотам, сахарам, сахаро-спиртам и бетаинам [22–25]. Аминокислота пролин является универсальным совместимым осмолитом высших растений. Свободный пролин при стрессе обладает полифункциональным биологическим эффектом, который проявляется в осморегуляторной, антиоксидантной и энергетической функциях; помимо этого, пролин выступает в качестве химического шаперона [21].

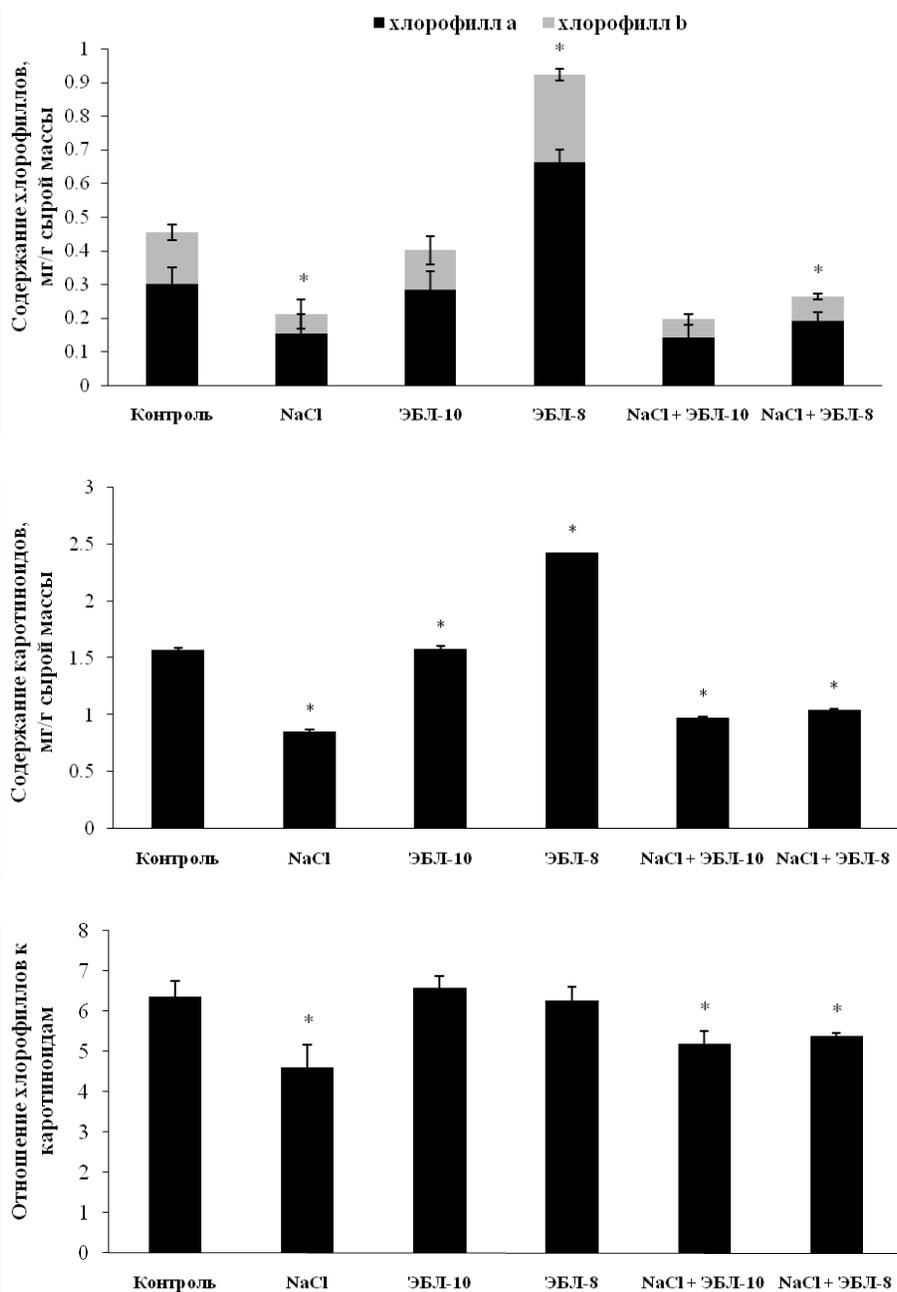


Рис. 3. Влияние экзогенного эпибрасинолида на уровень фотосинтетических пигментов при засолении

На рис. 4 показано, что на хлоридное засоление проростки рапса отвечали 70-кратным увеличением содержания пролина. Экзогенный эпибрассинолид в 7–10 раз снижал NaCl-индуцированную аккумуляцию пролина; при этом наибольший эффект достигался при высокой концентрации гормона (рис. 4).

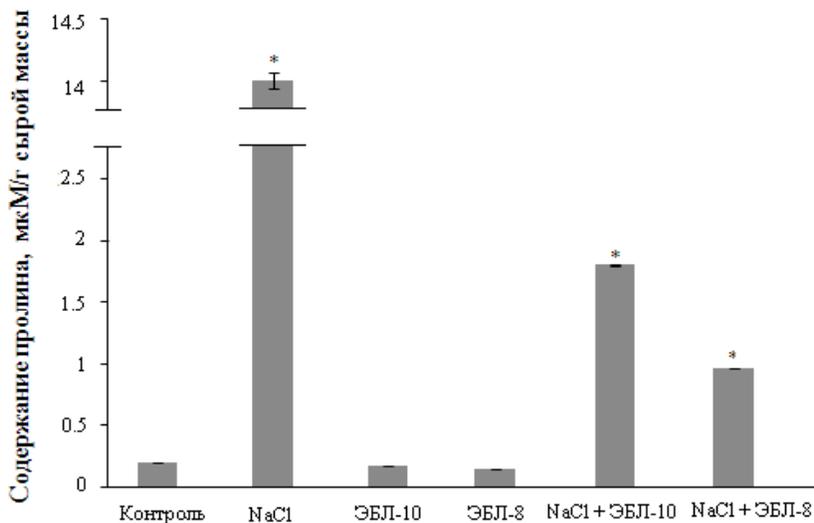


Рис. 4. Влияние экзогенного эпибрассинолида на содержание пролина при засолении

При формировании защитных механизмов на фоне хлоридного засоления важным является не только быстрое обеспечение растения высокими концентрациями совместимых осмолитов, но и сохранение энергетических ресурсов за счет блокирования отдельных метаболических путей и формирования альтернативных защитных систем, направленных на выживание организма в условиях стресса. В нашем случае ЭБЛ повышал солеустойчивость проростков рапса и одновременно снижал уровень пролина при засолении. Отсюда следует, что защитный эффект гормона не мог быть опосредован протекторным эффектом пролина. Весьма вероятно, что при засолении ЭБЛ индуцировал синтез антиоксидантных ферментов, которые в данном случае оказались эффективнее пролина как антиоксиданта, что и проявилось в снижении интенсивности его аккумуляции. Более того, в настоящее время установлено, что характер отношений между активностью антиоксидантных ферментов и уровнем низкомолекулярных антиоксидантов (например, пролина) при стрессе является реципрокным [25].

Другая возможная причина защитного эффекта ЭБЛ в условиях засоления может заключаться в гормон-зависимом изменении кальциевого го-

меостаза. Известно, что в основе устойчивости растений к хлоридному засолению лежит не только осмоустойчивость, но и способность растения исключать  $\text{Na}^+$  или проявлять резистентность тканей к  $\text{Na}^+$  [26]. Центральным процессом в этих механизмах является транспорт воды и ионов  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  и  $\text{Cl}^-$ . Транспорт ионов натрия зависит от концентрации кальция внутри и вне клетки [27]. С другой стороны, натрий снижает поступление и усиливает выход кальция через мембраны, что приводит к истощению запасов этого элемента в клетке [28].

Кроме того, есть данные, согласно которым снижение внутриклеточной концентрации кальция при хлоридном засолении увеличивает уровень пролина за счет снижения активности пролин оксидазы и повышения  $\gamma$ -глутамилкиназной активности в семядолях и зародышевой оси проростков арахиса [29]. Возможно, снижение токсического эффекта хлоридного засоления на растения brassinостероидами может быть связано с привлечением ионов кальция в цитоплазму клеток не только из внутриклеточных пулов, как это делают ауксины и гиббереллины, но и из апопласта [30]. Тем более экспериментально установлено, что введение ионов кальция в питательную среду или обработка растворами солей кальция засоленных территорий сопровождаются повышением солеустойчивости растений.

### Заключение

Исследование влияния хлоридного засоления на развитие проростков рапса показало, что наряду с подавлением роста осевых органов солевой стресс снижает уровень фотосинтетических пигментов и повышает содержание пролина. Выявлена высокая солезашитная активность эпибрассинолида на прорастание семян, рост проростков, накопление фотосинтетических пигментов. Обсуждаются возможные механизмы стресс-протекторного действия эпибрассинолида при засолении.

### Литература

1. *Shahid S.A., Rahman K.* Soil salinity development, classification, assessment, and management in irrigated agriculture // Handbook of plant and crop stress. 3<sup>rd</sup> edition / ed. by M. Pessarakli. CRC Press Taylor & Francis Group, 2011. P. 23–38. 1194 p.
2. *FAO.* Global network on integrated soil management for sustainable use of salt-affected soils. Rome, Italy : FAO Land and Plant Nutrition Management Service. 2005. URL: [www.fao.org/ag/agl/agll/spush](http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush).
3. *Kuznetsov V.I., Shevyakova N.I.* Polyamines and Plant Adaptation to Saline Environments // Desert Plants. 2010. Heidelberg ; Dordrecht ; London ; New York : Springer-Verlag. P. 261–298.
4. *Chory J., Nagpal P., Peto C.A.* Phenotypic and genetic analysis of *det2*, a new mutant that affects light-regulated seedling development in *Arabidopsis* // Plant Cell. 1991. Vol. 3. P. 45–459.

5. Карначук Р.А., Головацкая И.Ф., Ефимова М.В., Хрипач В.А. Действие эпибрасинолида на морфогенез и соотношение гормонов у проростков *Arabidopsis* на зеленом свете // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 4. С. 591–595.
6. Ефимова М.В. Физиологическая роль brassinosterоидов в развитии проростков *Arabidopsis thaliana* L. (Heunh) на селективном свете // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 4(12). С. 105–116.
7. Ефимова М.В., Кузнецов В.В., Кравцов А.К. и др. Особенности экспрессии пластидного генома и развития растений *Arabidopsis thaliana* с нарушенным синтезом brassinosterоидов // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 1. С. 32–39.
8. Ефимова М.В., Кузнецов В.В., Кравцов А.К. и др. Brassinosterоиды регулируют транскрипцию пластидных генов у растений // Доклады РАН. 2012. Т. 445, № 6. С. 693–697.
9. Kudryakova N.V., Efimova M.V., Danilova M.N. et al. Exogenous brassinosterоидs activate the expression of the genes of cytokinin signaling pathway in transgenic *Arabidopsis thaliana*. Plant Growth Regulation. 2013. DOI 10.1007/s10725-012-9778-z.
10. Хрипач В.А., Жабинский В.А., Лахвич Ф.А. Перспективы практического применения brassinosterоидов – нового класса фитогормонов // Сельскохозяйственная биология. 1995. № 1. С. 3–11.
11. Khripach V.A., Zhabinskii V.N., de Groot A.E. Brassinosterоидs – a new class of plant hormones. San Diego : Academic Press, 1999. 456 p.
12. Khripach V.A., Zhabinskii V.N., Karnachuk R.A. Chemical probes in biology / Science at the interface of brassinosterоидs: a new role of sterоидs as biosignaling molecules. 2004. M.P. Schneider. Ed. Netherlands : Kluwer Academic Publishers. Vol. 129. P. 153–167.
13. Gomes M.M.A. Physiological effects related to brassinosterоид application in plants / Brassinosterоидs: A Class of Plant Hormone. 2011. S. Hayat, A. Ahmad. Eds. Springer Science +Business Media B.V. P. 193–242.
14. Bates, L.S., Waldran, R.P., Teare, I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39. P. 205–208.
15. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. № 148. P. 350–382.
16. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance / Annu. Rev. Plant Biol. 2008. Vol. 59. P. 651–681.
17. Хасан Д., Ковтун И.С., Ефимова М.В. Влияние хлоридного засоления на прорастание семян и рост проростков *Brassica napus* L. // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 4 (16). С. 108–113.
18. Ефимова М.В., Хасан Ж., Холодова В.П., Кузнецов В.В. Влияние brassinosterоидов на прорастание семян и рост рапса на начальных этапах онтогенеза при хлоридном засолении // Вестник РУДН. Сер. Агротомия и животноводство. 2012. № 3. С. 12–20.
19. Efimova M.V., Hasan J., Kholodova V.P. et al. Effect of epibrassinolide on plastid genome transcription of rape plants under long-term salinity // Abstract of XVIII Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology. Germany, Freiburg, 29 July–3 August. 2012. P. 318–319.
20. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М. : Мир, 1977. 384 с.
21. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 2. С. 321–336.
22. Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В., Карташов А.В. и др. Изучение индуцибельных и конститутивных механизмов устойчивости к солевому стрессу у гравилата городского // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 5. С. 692–698.
23. Стеценко Л.А., Шевякова Н.И., Ракитин В.Ю., Кузнецов В.В. Пролин защищает растения *Atropa belladonna* от токсического действия солей никеля // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 2. С. 275–282.

24. Kuznetsov V.V., Shevyakova N.I. Stress responses of tobacco cells to high temperature and salinity. Proline accumulation and phosphorylation of polypeptides // *Physiologia Plantarum*. 2006. Vol. 100 (2). P. 320–326.
25. Кузнецов Вл.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И. Полиамины и стресс: биологическая роль, метаболизм и регуляция // *Физиология растений*. 2006. Т. 53, № 5. С. 658–683.
26. Plett D.C., Møller I.S. Na<sup>+</sup> transport in glycophytic plants: what we know and would like to know // *Plant, Cell and Environment*. 2010. Vol. 33. P. 612–626.
27. Demidchik V., Maathuis F.J.M. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signaling and development // *New Phytologist*. 2007. Vol. 175. P. 387–404.
28. Rengel Z. The role of calcium in salt toxicity // *Plant Cell Environ.* 1992. Vol. 15. P. 625–632.
29. Heuer B. Role of proline in plant response to drought and salinity // *Handbook of plant and crop stress*. 3<sup>rd</sup> edition. CRC Press Taylor & Francis Group, 2011. P. 223–239.
30. Дубовская Л.В. Метаболизм циклического гуанозин-3',5'-монофосфата в растительной клетке. Связь с процессами внутриклеточной сигнализации : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2004. 21 с.

Поступила в редакцию 23.11.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology*. 2013. № 1 (21). P. 118–128

doi: 10.17223/19988591/21/9

Marina V. Efimova<sup>1</sup>, Arina V. Manuylova<sup>1</sup>, Marina K. Malofiy<sup>1</sup>,  
Alexandr V. Kartashov<sup>2</sup>, Vladimir V. Kuznetsov<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

<sup>2</sup>*Timirjazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

#### INFLUENCE OF BRASSINOSTEROIDS ON FORMING PROTECTIVE REACTIONS IN RAPE SEEDLINGS UNDER SALINITY

*At present time about one third of all land is affected by salinity. Plants in such conditions have serious physiological disorders. Researchers are looking for ways to prevent the negative effects of salinity on plants. Basic value for understanding the strategy of the survival of plants in extreme conditions has solutions to this problem. Using a hormone showed a decrease in the negative influence of salinity. In our research there was used a plant steroid hormone, distinguished by its physiological activity – epibrassinolide.*

*In the experiment there was studied a negative effect produced by a high concentration of NaCl (175 mM) on the germination of seeds, the accumulation of photosynthetic pigments, the content of proline and the development of rape seedlings under white light. The protective effect of brassinosteroids ( $10^{-10}$  and  $10^{-8}$  M) was studied. Growth rates of seedlings (the length of the hypocotyl and root), the content of photosynthetic pigments and proline were analyzed for seven days after the beginning of germination under saline conditions.*

*Salinization restricts the growth of plants and reduces their productivity. The most sensitive to the action of chloride salinity under white light was the growth of the root, which was suppressed by 5 times compared with the control. The content of photosynthetic pigments in chloride salinity is reduced by about half. Chloride salinity on rape seedlings responded by a 70-fold increase in proline content.*

*The protective effect of epibrassinolide which, regardless of the analyzed concentration, reduced the negative action of salinization on germination of seeds and growth of the hypocotyl was established. For embryonic roots in saline conditions there appeared the greatest protective effect of EBL in concentration  $10^{-8}$  M. When using a high concentration of EBL, a partial restoration of level photosynthetic pigments to the control was shown. Accumulation of proline was decreased by 10 times when using a high concentration of the hormone. This suggests that stress-protective effect of the hormone is due not to a protective effect of proline but its ability to induce alternative protection systems.*

**Key words:** *Brassica napus L.; chloride salinization; seedlings; growth parameters; photosynthetic pigments; proline; brassinosteroids; epibrassinolide.*

*Received November 23, 2012*

## ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

УДК 612.821.2

doi: 10.17223/19988591/21/10

**Е.П. Крутенкова, Е.А. Есипенко, М.К. Рязанова, М.Ю. Ходанович**

*Научно-исследовательский институт биологии и биофизики  
Томского государственного университета (г. Томск)*

### ВЛИЯНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНЫХ ИЗОБРАЖЕНИЙ НА РЕШЕНИЕ КОГНИТИВНЫХ ЗАДАЧ

Работа выполнена при финансовой поддержке РГНФ (проект № 11-36-00372а2),  
ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России  
на 2009–2013 гг.» (ГК № 14.740.11.0183), госзадание № 01201261196.

*Изучено влияние эмоций на когнитивную деятельность с помощью метода связанных с событиями потенциалов (ССП) мозга. В ходе эксперимента эмоциональные стимулы предъявлялись одновременно с когнитивными заданиями, что создавало ситуацию интерференции двух информационных потоков. Установлено, что эффективность решения мыслительных задач зависит от знака эмоционального воздействия, в отличие от мнестических задач. Обнаружено, что влияние эмоциональных изображений на СПП зависит как от знака эмоционального воздействия, так и от типа выполняемого когнитивного задания. Эмоционально положительные изображения увеличивают амплитуду Р400–800 при решении задач на память и уменьшают при решении мыслительных задач. Отрицательно эмоциональные изображения при решении задач на память увеличивают амплитуду позднего негативного компонента N400–700. При решении мыслительных задач аналогичное действие на компонент N400–600 оказывают изображения противоположного знака.*

**Ключевые слова:** *связанные с событиями потенциалы; эмоции; когнитивные процессы; память; мышление.*

#### Введение

Практическая значимость исследования эмоциональной модуляции когнитивных процессов имеет несколько аспектов. Во-первых, увеличение объема информации, которой должен владеть современный человек, приводит к необходимости поиска путей оптимизации ее обработки. Одним из путей решения данной проблемы может стать включение в учебный процесс не только когнитивной сферы, но и эмоциональной. Во-вторых, темп современной жизни вынуждает человека одновременно решать несколько проблем, реагировать на два и более информационных потока. Например, при поездке в общественном транспорте человек читает или слушает музыку и одновременно вынужден контролировать окружающую обстановку. Дру-

гой ситуацией интерферирующих информационных потоков является среда Интернета, где поиск информации сопровождается появлением рекламных окон, ссылками на не относящиеся к цели запроса сайты и т.д. В-третьих, исследования взаимосвязи и взаимовлияния когнитивной и эмоциональной сферы актуально с позиций нейроэкономики, изучающей нейрофизиологические основы принятия решения, согласно которой любое решение осуществляется при непосредственном участии как эмоциональных, так и когнитивных систем мозга [1].

Фундаментальное значение данного исследования обусловлено противоречивостью литературных данных: с одной стороны, взаимосвязь эмоций и когнитивных процессов твердо установлена, с другой – данные относительно степени и направления этого влияния неоднозначны. Известны и случаи, когда материал, вызывающий сильные эмоции, запоминается лучше, и когда эмоциональная окраска оказывала прямо противоположный эффект [2, 3]. Есть данные, подтверждающие не только функциональную связь между эмоциональными и когнитивными процессами, но и нейроанатомическую. Например, как передняя поясная извилина [4] и префронтальная кора [5, 6] участвуют и в когнитивных, и в эмоциональных процессах.

Одним из методов исследования эмоциональных реакций и связанных с ними изменений объективных физиологических показателей является электроэнцефалография. Известно, что эмоциональная модуляция когнитивных процессов отражается в изменении кросскорреляционной функции [7], показателей когерентности и мощности ЭЭГ [8] и др.

Отдельно следует выделить метод связанных с событиями потенциалов мозга. Данный метод широко применяется при исследовании когнитивных процессов [9–13], эмоциональных реакций [14–18], а также их взаимовлияния [19]. Согласно концепции информационного синтеза А.М. Иваницкого, ранние компоненты ССП связаны с восприятием физических характеристик стимула и первичными проекционными зонами, поздние – с оценкой значимости стимула и ассоциативными зонами коры [20, 21]. Применимость метода ССП для исследования эмоциональных реакций была подтверждена в экспериментальных исследованиях [2, 12–17 и др.], в том числе и для оценки эмоционального воздействия на когнитивную деятельность [19].

В рамках данной работы были изучены влияние эмоциональных стимулов на ССП-корреляты и эффективность различной когнитивной деятельности. Используемая экспериментальная методика моделирует ситуацию анализа двух информационных потоков: решения когнитивной задачи в условиях одновременного воздействия эмоционального стимула и позволяет оценить изменение двух различных когнитивных процессов в этих условиях.

### **Материалы и методики исследования**

*Объект исследования.* В исследовании участвовали практически здоровые испытуемые, студенты томских вузов в возрасте от 18 до 25 лет. Объем

выборки для оценки эффективности решения когнитивных задач в условиях различного эмоционального воздействия составил 58 испытуемых (30 женщин и 28 мужчин), анализ ССП-коррелят осуществлялся на меньшей выборке, включающей 33 человека (16 мужчин, 17 женщин). Перед началом опыта проводилась оценка самочувствия испытуемого, включающая опрос о состоянии на данный момент времени, измерение показателей артериального давления и частоты сердечных сокращений. После наложения электродов до начала регистрации ЭЭГ участникам эксперимента демонстрировали эмоционально нейтральный фильм (картины природы) с целью стабилизировать эмоциональное состояние испытуемых.

*Описание процедуры экспериментов.* Исследование включало в себя регистрацию электроэнцефалограммы в двух режимах:

- решение задач на память при воздействии эмоциональных изображений (мнестические задания);
- решение мыслительных задач при воздействии эмоциональных изображений (мыслительные задания).

В начале и конце экспериментов с регистрацией электрофизиологических показателей оценивали функциональное состояние испытуемых (тест М. Люшера) с помощью аппаратно-программного комплекса «НС-ПсихоТест» (ООО «Нейрософт», Россия, Иваново, 2007 г.) и записывали фоновую активность при закрытых и открытых глазах.

Когнитивные задания предъявлялись на экране монитора, одновременно с эмоциональными стимулами. Испытуемый должен был решать мыслительные или мнестические задачи вне зависимости от предъявляемого эмоционального воздействия. Количество заданий для каждого режима – 90. Для исследования процессов памяти использовалась задача на извлечение информации из долговременной памяти. Испытуемый должен был дать ответ на простой вопрос из школьной программы, например: «Столица Франции?». Списки вопросов предъявлялись испытуемым минимум за день до эксперимента с инструкцией «освежить в памяти».

Для исследования мыслительных процессов также использовалась вербальная задача «подбор омонимов». Поскольку в данном случае (в отличие от задач на память, где предъявлялись известные вопросы) нельзя было исключить фактор субъективной сложности, все используемые стимулы были отобраны в ходе предварительного тестирования и распределялись по режимам таким образом, чтобы в среднем сложность заданий для всех режимов была одинаковой. В ходе эксперимента испытуемый должен был выполнить когнитивное задание, и после того, как ответ был найден, нажать на клавишу «пробел» и произнести ответ вслух. Если человек не знал ответа, то после нажатия следовал ответ «не знаю».

Одновременно с когнитивным заданием участникам эксперимента предъявлялись эмоциональные стимулы в случайном порядке: 30 положительно окрашенных, 30 отрицательно окрашенных изображений и 30 нейтральных

(контрольных). Отбор эмоциональных стимулов проводился в ходе предварительного тестирования отдельной группы испытуемых, которые должны были определить, вызывает ли картинка эмоциональную реакцию, ее знак и оценить степень эмоциональности по трехбалльной шкале. Выбор стимулов, вызывающих максимальный отклик, проводился с помощью кластерного анализа (метод К-средних), далее выбранные группы сравнивались с помощью теста Вилкоксона – Манна – Уитни, чтобы убедиться в том, что выбранные стимулы отличаются только по знаку эмоции, но не по силе вызываемой реакции. В эксперименте использовались изображения кожных повреждений, катастроф (отрицательные), а также изображения привлекательной еды (фрукты, торты) и животных (положительные).

Для того чтобы динамический стереотип «чтение задания» – «поиск решения» – «нажатие» – «ответ» был сформирован, перед началом основного эксперимента испытуемому предъявлялось по 10 тренировочных заданий каждого типа без эмоционального воздействия.

Для предъявления когнитивного задания использовался шрифт Arial; объект WordArt для эмоциональных слов – квадрат со стороной 7 см. Цвет экрана монитора – черный, шрифта – белый, цвет объекта WordArt – светлосерый. Стимулы предъявлялись с помощью специализированной программы, которая была синхронизирована с энцефалографом путем программной эмуляции нажатия клавиш манипулятора энцефалографа.

*Методы регистрации ЭЭГ.* В ходе экспериментов ЭЭГ регистрировалась монополярно от 19 отведений (Cz, Fz, Pz, F3, F4, Fp1, Fp2, F7, F8, C3, C4, P3, P4, T3, T4, T5, T6, O1, O2) по международной системе Г. Джаспера «10–20%». Земляной электрод устанавливался на лоб, объединенный референтный электрод – на мастоиды.

Запись ЭЭГ производилась на энцефалографе-анализаторе ЭЭГА 21/26 «Энцефалан 131 – 03», модификация 10 (НКПФ «Медиком МТД», Россия). Частота дискретизации составляла 250 Гц, полоса пропускания – 1,5–70 Гц, режекторный фильтр – 50 Гц.

*Методы обработки данных.* Выделение связанных с событиями потенциалов мозга (ССП) проводилось в программе «ERP» (свидетельство № 15455 от 15.03.2010). В обработку включались участки, свободные от глазодвигательных и мышечных артефактов. Эпоха анализа – 1 000 мс, включая фоновый участок 200 мс, по которому проводилась коррекция базовой линии.

Файл результатов, содержащий численные значения амплитуды ССП, экспортировался в программу «Statistica 6.0», в которой объединялись данные по всем испытуемым для одного типа стимула в единую матрицу для дальнейшей обработки. После этой процедуры проводили анализ выбросов с помощью визуального анализа графиков ССП, построенных с помощью инструментов программы «StatSoft STATISTICA 6.0» «Line Plot:Block Rows», по результатам которого были исключены из анализа 4 человека, так как амплитуда ССП превышала амплитуду 30 мкВ. Один испытуемый был

также исключен из анализа на этапе удаления глазодвигательных артефактов (количество участков для усреднения менее 10).

После исключения выбросов проводили поточечное сравнение ССП для следующих пар стимулов: «нейтральный-положительный», «нейтральный – отрицательный». Анализ значимых отличий с помощью статистического анализа сочетали с визуальным анализом усредненных по всем испытуемым графиков. Результатом данного анализа стал выбор участков ССП для поиска компонентов (максимальных амплитуд потенциала) определенной полярности. Для поиска позитивных компонентов были выбраны участки 80–200 и 400–800 мс от начала стимула; для поиска негативных компонентов был выбран единственный участок 400–600 мс от начала стимула.

Аналогичные процедуры были проделаны для режима решения задач на память при воздействии эмоциональных изображений разного знака. По результатам анализа выбросов из анализа были исключены 6 испытуемых. Выбранные участки для поиска компонентов: 200–400 и 400–700 мс от начала стимула для негативных компонентов и участок с латентностью 400–800 мс для позитивных компонентов. В случае компонентов отрицательной полярности первоначальный участок для выделения компонентов был более широким – 200–700 мс от начала стимула, но анализ гистограмм латентных периодов выявил биполярное или близкое к нему распределение, в результате чего участок поиска компонентов был уточнен.

Следующим этапом обработки было вычисление разностных матриц для выделения компонентов. Разностная матрица представляла собой разность между матрицей ССП на эмоциональный стимул и нейтральный для одинакового когнитивного стимула, что позволяло устранить влияние компонентов, связанных с типом решаемой задачи, и сравнить эмоциональное воздействие разного знака.

После того как индивидуальные значения амплитуд компонентов были выделены как максимальное отрицательное (для негативных компонентов) или положительное (для позитивных компонентов) значение на выбранных временных промежутках, проводился дисперсионный анализ (модель повторных измерений) для каждого компонента. Анализировали влияние следующих факторов на амплитуду каждого компонента ССП: знак эмоции (положительная, отрицательная), локализация. Задачи на память и мышление анализировали отдельно, так как различные участки выделения компонентов не позволяли провести статистическое сравнение между режимами, за исключением позитивного компонента Р400–800, выделенного для обоих когнитивных процессов. Статистически значимыми считались результаты при  $p \leq 0,05$  с учетом поправки Гринхауса – Гейсера (Greenhouse – Geisser).

Для того чтобы оценить влияние эмоций на эффективность решения когнитивных задач, вычисляли долю правильных ответов от их общего количества при воздействии вербальных и невербальных стимулов трех типов: эмоционально нейтральных, положительных и отрицательных.

Поскольку были получены разные доли правильных ответов при решении мыслительных и мнестических задач в силу их различной субъективной сложности, сравнение долей правильных ответов при эмоциональном воздействии является некорректным. Поэтому был введен показатель изменения количества правильных ответов (ИКПО) при эмоциональном воздействии:

$$\text{ИКПО} = \text{КПО}^{\text{эм}} / \text{КПО}^0,$$

где  $\text{КПО}^{\text{эм}}$  – количество правильных ответов при воздействии эмоций того или иного знака;  $\text{КПО}^0$  – количество правильных ответов при воздействии нейтрального изображения.

Данный показатель позволяет оценить влияние эмоций на память и мышление, несмотря на то что количество правильных ответов на мыслительные задачи ниже, чем на задачи, связанные с извлечением информации из долговременной памяти, вне зависимости от наличия или отсутствия эмоционального воздействия.

Все результаты, представленные на графиках, приведены в виде средних арифметических значений с доверительными интервалами.

### Результаты исследования и обсуждение

С эмоциями связывают раннюю негативность EPN (early posterior negativity) – компонент, который проявляется билатерально в височно-затылочных областях с латентным периодом около 200 мс. EPN регистрируется вне зависимости от знака эмоции и связывается с переключением внимания на эмоциональный стимул, связанный с его внутренней мотивационной значимостью [22].

Более поздними компонентами, устойчиво регистрируемыми в экспериментах с эмоциональными изображениями, являются поздний позитивный потенциал (LPP – late positive potential) и P300 [23]. Возникновение компонента P300, традиционно связанного с когнитивными процессами [24], при восприятии эмоциональных стимулов объясняют автоматическим привлечением внимания к стимулу, который является биологически значимым, а значит, и по определению целевым. Считается, что P300 отражает активацию мотивационных систем мозга, которая облегчает дальнейшую обработку информации [17, 23].

LPP – один из устойчиво связанных с обработкой эмоциональных стимулов и надежных маркеров эмоционального воздействия показатель, который не зависит от размеров и других физических характеристик стимула, не исчезает при повторном предъявлении эмоциональных стимулов [19, 23, 25, 26]. Кроме того, многие авторы считают, что LPP, так же как и EPN, не зависит от знака эмоции [23, 25, 26], однако в некоторых исследованиях такая зависимость выявлена [19]. Фактором, значимо влияющим на амплитуду данного компонента, является интенсивность вызываемых эмоций [27]. LPP,

по данным различных авторов, регистрируется от 300 мс до 1 с. Поскольку латентность LPP сходна с P300, возникает вопрос о правомерности и целесообразности выделения данного компонента. «За» говорят следующие соображения: во-первых, LPP – несколько более позднее изменение потенциала, во-вторых, более длительное. Есть мнение, что LPP является результатом корковых проекций миндалины [23].

В целом, считают, что поздние позитивные потенциалы отражают активацию мотивационных систем мозга. При этом P300 – кратковременную фазическую, а LPP – более длительную тоническую [23].

*Влияние эмоциональных изображений на эффективность когнитивной деятельности.* Изменение количества правильных ответов (ИКПО) при воздействии эмоциональных стимулов разного типа и знака показано на рис. 1.

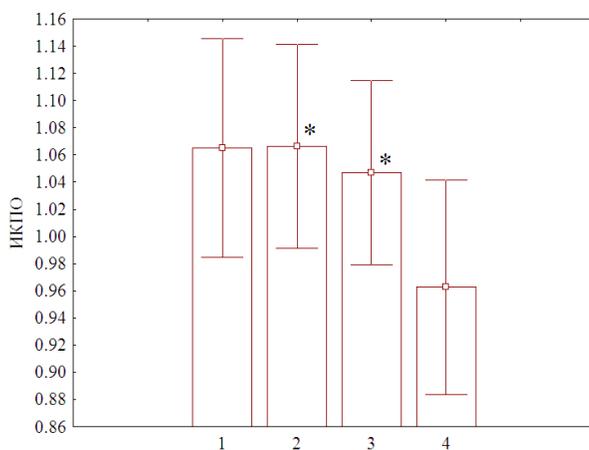


Рис. 1. Изменение эффективности решения когнитивных задач при различном эмоциональном воздействии. Звездочкой показаны значимые отличия показателей ИКПО по сравнению с решением мыслительных задач в условиях отрицательного эмоционального воздействия. Цифрами показаны следующие сочетания «когнитивное задание – эмоциональное воздействие»: 1 – память, положительные эмоции; 2 – память, отрицательные эмоции; 3 – мышление, положительные эмоции; 4 – мышление, отрицательные эмоции

ИКПО при решении мыслительных задач в условиях эмоционально отрицательного воздействия ниже по сравнению с воздействием положительных эмоций, а также по сравнению с ИКПО при решении задач на память в аналогичных условиях ( $p \leq 0,05$ ) (рис. 1). Значения ИКПО при решении мыслительных задач в условиях эмоционально отрицательного воздействия меньше единицы, что свидетельствует о снижении эффективности решения таких задач. Во всех остальных вариантах сочетания «когнитивное задание» – «эмоциональное воздействие» ИКПО больше единицы, т.е. воздействие эмоциональных изображений любого знака повышает эффективность

мнестической деятельности, а эмоционально положительные изображения – мыслительной деятельности.

По литературным данным [18, 28–30], при исследовании влияния знака и интенсивности эмоций было показано, что положительные и отрицательные эмоциональные изображения могут оказывать различный эффект на физиологические показатели в зависимости от интенсивности эмоционального воздействия. «Низкоактивирующие» эмоциональные стимулы любого знака, а также положительно окрашенные стимулы высокой интенсивности вызывают снижение физиологических коррелятов оборонительного рефлекса (startle reflex), отрицательные стимулы высокой интенсивности – повышение [18, 28]. Однако в данном исследовании на этапе разработки экспериментальной методики эмоциональные стимулы были выбраны таким образом, чтобы группы изображений не отличались между собой по силе вызываемых эмоций [29, 30].

Полученный результат может быть интерпретирован следующим образом. По данным [19], отрицательные эмоции по сравнению с положительными сильнее привлекают и удерживают внимание (это явление получило название негативного сдвига – negative bias). Из двух исследуемых процессов мыслительный является более сложным, поэтому в нашем эксперименте сочетание эмоционально отрицательного стимула, сильнее привлекающего внимание, со сложной когнитивной деятельностью привело к ухудшению ее эффективности.

Несмотря на то что влияние эмоционально отрицательных изображений значимо отличается от других исследуемых видов эмоционального воздействия на поведенческом уровне, только на основании анализа эффективности решения задач нельзя сделать вывод об однозначной связи эффекта эмоциональных стимулов определенного знака и типа со специфической когнитивной задачей, так как в силу различной субъективной сложности исследуемых задач сильно варьировало время реакции испытуемого, а следовательно, и время воздействия эмоциональных стимулов.

Одним из возможных способов оценки фактора «время воздействия» являлся метод связанных с событиями потенциалов мозга (ССП), который позволяет исследовать динамику нервного процесса. Поэтому, если отличия будут найдены уже на начальных стадиях обработки сигнала, где различий по времени воздействия еще нет, то обнаруженный эффект эмоционального воздействия можно будет с большей вероятностью связывать именно со специфичностью эмоционального влияния на различные когнитивные процессы.

*Влияние эмоциональных изображений на амплитуду компонентов ССП.* При решении задач на память выделяли компоненты N200–400, N400–700 и P400–800; при решении мыслительных задач – P80–200, N200–600 и P400–800.

Главный эффект фактора «знак эмоции» был установлен для раннего *негативного* компонента N200–400 при решении задач на память. Эта не-

гativity более выражена при воздействии эмоционально отрицательных изображений (рис. 2).

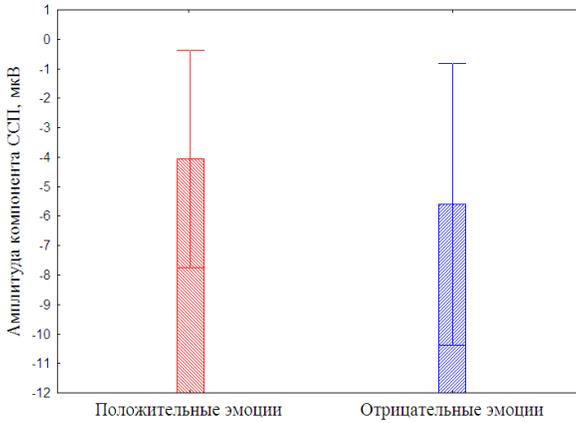


Рис. 2. Амплитуда компонента N200–400 при решении задач на память при воздействии эмоциональных изображений разного знака

Влияние эмоций на амплитуду компонента N200–400 зависит от локализации, что проявилось в значимом взаимодействии данных факторов. Последующий более детальный анализ с помощью критерия парных сравнений Вилкоксона показал, что в трех отведениях F7, T4 и C4 разница в амплитуде статистически значима (рис. 3) ( $p \leq 0,05$ ).

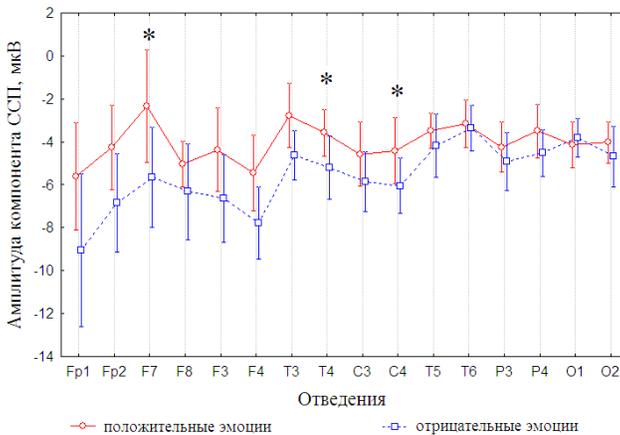


Рис. 3. Большая амплитуда компонента N200–400 при выполнении задач на память в условиях воздействия эмоционально отрицательных стимулов по сравнению с положительными. Примечание: здесь и далее звездочкой обозначены статистически значимые результаты при  $p \leq 0,05$

Аналогичная картина взаимодействия факторов «знак эмоции» и «локализация» наблюдается и для негативного компонента большей латентности N400–700 – большая негативность также зафиксирована при воздействии отрицательно эмоциональных изображений по сравнению с положительными. Единственное отведение, где отличия были значимыми, – левое фронтальное (F7) (рис. 4, А).

Интересно, что при решении мыслительных задач амплитуда негативного компонента схожей латентности N400–600, где также имело место значимое взаимодействие факторов «знак эмоции» и «отведение», напротив, выше при воздействии положительно эмоциональных изображений. Отличия статистически значимы для левых фронтальных отведений Fp1 и F3 (рис. 4, Б).

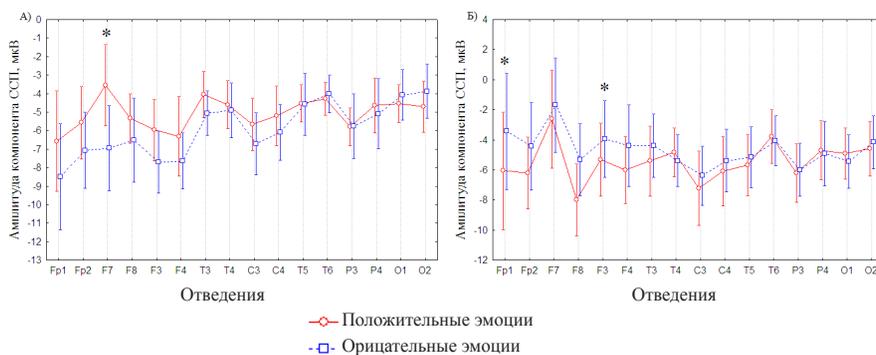


Рис. 4. Противоположное влияние эмоциональных изображений разного знака на амплитуду позднего негативного компонента: А – при решении мнестических; Б – при решении мыслительных задач (Для мыслительных задач был выделен компонент N400–600, для мнестических – N400–700.)

Дисперсионный анализ выявил главный эффект фактора «знак эмоции» на амплитуду позднего позитивного компонента P400–800 при решении когнитивных задач, а также взаимодействия факторов «тип задачи» и «знак эмоции». То есть влияние знака эмоции на амплитуду P400–800 зависит от того, какую когнитивную задачу решает в это время человек. При решении мыслительных задач амплитуда выше при воздействии отрицательных эмоциональных стимулов, при решении задач на память – положительных (рис. 5).

Кроме того, обнаружен главный эффект фактора «задача», связанный с тем, что амплитуда ССП выше при решении мыслительных задач по сравнению с задачами на память вне зависимости от знака. Различия обусловлены, по-видимому, большей сложностью мыслительных задач по сравнению с мнестическими.

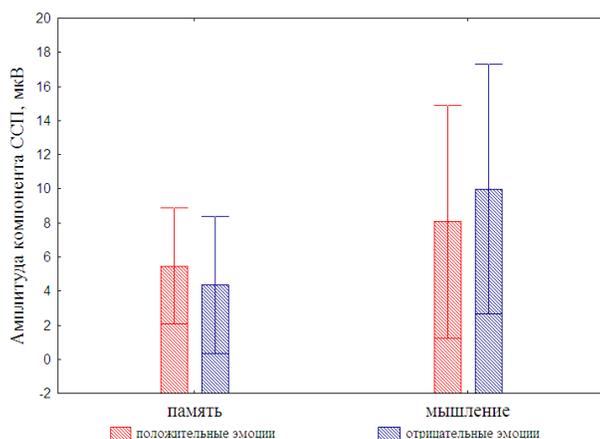


Рис. 5. Противоположное влияние эмоций разного знака на амплитуду позднего позитивного компонента ССП при решении различных когнитивных задач

Для задач на память влияние эмоционального воздействия на амплитуду компонента Р400–800 зависит от фактора «локализация», в отличие от мыслительных задач, где влияние фактора «знак эмоции» проявляется сходным образом во всех точках регистрации ЭЭГ.

С помощью критерия парных сравнений Вилкоксона было установлено, что при решении задач на *память* амплитуда данного компонента значимо выше при воздействии положительных эмоциональных изображений (значимые отличия выявлены в отведениях Fp2, F3, F7 и Т3). При решении мыслительных задач амплитуда Р400–800 выше при воздействии отрицательных изображений (статистически значимые отличия выявлены в отведениях F8, F3, F4, Т3, Т4, С3, Т5, Т6, Р3, О1) (рис. 6).

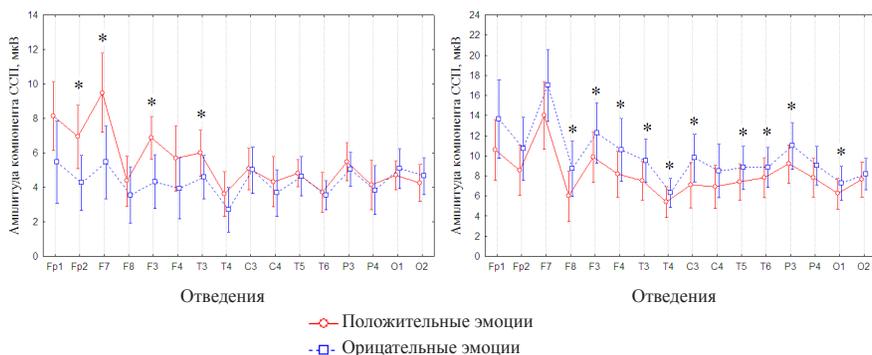


Рис. 6. Противоположное влияние эмоциональных изображений разного знака на амплитуду позднего позитивного компонента Р400–800: А – при решении мнеместических; Б – при решении мыслительных задач

Проведено сравнение амплитуды компонента P400–800 при решении различных когнитивных задач в условиях воздействия эмоциональных изображений одного знака. Выявлены отличия при воздействии эмоций любого знака в отведениях T5, T6, P3, P4 и O2, а при воздействии отрицательных эмоций, помимо этого, наблюдались отличия во всех фронтальных (Fp1, Fp2, F7, F8, F3, F4), передневисочных (T3, T4) и центральных отведениях (C3, C4) (рис. 7).

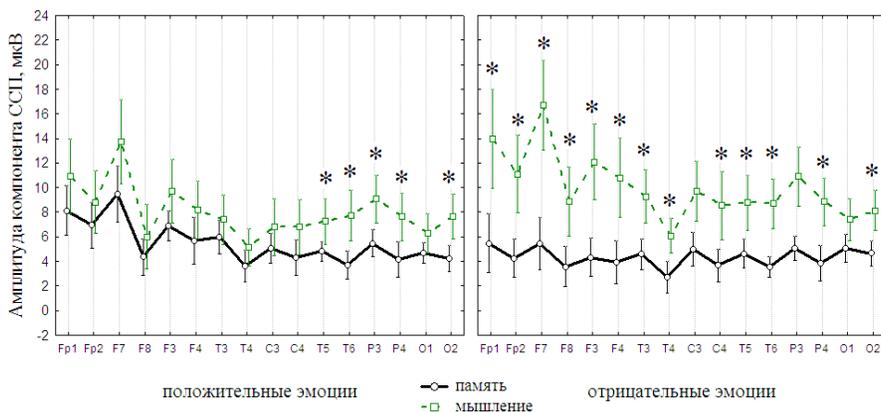


Рис. 7. Различия между амплитудой компонента ССП P400–800 при решении когнитивных задач разного типа в условиях воздействия эмоциональных изображений

Таким образом, влияние знака эмоционального воздействия на амплитуду ССП зависит от выполняемой когнитивной деятельности и проявляется на разных этапах обработки сигнала.

Как показывают результаты, отрицательные эмоции сильнее влияют на компонент N200–400 по сравнению с положительными. В литературе описан компонент сходной латентности (около 200 мс) и полярности [22, 28] EPN (early posterior negativity), который связывают с ранним избирательным вниманием к стимулу, оценкой его мотивационной значимости [28, 31]. Согласно данным, представленным в работе [19], этот компонент не зависит от знака эмоции, однако в наших результатах такая зависимость была получена. Возможно, это связано с повышенным вниманием к эмоционально отрицательным стимулам по сравнению с положительно окрашенными и нейтральными.

Следующий по латентности компонент, для которого получено значимое влияние знака эмоций, – поздний негативный компонент (N400–600 – для мышления со средним ЛП =  $502,61 \pm 1,65$ ; N400–700 – для памяти со средним ЛП =  $551,77 \pm 4,31$ ), который может соответствовать описанному в литературе компоненту RON [39, 40] либо представлять собой изменение семантического компонента N400 [26, 41, 42].

Поскольку в нашем эксперименте эмоциональный стимул предъявлялся одновременно с когнитивным и испытуемым приходилось распределять

внимание между двумя видами стимуляции, мы предположили, что поздний негативный компонент, скорее всего, является волной, связанной с возвратом внимания к целевой задаче – re-orienting negativity (RON) [32, 33].

Данный компонент наблюдается при изменении нецелевых характеристик стимула, на которые человек непроизвольно обращает внимание, после чего возвращается к основному заданию [32, 33]. В литературных источниках показано появление RON после компонента P3a, связанного с включением непроизвольного внимания [32]. Применительно к нашим данным негативный компонент, если он является RON, следовал бы за позитивным, а не предшествовал ему. Однако описанные автором [32] эксперименты связаны с последовательным предъявлением стимулов в парадигме отвлечения внимания, которое достигалось изменением нецелевого параметра. Таким образом, происходило опознание измененного признака, сопровождающееся волной P3a, и затем регистрировалась RON, отражающая возврат к выполнению целевого задания. При этом в указанной работе отсутствовали дополнительное эмоциональное воздействие на когнитивные процессы и компонент LPP, связанный с эмоциями. Каким образом соотносятся ЛП компонентов LPP и P3a – неизвестно, поэтому полностью исключить, что полученная негативность представляет собой RON, нельзя.

Вторым вариантом является интерпретация позднего негативного компонента как N400, отражающего семантический анализ задачи [34–36], а не эмоциональное воздействие. В нашем эксперименте обе задачи включали семантический анализ когнитивных стимулов. Однако компоненты выделялись на разностных ССП, т.е. из ССП на эмоциональный стимул вычитался ССП на нейтральный стимул. Поэтому влияние когнитивного задания было минимизировано. Кроме того, участок для поиска компонента для задания на память – 400–700 мс, а для более сложной мыслительной задачи – 400–600 мс, что также ставит под сомнение семантическое происхождение поздней негативности.

Последний по латентности компонент, для которого была установлена зависимость от знака эмоции, – поздний позитивный компонент P400–800 (для мышления средний ЛП = 591,81±1,49; для памяти ЛП = 595,57±4,30). По литературным данным [17, 23, 26], поздний позитивный компонент вызванных потенциалов LPP является одним из устойчивых показателей воздействия эмоциональных изображений. Противоречия данных литературы касаются только влияния знака эмоции на амплитуду LPP – в ряде работ показано отсутствие знакоспецифичности [23, 25, 26], однако есть и свидетельства более высокой амплитуды данного компонента при воздействии отрицательных эмоций по сравнению с положительными [19].

Согласно нашим результатам, при решении когнитивных задач различного типа значения амплитуды P400–800 повышались при различном эмоциональном воздействии, но в целом амплитуда P400–800 при решении задач на память ниже по сравнению с мыслительными задачами. Т.е. в случае более

сложного задания влияние эмоций более выражено. Возможных механизмов этого влияния два. Во-первых, сложная когнитивная задача, которую человек, по его собственным ощущениям, совсем не обязательно сможет успешно решить, сама по себе является эмоциональным фактором, поэтому активирующее влияние эмоций усиливается. Кроме того, сложность задачи, по-видимому, усложняет и удлиняет этап афферентного синтеза (по П.К. Анохину) [37–39], в результате чего эмоциональный стимул привлекает внимание сильнее и на более длительное время.

### Заключение

Эффективность решения мыслительных задач зависит от знака эмоционального воздействия, в отличие от мнестических задач. Предъявление эмоционально отрицательных изображений ухудшает эффективность решения мыслительных задач.

Эмоциональные изображения по-разному влияют на компоненты ССП в зависимости от того, какое когнитивное задание человек выполняет в это время. Эмоционально положительные изображения увеличивают амплитуду Р400–800 при решении задач на память и уменьшают при решении мыслительных задач. Отрицательно эмоциональные изображения при решении задач на память увеличивают амплитуду позднего негативного компонента N400–700. При решении мыслительных задач аналогичное действие на компонент N400–600 оказывают изображения противоположного знака.

### Литература

1. Ключарев В.А., Шмидт А., Шестакова А.Н. Нейроэкономика: нейробиология принятия решений // Экспериментальная психология. 2011. Т. 4, № 2. С. 14–35.
2. Рейковский Я. Эмоции и познавательные процессы – избирательное влияние эмоций // Экспериментальная психология эмоций. М.: Прогресс, 1979. С. 179–212.
3. Kuchinke L. и др. Incidental effects of emotional valence in single word processing: an fMRI study // NeuroImage. 2005. Vol. 28, № 4. P. 1022–1032.
4. Bush G., Luu P., Posner M. Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex // Trends in cognitive sciences. 2000. Vol. 4, № 6. P. 215–222.
5. Ray R.D., Zald D.H. Anatomical insights into the interaction of emotion and cognition in the prefrontal cortex // Neuroscience and biobehavioral reviews. 2012. Vol. 36, № 1. P. 479–501.
6. Gray J.R., Braver T.S., Raichle M.E. Integration of emotion and cognition in the lateral prefrontal cortex // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2002. Vol. 99, № 6. P. 4115–4120.
7. Шемякина Н.В., Данько С.Г. Влияние эмоциональной окраски воспринимаемого сигнала на электроэнцефалографические корреляты творческой деятельности // Физиология человека. 2004. Т. 30, № 2. С. 22–29.
8. Шемякина Н.В., Данько С.Г., Нагорнова Ж.В. и др. Динамика спектров мощности и когерентности ритмических компонентов ЭЭГ при решении вербальной твор-

- ческой задачи преодоления стереотипа // Физиология человека. 2007. Т. 33, № 5. С. 14–21.
9. *Ходанович М.Ю., Есипенко Е.А., Светлик М.В., Крутенкова Е.П.* Зрительный аналог негативности рассогласования при отклонении стимулов по длительности // *Neuroscience and behavioral physiology*. 2010. Vol. 40, № 6. P. 653–661.
  10. *Khodanovich M.Y., Esipenko E.A., Svetlik M.V., Krutenkova E.P.* A Visual Analog of Mismatch Negativity When Stimuli Differ in Duration // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2010. Vol. 40, № 6. P. 653–661.
  11. *Иваницкий А.М., Ильюченко И.Р., Иваницкий Г.А.* Избирательное внимание и память – вызванные потенциалы при конкуренции зрительных и слуховых сигналов // *Журнал высшей нервной деятельности*. 2003. Т. 53, № 5. С. 541–551.
  12. *Марьина И.В., Стрелец В.Б., Гарах Ж.В. и др.* Анализ вызванных потенциалов мозга на вербальные стимулы в норме и при шизофрении // *Журнал высшей нервной деятельности*. 2012. Т. 62, № 2. С. 157–164.
  13. *Childers T., Jiang Y.* Neurobiological perspectives on the nature of visual and verbal processes // *Journal of Consumer Psychology*. 2008. Vol. 18, № 4. P. 264–269.
  14. *Коваленко А.А., Черный С.В., Павленко В.Б.* Влияние визуальных эмоциогенных стимулов на характеристики вызванных ЭЭГ-потенциалов // *Ученые записки Таврического национального университета им. Вернадского*. 2009. Т. 22, № 61. С. 58–66.
  15. *Коваленко А.А., Черный С.В., Корякин В.А., Павленко В.Б.* Анализ вызванных ЭЭГ-потенциалов при отрицательной эмоциональной активации у человека: временные и топографические характеристики // *Ученые записки Таврического национального университета им. Вернадского*. 2009. Т. 22, № 61. С. 35–41.
  16. *Коваленко А.А.* Влияние тревожности на восприятие эмоционально значимых стимулов у человека // *Ученые записки Таврического национального университета им. Вернадского*. 2009. Т. 22, № 61. С. 72–80.
  17. *Schupp H.T., Cuthbert B., Bradley M. et al.* Affective picture processing: the late positive potential is modulated by motivational relevance // *Psychophysiology*. 2000. Vol. 37, № 2. P. 257–261.
  18. *Cuthbert B.N., Bradley M.M., Lang P.J.* Probing picture perception: Activation and emotion // *Psychophysiology*. 1996. P. 103–111.
  19. *Delplanque S.* Modulation of cognitive processing by emotional valence studied through event-related potentials in humans // *Neuroscience Letters*. 2004. Vol. 356, № 1. С. 1–4.
  20. *Иваницкий А.М., Стрелец В.Б., Корсаков И.А.* Информационные процессы мозга и психическая деятельность. М. : Наука, 1984. 200 с.
  21. *Иваницкий А.М.* Мозговые механизмы оценки сигналов. М. : Медицина, 1976. 263 с.
  22. *Wiens S., Sand A., Olofsson J.K.* Nonemotional features suppress early and enhance late emotional electrocortical responses to negative pictures // *Biological psychology*. 2011. Vol. 86, № 1. P. 83–89.
  23. *Hajcak G., MacNamara A., Olvet D.M.* Event-related potentials, emotion, and emotion regulation: an integrative review // *Developmental neuropsychology*. 2010. Vol. 35, № 2. P. 129–155.
  24. *Duncan C.C., Barry R.J., Connolly J.F. et al.* Event-related potentials in clinical research: guidelines for eliciting, recording, and quantifying mismatch negativity, P300, and N400 // *Clinical neurophysiology : official journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*. 2009. Vol. 120, № 11. P. 1883–1908.
  25. *Codispoti M., Ferrari V., Bradley M.M.* Repetitive picture processing: autonomic and cortical correlates // *Brain research*. 2006. Vol. 1068, № 1. P. 213–220.
  26. *Codispoti M., Ferrari V., Bradley M.M.* Repetition and event-related potentials: distinguishing early and late processes in affective picture perception // *Journal of cognitive neuroscience*. 2007. Vol. 19, № 4. P. 577–586.

27. Lang P.J., Bradley M.M. Emotion and the motivational brain // *Biological psychology*. 2010. Vol. 84, № 3. P. 437–450.
28. Leite J., Carvalho S., Galdo-Alvarez S. et al. Affective picture modulation: valence, arousal, attention allocation and motivational significance // *International journal of psychophysiology : official journal of the International Organization of Psychophysiology*. 2012. Vol. 83, № 3. P. 375–381.
29. Крутенкова Е.П., Светлик М.В., Есипенко Е.А. Разработка психофизиологического эксперимента по изучению эмоциональной составляющей когнитивных процессов // *Труды Томского государственного университета. Серия биологическая. Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии*. 2010. Т. 275. С. 207–210.
30. Крутенкова Е.П., Есипенко Е.А., Светлик М.В. Взаимосвязь эффективности решения когнитивных задач при эмоциональном воздействии и мощности ритмов энцефалограммы в состоянии спокойного бодрствования // *Вестник Томского государственного университета*. 2011. Т. 347. С. 166–169.
31. Cuthbert B.N., Schupp H.T., Bradley M.M. et al. Brain potentials in affective picture processing: covariation with autonomic arousal and affective report // *Biological psychology*. 2000. Vol. 52, № 2. P. 95–111.
32. Munka L., Berti S. Examining task-dependencies of different attentional processes as reflected in the P3a and reorienting negativity components of the human event-related brain potential // *Neuroscience letters*. 2006. Vol. 396, № 3. P. 177–181.
33. Berti S., Schröger E. A comparison of auditory and visual distraction effects: behavioral and event-related indices // *Brain research. Cognitive brain research*. 2001. Vol. 10, № 3. P. 265–273.
34. Ильюченко И.Р., Сысоева О.В., Иваницкий А.М. Две семантические системы мозга для быстрого и медленного различения абстрактных и конкретных слов // *Журнал высшей нервной деятельности*. 2007. Т. 57, № 5. С. 566–575.
35. Ребрейкина А.Б. Особенности потенциалов, связанных с событиями, на зрительную вербальную информацию в ситуации экзаменационного стресса // *Журнал высшей нервной деятельности*. 2011. Т. 61, № 4. С. 435–443.
36. Марьина И.В., Стрелец В.Б. Влияние смыслового содержания вербальных стимулов и их значимости на вызванные потенциалы мозга // *Журнал высшей нервной деятельности*. 2010. Т. 60, № 1. С. 22–31.
37. Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М. : Медицина, 1975. 447 с.
38. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М. : Наука, 1980. 197 с.
39. Анохин П.К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем // *Принципы системной организации функций*. М. : Наука, 1973. С. 5–61.

Поступила в редакцию 17.11.2012 г.

**Elena P. Krutenkova, Elena A. Esipenko, Margarita K. Ryazanova,  
Marina Yu. Khodanovich**

*Research Institute of Biology and Biophysics of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

### **EMOTIONAL PICTURES IMPACT ON COGNITIVE TASKS SOLVING**

*In this research we studied an emotional impact on the cognitive processes with event relation potentials method. This research was important because of a constant increase in information which had to be known for the human being of the time. Furthermore, the speed of modern life led to the necessity of some problem solution at the same time and to the reaction to two and more than two information streams simultaneously. The investigation of interconnection and interaction of cognitive and emotional processes was also important for neuroeconomy that studied a neurophysiologic basis of decision making which told that every decision was made by emotional and cognitive brain system.*

*In our experiment 58 subjects participated. 30 positive, 30 negative and 30 neutral (control) emotional stimuli were presented randomly at the center of a dark screen for 58 subjects. Cognitive tasks were presented simultaneously. For memory research we used information extraction from long-term memory tasks; for thinking research there was used homonyms method. EEG was recoded from 33 subjects monopolar from 19 sites according to «10–20%» international system. In ERP analysis the epoch was 1000 mc, which included 200 mc before stimulus presentation for base line correction.*

*In our research we found that the results of thinking task decision depended on emotion valency as distinct from memory task solving. By ERP method it was shown that emotional pictures had an influence on different stages of information processing and this impact depended on the task type. Positive valency pictures P400–800 component was increased by positive valency pictures during memory tasks solving and decreased during thinking task solving. N400–7000 component was increased by negative pictures during memory task. In thinking tasks solving the same impact was found for positive pictures.*

**Key words:** *event related potentials; emotions; cognitive processes; thinking; memory.*

*Received November 17, 2012*

УДК 612.821

doi: 10.17223/19988591/21/11

М.Ю. Ходанович<sup>1</sup>, Е.В. Гуль<sup>1,2</sup>, А.Е. Зеленская<sup>1</sup>, Э.С. Пан<sup>1,2</sup>, Н.А. Кривова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Научно-исследовательский институт биологии и биофизики  
Томского государственного университета (г. Томск)

<sup>2</sup> Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

## ВЛИЯНИЕ ДОЛГОВРЕМЕННОГО ОСЛАБЛЕНИЯ ГЕОМАГНИТНОГО ПОЛЯ НА АГРЕССИВНОСТЬ ЛАБОРАТОРНЫХ КРЫС И АКТИВАЦИЮ ОПИОИДЕРГИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках госзадания (проект № 01201261196) и представлена на молодежной научной школе, проведенной в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (ГК № 14.741.11.0373).

*Исследовано влияние длительного ослабления геомагнитного поля (ГМП) на агрессивное поведение лабораторных крыс, а также общую нейрональную активацию различных структур мозга по белкам раннего ответа c-fos и, в частности, активацию опиоидергических нейронов. Снижение ГМП в течение 21 сут до нулевой отметки достигалось с помощью компенсации магнитного поля Земли системой колец Гельмгольца. Обнаружено значимое повышение агрессивности опытных животных по сравнению с контролем. Анализ срезов мозга, проведенный с помощью двойного иммуноокрашивания антителами к белкам раннего ответа c-fos и  $\mu$ -опиоидным рецепторам, показал снижение числа опиоидергических клеток под влиянием гипомагнитной среды, наиболее выраженное в структурах таламуса и сером околосинаптическом веществе, а также уменьшение числа активных, т.е. экспрессирующих c-fos опиоидергических нейронов под влиянием исследуемого фактора. Это могло вызывать снижение болевого порога у лабораторных крыс и являться причиной увеличения актов агрессивного поведения животных, находящихся в условиях сниженного ГМП.*

**Ключевые слова:** гипогеомагнитная среда; агрессивное поведение; иммуногистохимия; белки раннего ответа c-fos; ноцицептивная система;  $\mu$ -опиоидные рецепторы; крысы.

### Введение

Эволюция биосферы всегда протекала в условиях геомагнитного поля, однако мы пока очень немного знаем о конкретных механизмах его влияния на организм. Одним из методов, позволяющих понять механизмы действия на организм какого-либо постоянно действующего фактора среды, является модель, в которой это влияние отсутствует. В данном случае речь идет о создании условий ослабленного геомагнитного поля, т.е. гипомагнитной среде (ГМС). Кроме того, гипомагнитная среда является моделью пребывания человека в дальнем космосе, при межпланетных перелетах, в условиях Луны и Марса, где уровень магнитного поля (МП) в сотни раз меньше, чем

на Земле [1]. Однако и на Земле имеются условия, в которых ГМП существенно ослаблено: в метро, при полете на самолетах, на производстве в экранированных сооружениях, в железобетонных подземных сооружениях, военной технике [2, 3].

Гипогеомагнитные условия моделируют с помощью экранирования ГМП, которое создается с помощью материалов с высокой магнитной проницаемостью ( $\mu$ -металл, пермаллой), либо компенсации [4–9]. Компенсация ГМП создается системой колец Гельмгольца, расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях. По этим кольцам проходит ток, величина которого рассчитывается так, чтобы МП, образующееся в результате индукции, компенсировало колебания сверхнизкочастотных электромагнитных полей. Именно этот вид создания гипогеомагнитных условий получил наибольшее распространение в исследованиях [5, 6, 8–14].

Экспериментальных работ, посвященных изучению влияния ослабленного ГМП на целостный организм, и тем более на организм млекопитающих, немного. В исследованиях на человеке показано, что снижение ГМП или создание переменного магнитного поля изменяло критическую частоту мелькания, период циркадных ритмов [4], ухудшало выполнение когнитивных заданий [12], память и снижало время реакции [10, 11]. Исследования на животных показали, что ослабление ГМП может вызывать уменьшение антиноцицептивных ответов [5, 6], ингибировать норадренергическую систему [14], ухудшать процессы консолидации памятного следа [8, 9], а также связано с более быстрым привыканием к новым стимулам [15]. В работе [9] показано, что наиболее вероятными структурами мозга, связанными с магниторецепцией, являются структуры среднего мозга [8, 9], в частности верхние бугорки четверохолмия [9] и дорсальные ядра покрывки [8].

Таким образом, влияние снижения ГМП на центральную нервную систему показано в значительном числе работ. Однако во всех работах экспозиция лабораторных животных (а в некоторых экспериментах и людей) была либо однократной, либо ежедневной в течение 5–10 дней, но составляла всего 11–120 мин в день. Снижение ГМП в течение длительного времени (суток, недель, месяцев) является более адекватным при моделировании одного из факторов космического полета. Проведенные нами эксперименты, где в качестве объектов исследования были использованы лабораторные крысы, показали выраженное нейротропное действие при длительном (в течение 25 и 10 сут) снижении ГМП [16]. В недавнем исследовании показаны снижение общей двигательной активности и изменения ЭЭГ при ослаблении геомагнитного поля в течение 21 сут. В настоящем исследовании отражено влияние ослабления ГМП в течение 21 сут на другие аспекты поведения. В частности, исследовано влияние длительного ослабления ГМП на агрессивность, а также предпринята попытка выяснить механизмы этих изменений с помощью оценки общего уровня нейрональной активации различных структур мозга по белкам раннего ответа *c-fos* и активацию опиоидергиче-

ских нейронов в частности. Этот анализ был выполнен с использованием двойного иммуноокрашивания замороженных срезов мозга крыс, которые подверглись длительному воздействию ГМС в эксперименте.

Белок раннего ответа *c-fos* является продуктом протоонкогена *c-fos* и признанным маркером активации нейронов [17–20]. Он выполняет функцию регулятора транскрипции ряда индуцибельных генов, формируя комплексы с белками трансфакторами AP-1, NF-AT [17]. Показано, что ген *c-fos* играет существенную роль в процессах клеточного роста и дифференцировки, а также временно активируется в ответ на воздействия самого широкого спектра [17]. Так, О.Е. Сварник, К.В. Анохин и Ю.И. Александров [20] установили, что данный ген идеально подходит на роль универсального зонда для картирования мозга. В спокойном состоянии клетки он показывает небольшой фоновый уровень активности, но активируется в ответ на какие-либо новые информационные процессы, причем экспрессия *c-fos* наблюдается в разных отделах центральной нервной системы [17–20].

### Материалы и методики исследования

*Объект исследования.* Исследование проводили в осенний период на половозрелых крысах-самцах аутбредного стока Wistar разведения питомника НИИ фармакологии СО РАМН (г. Томск) со средней массой тела  $215,7 \pm 2,6$  г до начала эксперимента. Животных содержали на стандартном пищевом рационе вивария, при свободном доступе к воде и пище, в соответствии с правилами, принятыми Европейской конвенцией по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и иных научных целей.

*Схема эксперимента.* При поступлении в виварий все крысы ( $n = 80$ ) были промаркированы. После 7-дневного карантина в условиях вивария 80 крыс были протестированы в «открытом поле» [21], а затем методом кластерного анализа была выделена наиболее однородная группа – 24 крысы со средней двигательной активностью, которые были включены в дальнейшие исследования. Крысы были рассажены в 4 домашних клетки по 6 особей. Две из четырех клеток ( $n = 12$ , по 6 особей в каждой клетке) были помещены в условия ослабленного гипомангнитного поля ( $0 \pm 50$  нТл) на 21 сут. Еще две клетки с крысами ( $n = 12$ , по 6 особей в каждой клетке) составили контрольную группу. Контрольные животные в течение всего эксперимента находились в соседней комнате.

Для экспозиции животных в гипогеомагнитной среде была использована специально сконструированная В.П. Сушко и Д.Я. Сухановым камера (рис. 1), позволяющая в автоматическом режиме поддерживать в объеме  $50 \times 50 \times 50$  см требуемый постоянный уровень магнитного поля с однородностью в пределах  $10^{-7}$  Тл ( $\pm 50$  нТл). Компенсация горизонтальной и вертикальной составляющих ГМП осуществлялась с помощью соленоидов –

колец Гельмгольца. Соленоиды установлены в каркасе из немагнитных материалов. При этом установка ориентирована так, чтобы третья (одна из горизонтальных) компонента магнитного поля была равна нулю. Величина магнитного поля внутри и снаружи камеры контролировалась магниточувствительными датчиками (ООО «Импеданс»). Сигнал с магнитометра передавался на пульт управления. Расчет силы тока, необходимого для компенсации ГМП, в реальном времени осуществлялся с помощью компьютерной программы. В ходе эксперимента индукция магнитного поля устанавливалась на уровне 0 Тл с колебаниями  $\pm 50$  нТл.

Через 1,5 ч после пребывания в ГМП все животные были подвергнуты эфирному наркозу и декапитированы. Мозг быстро извлекали, замораживали в парах жидкого азота и помещали в морозильную камеру при  $-80^{\circ}\text{C}$  для дальнейшего получения срезов, иммуногистохимического и гистологического окрашивания.

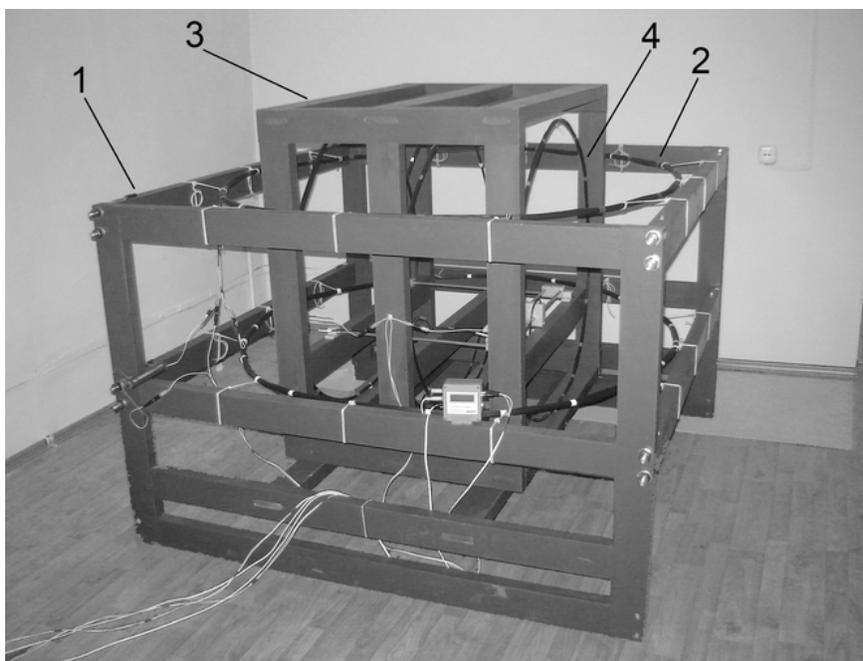


Рис. 1. Конструкция и внешний вид камеры: 1 – каркас соленоидов компенсации вертикальной составляющей ГМП; 2 – соленоиды компенсации вертикальной составляющей ГМП; 3 – каркас соленоидов компенсации горизонтальной составляющей ГМП; 4 – соленоиды компенсации горизонтальной составляющей ГМП

*Анализ агрессивного поведения.* В течение всего эксперимента проводилась круглосуточная видеосъемка клеток при помощи камеры с инфракрасной подсветкой. Видеофайлы сохранялись и в дальнейшем анализировались.

Анализ видеофайлов проводился путем просмотра видеозаписи всего эксперимента каждые три часа и дополнительно часы смены освещения, т.е. на каждые сутки было получено 10 временных точек (0, 3, 6, 8, 9, 12, 15, 18, 20, 21 ч), просматривался полностью весь час. Во время просмотра видеозаписи фиксировали для каждой группы животных число агрессивных межиндивидуальных взаимодействий. Видеофайлы анализировали «вслепую», т.е. исследователь не был осведомлен о том, опытную или контрольную группу он анализирует. Это было сделано для того, чтобы исключить субъективность при подсчете агрессивных взаимодействий.

*Иммуноокрашивание.* Для выявления механизмов влияния гипогеомагнитной среды на агрессивность был проведен дополнительный иммуногистохимический анализ срезов мозга двух опытных и двух контрольных животных, включающий двойное иммуноокрашивание: первая флуоресцентная метка – к белкам раннего ответа c-fos, вторая – в  $\mu$ -опиоидным рецепторам. Поскольку опиоидергическая система имеет непосредственное отношение к болевой чувствительности, мы предположили, что именно изменение болевого порога при воздействии гипогеомагнитной среды [5, 6, 15, 23] является причиной агрессивного поведения животных. В качестве структур мозга были проанализированы: фронтальная кора, верхние бугры четверохолмия, таламус и серое околводопроводное вещество. Фронтальная кора, как показано в литературе, имеет отношение к агрессивному поведению [24], таламус и околводопроводное серое вещество – к болевой чувствительности [25], в то же время эти структуры, наряду с серым околводопроводным веществом, содержат значительное количество клеток, содержащих  $\mu$ -опиоидные рецепторы. Верхние бугры четверохолмия, как показано в работах [26, 27], характеризуются изменением экспрессии белков раннего ответа под влиянием измененного ГМП.

Для окраски срезов применяли так называемый «сэндвич» – метод, использующийся при непрямом выявлении антител и антигенов. Преимуществом данного метода является повышение чувствительности реакции и более интенсивной флуоресценции. Для выявления антигена необходимы две различные сыворотки: немеченая и меченая. Немеченые тела сначала связываются с антигеном, а затем связанные антитела выявляются с помощью меченой сыворотки.

Для иммуноокрашивания использовали следующие первичные антитела: 1) Rabbit polyclonal c-fos: sc-52, rabbit anti-rat, Santa Cruz Biotechnology inc.; 2) goat polyclonal MOR-1 (Q-18), Santa Cruz, sc-27072. Используемые вторичные антитела: 1) donkey anti-goat IgG, конъюгированные с Texas Red, Santa Cruz, sc-2783; 2) donkey anti-rabbit IgG (H+L), конъюгированные с Alexa Fluor® 488, Invitrogen, A-21206.

*Статистическая обработка результатов* проводилась с помощью пакета прикладных программ «StatSoft STATISTICA 6.0». При типировании

крыс на группы по особенностям нервной системы использовали кластерный анализ, метод К-средних.

Статистическая значимость различий агрессивного поведения оценивали с помощью непараметрического критерия парных сравнений Вилкоксона и дисперсионного анализа ANOVA с повторными измерениями (факторы «влияние гипомагнитной среды» и «сутки эксперимента»).

Для определения уровня нейрональной активации проводился анализ микрофотографий срезов мозга, полученных с помощью флуоресцентного микроскопа Axio Imager Z1 («Carl Zeiss», Германия).

При анализе фиксировались следующие показатели:

- 1) общее количество клеток по DAPI (синий цвет, ядра клеток);
- 2) доля клеток, экспрессирующих белки c-fos (зеленый цвет, ассоциированный с ядром), от общего количества клеток;
- 3) доля клеток, имеющих  $\mu$ -опиоидные рецепторы (красный цвет, ассоциированный с ядром), от общего количества клеток;
- 4) доля активированных опиоидергических клеток (сочетание красной и зеленой меток, ассоциированных с ядром) от общего количества опиоидергических клеток.

Для статистической обработки иммуногистохимического анализа использовались непараметрический критерий Манна – Уитни, ранговый критерий Краскела – Уолисса, а также дисперсионный анализ ANOVA. Статистически значимыми считали различия с уровнем значимости  $p < 0,05$ . Данные на рисунках представлены в виде средней арифметической со стандартной ошибкой.

### Результаты исследования и обсуждение

Анализ суточной динамики агрессивного поведения показал, что под действием гипомагнитной среды происходит увеличение числа агрессивных взаимодействий как в ночные, так и в дневные часы (рис. 2). У животных контрольной группы число агрессивных взаимодействий в ночные часы увеличивается в 5–30 раз по сравнению с дневными часами, в то время как для животных опытной группы количество актов агрессивного поведения ночью увеличивается только в 1,2–1,5 раза по сравнению с тем же показателем в дневное время. Такие изменения могут свидетельствовать о нарушении ритмики суточной активности животных, что подтверждает полученные ранее результаты [28].

Обнаружены статистически значимые различия числа взаимодействий между опытной и контрольной группами в 0, 8, 9, 12, 15, 18, 20 и 21 ч, связанные с увеличением агрессивных взаимодействий опытных животных в 4–10 раз в дневное время и в среднем в 1,5 раза в дневное время суток по сравнению с контрольной группой. Рис. 2 демонстрирует независимость влияния воздействующего фактора от так называемого «эффекта группы»

(cage effect) – различия между двумя контрольными клетками и между двумя опытными клетками гораздо менее существенны, чем воздействие исследуемого фактора. Дисперсионный анализ также показал значимость влияния гипогеомагнитной среды на проявление агрессии ( $F(1; 107) = 15,261$ ;  $p = 0,00016$ ). Обнаружено значимое взаимодействие факторов «воздействие гипогеомагнитной среды» и «время суток» ( $F(9; 107) = 3,3182$ ;  $p = 0,00131$ ), связанное с большим воздействием на опытную группу в дневные часы. В то же время влияние фактора «клетка», характеризующее возможный cage effect, оказалось незначимым ( $F(1; 107) = 0,63275$ ;  $p = 0,42811$ ).

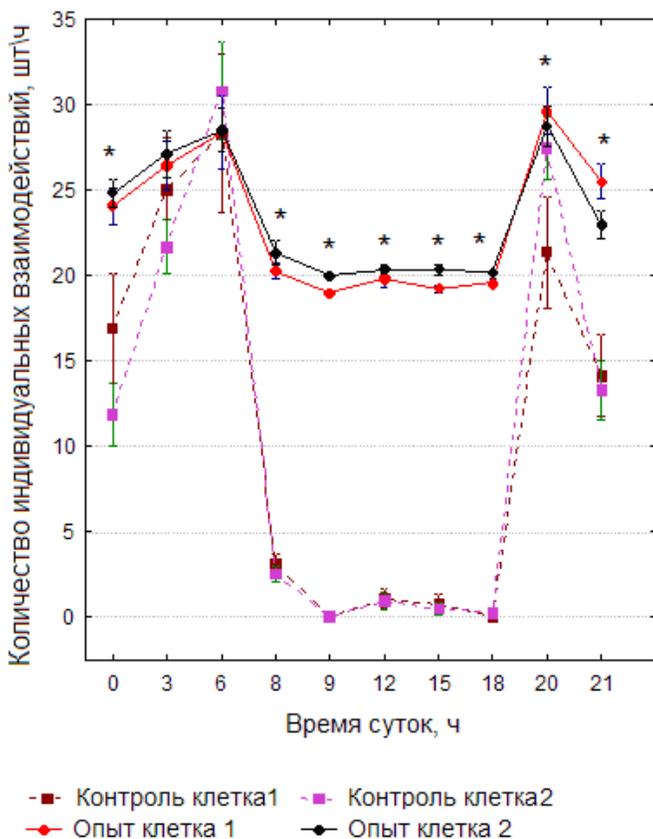


Рис. 2. Суточная динамика агрессивных взаимодействий у крыс на 2–3-й неделе 21-суточного эксперимента. Звездочкой обозначены статистически значимые различия между опытными и контрольными животными, критерий Вилкоксона ( $p < 0,05$ )

Анализ динамики агрессивных межиндивидуальных взаимодействий в течение эксперимента показал, что со второй недели и до конца эксперимента число агрессивных взаимодействий у опытной группы крыс превышает те же показатели контрольной группы (рис. 3). Выявлены достоверные раз-

личия в числе агрессивных взаимодействий между опытной и контрольной группами на 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18 и 20-е сут эксперимента. Дисперсионный анализ также показал значимость взаимодействия факторов «влияние гипомагнитной среды» и «сутки эксперимента» ( $F(12; 93) = 3,0273$ ;  $p = 0,00127$ ), связанного с тем, что наибольшие различия между контрольными и опытными животными наблюдались на 9–16-е сут эксперимента.

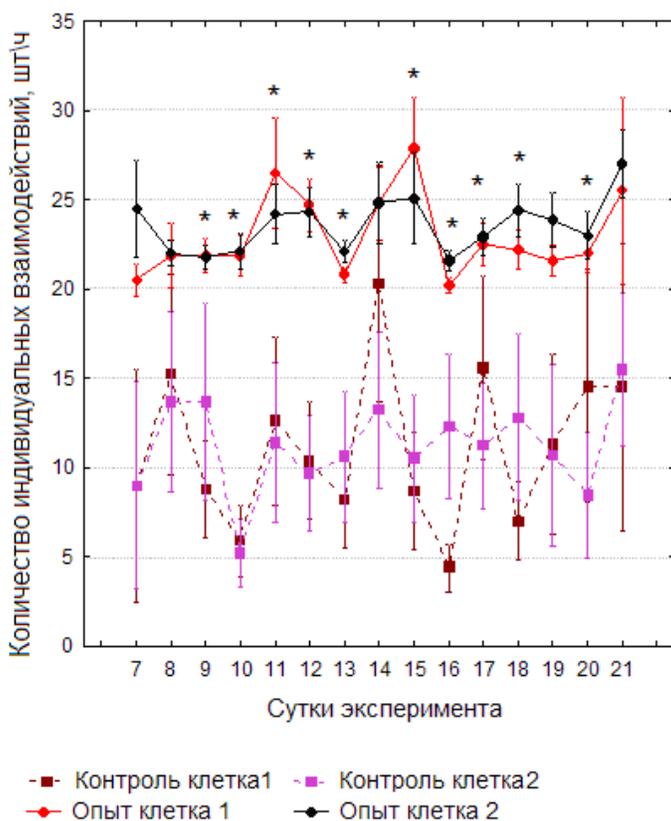


Рис. 3. Динамика агрессивных взаимодействий у крыс на 2–3-й неделе 21-суточного эксперимента

Иммуногистохимический анализ показал отсутствие значимых различий между контрольной и опытными группами крыс по общему уровню экспрессии *c-fos* (рис. 4). Дисперсионный анализ показал отсутствие значимого эффекта влияния ГМС на долю клеток, экспрессирующих *c-fos* ( $F(1; 38) = 1,2854$ ;  $p = 0,26399$ ). Наиболее высокий уровень нейрональной активации наблюдался во фронтальной коре и верхних буграх четверохолмия ( $F(3; 114) = 66,697$ ;  $p = 0,0000$ ).

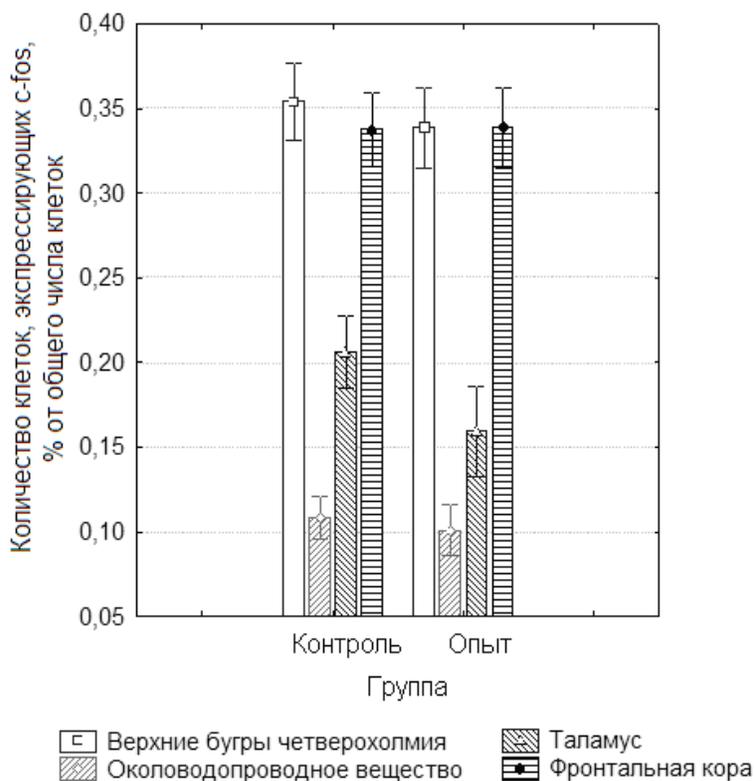


Рис. 4. Процент клеток, экспрессирующих c-fos, в различных структурах мозга для опытной и контрольной групп крыс

Кроме того, обнаружено снижение числа опиоидергических клеток под влиянием ГМС ( $F(1; 38) = 13,947$ ;  $p = 0,00062$ ). Наиболее выраженным это снижение было в структурах таламуса и сером околоводопроводном веществе, где наблюдались достоверные отличия от контрольной группы согласно критерию Манна – Уитни (рис. 5).

Влияние ГМС на количество активных опиоидергических клеток (рис. 6), т.е. экспрессирующих c-fos, также оказалось статистически значимым ( $F(1, 38) = 30,869$ ;  $p = 0,00000$ ). У опытной группы крыс количество активных опиоидергических клеток, т.е. экспрессирующих белки c-fos, оказалось значительно ниже по сравнению с контрольной группой во всех исследуемых структурах мозга (рис. 7).

Снижение количества активных опиоидергических клеток в опытной группе животных свидетельствует о возможном влиянии ГМС на уровень болевого порога у лабораторных крыс, что может быть причиной повышения агрессивности животных, находящихся в гипомагнитных условиях.

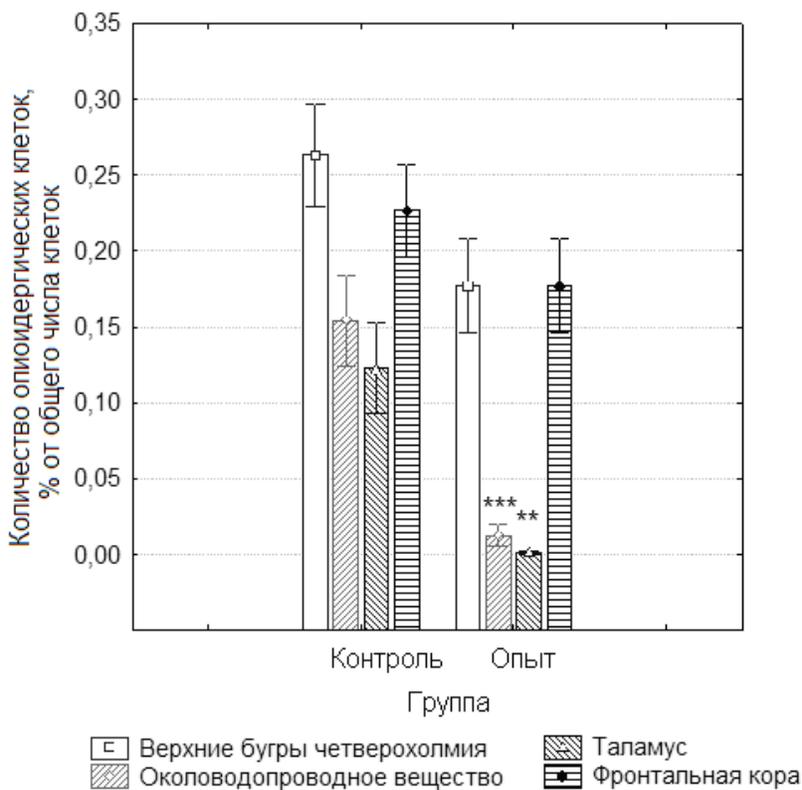


Рис. 5. Процент клеток, содержащих  $\mu$ -опиоидные рецепторы, в различных структурах мозга для опытной и контрольной групп крыс. Статистическая значимость различий, критерий Манна–Уитни: \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$

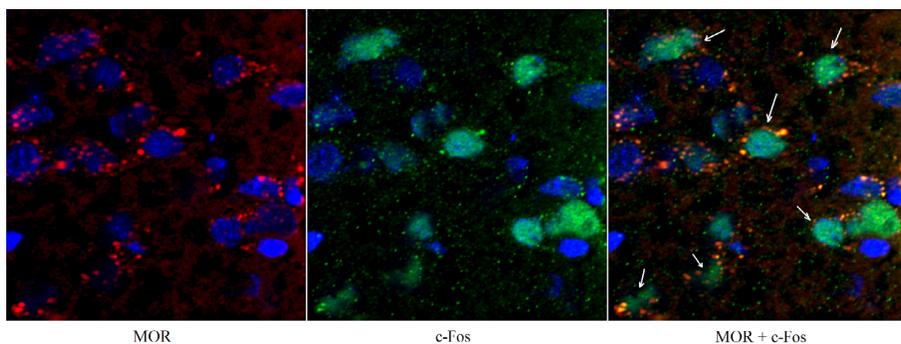


Рис. 6. Микрофотография среза мозга, окрашенного антителами к  $\mu$ -опиоидным рецепторам (MOR, красный цвет), к белкам раннего ответа c-fos (c-Fos, зеленый цвет) и DAPI (синий цвет). Стрелками показаны активные опиоидергические клетки

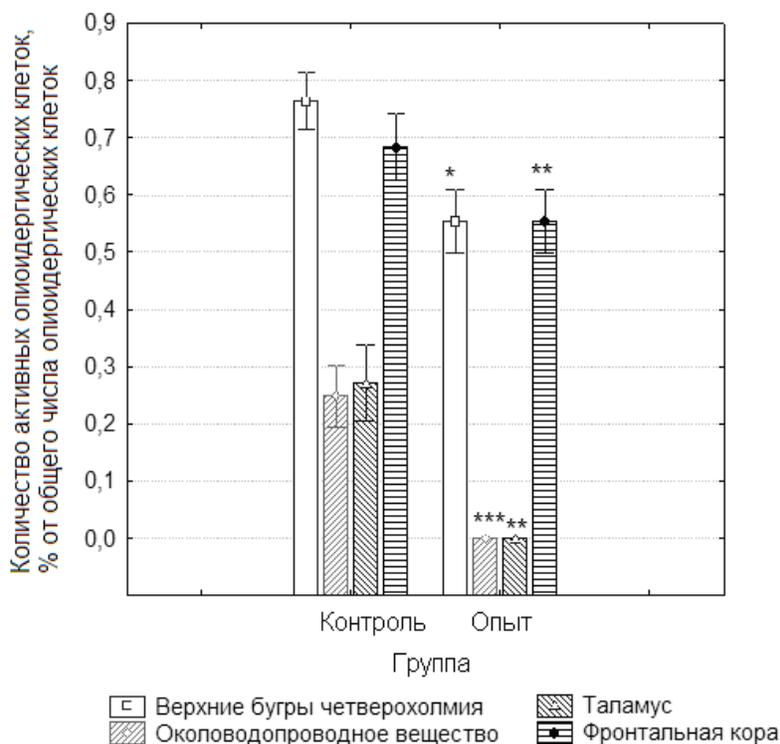


Рис. 7. Процент активных, т.е. экспрессирующих *c-fos*, опиоидергических клеток, в различных структурах мозга для опытной и контрольной групп крыс.

Статистическая значимость различий, критерий Манна – Уитни:

\*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$

Некоторые литературные данные также свидетельствуют о влиянии ГМС на опиоидную антиноцицептивную систему. Так, в работах Del Seppia [5, 6, 15, 23] исследовалось влияние ГМС на антиноцицептивные ответы мышей-самцов при стрессорном воздействии. ГМС создавалась путем экранирования естественного магнитного поля Земли. Мыши на 90 мин помещались в камеру, изготовленную из  $\mu$ -металла, где создавалось МП, сниженное приблизительно в 10 раз по сравнению с геомагнитным. Было показано, что антиноцицептивные ответы мышей, находящихся в гипомагнитных условиях, ниже по сравнению с мышами, находящимися в переменном магнитном поле, а также по сравнению с мышами, которым вводили антагонист опиатов – налоксон. Сходство эффектов налоксона, пребывания в переменном магнитном поле и в гипомагнитных условиях указывает на то, что магнитное поле, отличающееся от ГМП, имеет тормозное влияние на систему опиатов.

Результаты данного исследования показывают, что уменьшение антиноцицептивного ответа может быть получено не только нахождением живот-

ных в переменном магнитном поле, но также и после краткосрочного пребывания в почти нулевом МП.

Результаты Del Seppia были воспроизведены Cholericis и др. [23]. Было показано, что сокращение антиноцицептивного ответа на стрессорное воздействие геомагнитным экранированием – восстанавливаемое явление. Эффект не наблюдался для ГМС с нулевым вектором, созданным противоположно направленным искусственным магнитным полем. Также не было обнаружено уменьшения антиноцицептивного ответа, когда использовалась медная коробка, экранирующая электрический, но не магнитный компонент поля. Это доказывает специфику магнитно-связанных эффектов.

В ряде работ исследовано влияние экранирования ГМП непосредственно на болевую чувствительность. Прато и др. [32] продемонстрировали, что геомагнитное экранирование на 1 ч в день в течение 10 дней оказывает двухфазное влияние на болевой порог у нестрессуемых мышей с начальным уменьшением в течение первых 2 дней, сопровождаемых острым увеличением, достигающим максимума на 5-й день, и возвращением к прежнему уровню в течение 8 дней. Антиноцицептивные эффекты после введения налоксона и налтрексона, возможно, связаны с предотвращением передачи нервных сигналов к рецепторам опиатов ГМП [23].

Исследования А.С. Костюка и Н.А. Темурьянца [33] подтверждают данные о влиянии ГМС (электромагнитное экранирование) на болевую чувствительность. Исследования проводились на моллюсках *Helix Albescens*. Результаты исследований свидетельствуют о том, что экранирование ГМП на 1 ч/сут в течение 30 сут вызывает фазные изменения показателей болевого порога, связанные в его уменьшением на 1–5-е сут, увеличением на 6–13-е сут, возвращением к исходному уровню на 14–18-е сут и последующей стабилизацией на уровне, превышающем исходный на 29% [33]. Авторы связывают изменение болевой чувствительности с опиоидергической системой. Это подтверждают и полученные нами результаты.

### Заключение

Таким образом, проведенный анализ выявил выраженное влияние ГМС на агрессивное поведение в условиях хронического снижения гипогомагнитного поля, связанное с повышением агрессивности в гипогомагнитных условиях. Иммуногистохимический анализ показал отсутствие значимых различий между контрольной и опытными группами крыс по общему уровню экспрессии *c-fos*. Однако обнаружено снижение числа клеток, содержащих  $\mu$ -опиоидные рецепторы, под влиянием гипогомагнитной среды, наиболее выраженное в структурах таламуса и сером околотоводопроводном веществе, а также снижение активных, т.е. экспрессирующих, *c-fos* клеток под влиянием исследуемого фактора во фронтальной коре, таламусе, сером околотоводопроводном веществе и верхних буграх четверохолмия. Снижение

количества активных опиоидергических клеток свидетельствует о возможном повышении болевой чувствительности под воздействием ГМС, что могло являться причиной повышения агрессивности животных, находящихся в гипомагнитных условиях.

### Литература

1. Маров М.Я. Планеты Солнечной системы. М. : Наука, 1986. 320 с.
2. Любимов В.В., Рагульская М.В. Электромагнитные поля, их биотропность и нормы экологической безопасности // Успехи современной радиоэлектроники. 2004. № 3. С. 49–60.
3. Походзей Л.В. Гипомагнитные условия как неблагоприятный фактор производственной среды. М. : Медицина труда, 2004.
4. Гривенная Н.В. Анализ методов и методик коррекции влияния космического и солнечного электромагнитных полей на биологические объекты // Вестник СевКавГТУ. Сер. Естеств. науки. 2003. № 1(6). С. 163–168.
5. Del Seppia C., Luschi P., Ghione S. et al. Exposure to a hypogeomagnetic field or to oscillating magnetic fields similarly reduce stress-induced analgesia in C57 male mice // Life Sciences. 2000. Vol. 66, № 14. P. 1299–1306.
6. Del Seppia C., Ghione S., Luschi P. et al. Pain perception and electromagnetic fields // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. 2007. Vol. 31. P. 619–642.
7. Kakuda T. Inhibiting effects of theanine on caffeine stimulation evaluated by EEG in the rat // Biosci. Biotechnol. Biochem. 2000. № 64. P. 287–293.
8. Burger T., Lucova M., Moritz R.E. et al. Changing and shielded magnetic fields suppress c-Fos expression in the navigation circuit: input from the magnetosensory system contributes to the internal representation of space in a subterranean rodent // Journal of Royal Society Interface. 2010. Vol. 7. P. 1275–1292.
9. Nemet P., Altmann J., Marhold S. et al. Neuroanatomy of magnetoreception: the superior colliculus involved in magnetic orientation in a mammal // Science. 2001. Vol. 294. P. 366–368.
10. Бинги В.Н., Миляев В.А., Саримов Р.М., Заруцкий А.А. Влияние «нулевого» магнитного и электростатического полей на психофизиологическое состояние человека // Биомедицинские технологии и радиоэлектроника. 2006. № 8. С. 48–58.
11. Бинги В.Н., Саримов Р.М., Миляев В.А. Влияние компенсации геомагнитного поля на когнитивные процессы человека // Биофизика. 2008. Т. 53, № 5. С. 856–866.
12. Саримов Р.М., Бинги В.Н., Миляев В.А. Метод исследования влияния «магнитного вакуума» на цветовую память человека // Радиационная биология. Радиоэкология. 2005. Т. 45, № 4. С. 451–456.
13. Xiao Y., Wang Q., Xu M-L., Jiang J-C., Li B. Chicks incubated in hypomagnetic field need more exogenous noradrenaline for memory consolidation // Advances in Space Research. 2009. № 44. P. 226–232.
14. Zhang X., Li J.-F., Wu Q.-J., Li B., Jiang J.-C. Effects of hypomagnetic field on noradrenergic activities in the brainstem of golden hamster // Bioelectromagnetics. 2007. № 28. P. 155–158.
15. Del Seppia C., Mezzasalma L., Choleris E. et al. Effects of magnetic field exposure on open field behaviour and nociceptive responses in mice // Behavioural Brain Research. 2003. Vol. 144. P. 1–9.
16. Кривова Н.А., Труханов К.А., Замощина Т.А. и др. Повышение агрессивности крыс при экспозиции в условиях гипогеомагнитного поля // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2008. Т. 42, № 6/1. С. 30–32.

17. Губский Ю.П., Беленичев И.Ф., Павлов С.В. и др. Роль гена раннего реагирования *c-fos* в норме и нейродеструктивной патологии. Возможности фармакокоррекции нейропептидными лекарственными средствами // *Новости медицины и фармации*. 2008. Т. 244, № 9. С. 16–19.
18. VanElzakker M., Fevurly R.D., Breindel T., Spencer R.L. Environmental novelty is associated with a selective increase in Fos expression in the output elements of the hippocampal formation and the perirhinal cortex // *Learning and Memory*. 2008. Vol. 12, № 15. P. 899–908.
19. Dragunow M., Faull R. The use of *c-fos* as a metabolic marker in neuronal pathway tracing // *Journal of Neuroscience Methods*. 1989. Vol. 29, № 3. P. 261–265.
20. Сварник О.Е., Анохин К.В., Александров Ю.И. Распределение поведенчески специализированных нейронов и экспрессия транскрипционного фактора *c-Fos* в коре головного мозга крыс при научении // *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова*. 2001. Т. 51, № 6. С. 758–761.
21. Буреш Я., Бурешова О., Хьюстон Дж. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения. М.: Высш. шк., 1991. 399 с.
22. Eriksson J., Villa A. E.P. Event-related potentials in an auditory oddball situation in the rat // *Biosystems*. 2005. Vol. 79, is. 1–3. P. 207–212.
23. Choleris E., Del Seppia C., Thomas A.W. et al. Shielding, but not zeroing of the ambient magnetic field reduces stress-induced analgesia in mice // *Proceedings of the Royal Society of London*. 2002. Vol. 269. P. 193–201.
24. Del Seppia C., Ghione S., Luschi P. et al. Pain perception and electromagnetic fields // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2007. Vol. 31. P. 619–642.
25. Del Seppia C., Luschi P., Ghione S. et al. Exposure to a hypogeomagnetic field or to oscillating magnetic fields similarly reduce stress-induced analgesia in C57 male mice // *Life Sciences*. 2000. Vol. 66, № 14. P. 1299–1306.
26. Del Seppia C., Mezzasalma L., Messerotti M. et al. Simulation of the geomagnetic field experienced by the International Space Station in its revolution around the Earth: Effects on psychophysiological responses to affective picture viewing // *Neuroscience Letters*. 2006. 400. P. 197–202.
27. Halasz J., Toth M., Kallo I., Liposits Z., Haller J. The activation of prefrontal cortical neurons in aggression – A double labeling study // *Behavioural Brain Research*. 2006. Vol. 175. P. 166–175.
28. Одинак М.М., Живолупов С.А., Самарцев И.Н. Болевые синдромы в неврологической практике // *Журнал неврологии и психиатрии*. 2009. Вып. 109, № 9. С. 80–89.
29. Neymes P., Altmann J., Marhold S. et al. Neuroanatomy of Magnetoreception: The Superior Colliculus Involved in Magnetic Orientation in a Mammal // *Science*. 2001. Vol. 294. P. 366–368.
30. Neymes P., Burda H., Oelschlager H.H.A. Towards the neural basis of magnetoreception: a neuroanatomical approach. *Naturwissenschaften*. 2005. Vol. 92. P. 151–157.
31. Замоцина Т.А., Кривова Н.А., Ходанович М.Ю. и др. Влияние моделируемых гипомангнитных условий дальнего космического полета на ритмическую организацию поведенческой активности крыс // *Авиакосмическая и экологическая медицина*. 2012. Т. 46, № 1. С. 17–23.
32. Prato F.S. et al. Daily repeated magnetic field shielding induces analgesia in CD-1 mice // *Bioelectromagnetics*. 2005. Vol. 26. P. 109–117.
33. Костюк А.С., Темурьянц Н.А. Динамика болевой чувствительности моллюсков *Helix Albescens* в условиях продолжительного электромагнитного экранирования // *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Сер. Биология, химия*. 2009. Т. 22 (61), № 3. С. 75–82.

Marina Yu. Khodanovich<sup>1</sup>, Elizaveta V. Gul<sup>1,2</sup>, Anna E. Zelenskaja<sup>1</sup>,  
Edgar S. Pan<sup>1,2</sup>, Natalia A. Krivova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Research Institute of Biology and Biophysics of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

<sup>2</sup> *Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

### **EFFECT OF LONG-TERM GEOMAGNETIC FIELD WEAKENING ON AGGRESSIVENESS OF RATS AND OPIOIDERGIC NEURONS ACTIVATION**

*Geomagnetic field (GMF) is one of the most important environmental factors, but its effects are poorly understood. In the present study a model of long-term GMF weakening was created by compensation of the Earth's magnetic field to zero with Helmholtz coils. The experimental group of Wistar rats was placed in hypomagnetic conditions for 21 days, the control group was in the next room. The daily video recording of the experiment was carried out, and then it was used to evaluate the number of violent behavior acts. After the experiment a double immunostaining of frozen brain sections was performed. We used the antibodies to c-fos proteins, the immediately early genes products, as a marker of neuronal activation, and the antibodies to  $\mu$ -opioid receptors.*

*We found a significant increase in aggressiveness in experimental animals compared to the control group within 2–3 weeks of GMF deprivation. The double immunostaining of c-fos and  $\mu$ -opioid receptors showed a decrease in the number of opioidergic cells after GMF weakening. This decrease was significant in the thalamus and the periaqueductal grey matter. Also we revealed the reduced activity of opioidergic neurons that express c-fos neurons under hypogeomagnetic conditions. Significant differences between the experimental and the control group according to the level of active opioidergic neurons were found in the thalamus, the periaqueductal grey matter, the frontal cortex and the superior colliculus. No significant differences in general neuronal activation were detected.*

*A decrease in activation of opioidergic neurons may have resulted in increased pain sensitivity of rats and caused an increase in detected aggressive animal behavior.*

**Key words:** *magnetic field; aggressive behaviour; immunochemistry; immediate-early genes; c-fos, nociception; opioid receptors; pain; rats.*

*Received November 21, 2012*

## ЦИТОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 638.12(571.16)

doi: 10.17223/19988591/21/12

**Н.В. Островерхова, О.Л. Конусова, А.Н. Кучер,  
Ю.Л. Погорелов, Е.А. Белых, А.А. Воротов**

*Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)*

### **ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ (*Apis mellifera* L.) В РАЙОНЕ Д. ЛЕБОТЁР ЧАИНСКОГО РАЙОНА ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ**

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ  
(грант 12-04-32287 мол\_а).

*Исследована популяционно-генетическая структура медоносной пчелы в районе д. Леботёр Чаинского района Томской области. Проанализированы основные морфометрические показатели (длина хоботка и параметры крыла) и изучены особенности митохондриального генома (локус цитохромоксидаза I – цитохромоксидаза II) медоносной пчелы. Оценены информативность и значимость отдельных параметров и их сочетаний для определения породной принадлежности медоносной пчелы. Показано, что каждый отдельно взятый показатель не позволяет полно оценить состояние популяции. Митохондриальный маркер дает возможность определить происхождение особи только по материнской линии. Кубитальный индекс оказался значимым для анализа породного состава популяции, но в комплексе с генетическим маркером. Гангельный индекс является необходимым, но недостаточным показателем для оценки популяций медоносной пчелы. Только комплексный анализ различных морфометрических показателей и генетических особенностей медоносной пчелы обеспечивает более полное описание популяционно-генетической структуры. Современное состояние популяции медоносной пчелы на пасеке в д. Леботёр свидетельствует о необратимом процессе метисации пчел пасеки. Восстановление данной популяции пчел, обладающей генофондом среднерусской породы, возможно в случае максимальной замены гибридных пчел на чистопородных с дальнейшим постоянным контролем состояния генофонда и индивидуальным отбором пчелосемей на пасеке.*

**Ключевые слова:** медоносная пчела (*Apis mellifera* L.); экстерьерные признаки; митохондриальная ДНК; локус цитохромоксидаза I – цитохромоксидаза II; COI-COII; популяционно-генетическая структура.

### **Введение**

Породный состав медоносных пчел Томской области практически не изучался. Предполагается, что с начала XIX в. на территории, которая впоследствии вошла в состав Томской области, культивировалась среднерусская (темная лесная) пчела. По-видимому, пчел неоднократно ввозили

переселенцы из центральных и восточных губерний европейской части России. Однако в конце прошлого века для успешного и быстрого решения сельскохозяйственных задач на пасеки Томской области массово стали завозиться южные подвиды пчел с Кавказа. В результате многие семьи пчел на территории области имеют помесное происхождение и уже не обладают ценными качествами среднерусской породы [1].

Настоящая работа является частью комплексного исследования медоносной пчелы, включающего биологическую, хозяйственную и экологическую оценку пчелиных семей в Томской области. Исследования экстерьерных признаков рабочих пчел, проведенные на некоторых пасеках Томской области, показали, что культивируемые пчелы не имеют явной породной принадлежности [2]. Предварительные исследования митохондриального генома медоносных пчел некоторых пасек Томской области подтвердили помесное происхождение пчел на большинстве исследованных пасек [3].

В настоящем сообщении приведены результаты детального исследования пчел пасеки в д. Леботёр Чаинского района Томской области. Данная пасека, выделившаяся из состава крупного пчеловодческого совхоза, является личной и представляет собой типичную пасеку Томской области.

Цель исследования заключалась в более полной характеристике гибридных популяций пчел Томской области и оценке информативности морфометрических показателей для селекционных работ.

### **Материалы и методики исследования**

В ходе исследования были изучены комплекс экстерьерных признаков и особенности митохондриального генома рабочих пчел пасеки. Материалом служили рабочие пчелы, полученные с пасеки в д. Леботёр Чаинского района Томской области. Морфометрическими и молекулярно-генетическими методами изучено 54 особи рабочих пчел от 10 пчелосемей. Для молекулярно-генетического анализа были использованы образцы ДНК, выделенные из внутренних органов рабочих пчел.

*Морфометрический анализ.* Методами морфометрического анализа измерены длина хоботка и основные параметры правого верхнего крыла. Измерения проводили под бинокулярным микроскопом (МБС) с помощью окуляр-микрометра [2, 4, 5]. Были исследованы три показателя крыла: кубитальный индекс, или индекс крыла, гантельный индекс и дискоидальное смещение. Для анализа чистопородности пчел наиболее часто используется кубитальный индекс. Этот признак практически не подвергается сезонным изменениям и слабо коррелирует с другими экстерьерными признаками [6]. Результаты морфометрического исследования сравнивались с усредненными экстерьерными признаками рабочих особей разных пород пчел.

Статистическая обработка полученных результатов выполнена в программе StatSoft Statistica 6.0. Результаты исследований представлены в виде средних арифметических с ошибкой.

*Молекулярно-генетический анализ.* Для проведения молекулярно-генетического исследования от каждой пчелиной семьи отбирали по 5–6 рабочих особей, которые хранили в 96%-ном спирте при температуре 4°C. Выделение ДНК из индивидуальных особей проводили модифицированным методом экстракции смесью гуанидинтиоцианат-фенол-хлороформ [7–9]. Для этого у пчелы выделяли грудные мышцы, которые лизировали в охлажденном буфере, содержащем 4 М гуанидинтиоцианат, 25 мМ цитрат натрия, 100 мМ 2-меркаптоэтанол и 0,5% саркозил. Затем к лизату последовательно добавляли 0,1 объема 1 М трис-НСI-буфера (рН 8,0), равный объем водонасыщенного фенола (рН 8,0) и 0,2 объема смеси хлороформ – изоамиловый спирт (24:1) и энергично встряхивали в течение 15 мин. Затем смесь центрифугировали в течение 15 мин при 10000 g. Водно-солевую фазу, содержащую ДНК, осаждали добавлением 2 объемов 96%-ного этанола в присутствии 1/10 части 3 М ацетата натрия. Препарат ДНК выдерживали при температуре –20°C до оформления видимого осадка и центрифугировали 20 мин при 10000g. Осадок, содержащий ДНК, промывали 70%-ным этанолом, высушивали и растворяли в минимальном объеме ТЕ-буфера.

Выделенная ДНК анализировалась методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием праймеров, маркирующих межгенный локус цитохромоксидаза I – цитохромоксидаза II (COI-COII) митохондриального генома. Были использованы следующие последовательности праймеров [7]:

3' SACATTTAGAAATTCATTA, 5' ATAAATATAAATCATGTGGA

Полимеразная цепная реакция проводилась согласно описанной методике с модификациями [10]. Реакция проводилась в 20 мкл реакционной смеси, содержащей: 1 мкг ДНК, 2 мкл буфера (10×), 2 мкл MgCl<sub>2</sub>, 2 мкл смеси нуклеотидов dNTP, по 10 пМ каждого праймера, 2 единицы ДНК-полимеразы. Условия ПЦР включали первичную денатурацию (95°C), затем следовали 35 циклов, состоящих из денатурации (95°C – 1 мин), отжига праймеров (57°C – 2 мин), элонгации цепи (72°C – 2 мин); реакцию завершала финальная элонгация (72°C – 7 мин). Продукты амплификации фракционировали в 1,5%-ном агарозном геле, окрашивали в бромистом этидии, визуализировали в ультрафиолетовом свете и документировали с использованием специальной программы для визуализации гель-электрофореза.

Локус COI-COII включает концевые участки генов цитохромоксидазы I и II, ген тРНК и повторяющиеся элементы P и Q, имеющие длину 54 и 196 пар нуклеотидов (п.н.) соответственно (рис. 1). У среднерусской породы медоносной пчелы локус COI-COII включает 3'-конец гена цитохромоксидазы I – ген тРНК – P-элемент – Q-элемент – Q-элемент – 5'-конец гена цитохромоксидазы II (аллель PQQ) и имеет размер 600 пар нуклеотидов. Южные породы пчел (кавказская, карпатская) имеют локус COI-COII размером 350 пар нуклеотидов (аллель Q), включающий 3'-конец гена цитохромоксидазы I – ген тРНК – Q-элемент – 5'-конец гена цитохромоксидазы II (рис. 2). Структура межгенного локуса COI-COII митохондриальной ДНК позволяет установить происхождение пчел по материнской линии [7].

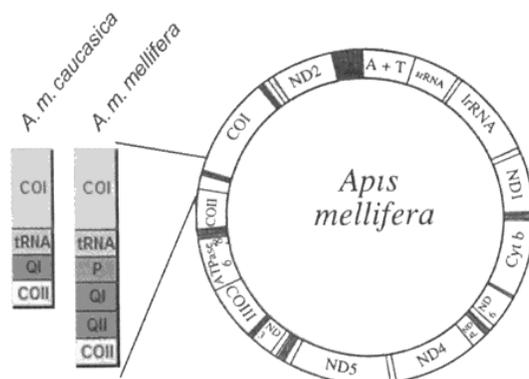


Рис. 1. Схема структуры локуса COI-COII митохондриальной ДНК медоносной пчелы

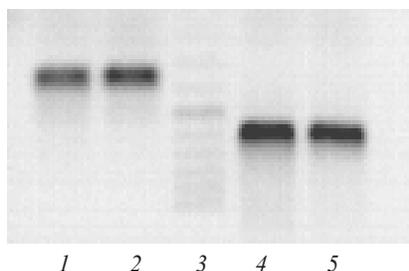


Рис. 2. Результаты электрофоретического разделения продуктов ПЦР со специфическими праймерами для выявления полиморфизма локуса COI-COII мтДНК медоносной пчелы. Дорожки 1 и 2 – образцы ДНК южных пород (размер фрагмента 350 п.н.); 4 и 5 – образцы ДНК среднерусской породы (600 п.н.); 3 – маркер длин фрагментов ДНК (самый яркий фрагмент соответствует 500 п.н.)

## Результаты исследования и обсуждение

**Морфометрический анализ.** Особи пчел различались по морфометрическим параметрам: лишь небольшой процент особей имел экстерьерные признаки, характерные либо для среднерусских пчел (13%), либо соответствовали южным породам пчел (7%). Большинство особей представляло собой помеси с признаками как среднерусской, так и южных пород медоносной пчелы.

Длина хоботка исследованных пчел оказалась довольно короткой и составила в среднем  $5,61 \pm 0,081$  мм, т.е. хоботок не соответствует ни среднерусской, ни южным породам медоносной пчелы (табл. 1).

Полученные данные согласуются с исследованиями, проведенными ранее на пасеках Томской области [2], согласно которым отличительной осо-

бенностью «местных» пчел, характерной как для группы особей с признаками среднерусских, так и для группы помесных, является довольно короткий хоботок. Вероятно, длина хоботка местных пчел определяется прежде всего экологическими условиями их обитания. Возможно, небольшая длина хоботка компенсируется доступностью нектара большинства растений лугов, лесных колков и опушек, составляющих основу кормовой базы пчёл многих пасек.

Если результаты измерений длины хоботка однозначно не указывают на породную принадлежность исследуемых пчел, то данные промеров крыла позволяют более точно определить их породную принадлежность. Анализ отдельных морфометрических показателей крыла (кубитальный индекс, гантельный индекс, дискоидальное смещение) у рабочих пчел пасеки д. Леботёр показал, что исследуемые пчелы представляют собой помеси. По величине средних значений кубитального и гантельного индексов, а также дискоидального смещения пчелы пасеки в д. Леботёр соответствуют гибридам среднерусской пчелы с южными расами (табл. 1).

Таблица 1

**Экстерьерные признаки рабочих пчел на пасеке в д. Леботёр**

Признак	Среднее значение признака (n = 54)	Минимальное значение признака	Максимальное значение признака
Длина хоботка, мм	5,61 ± 0,081	4,50	6,50
Кубитальный индекс, %	53,27 ± 1,36	34,62	87,50
Гантельный индекс, отн. ед.	0,864 ± 0,012	0,621	1,016

Представлены вариационные кривые значений кубитального (рис. 3) и гантельного (рис. 4) индексов. Кривая распределения значений кубитального индекса всех пчел пасеки отличается от нормального и характеризуется наличием двух «высоких» и двух небольших пиков. Первый «высокий» пик, расположенный между значениями кубитального индекса от 44 до 52%, соответствует южным породам пчел. Второй пик, имеющий границы 54–60%, указывает на наличие на данной пасеке гибридных пчел и влияние южных пород медоносной пчелы. Незначительные пики в зоне значений кубитального индекса более 60% показывают присутствие на пасеке пчел среднерусской породы.

Кривая распределения значений гантельного индекса всех пчел пасеки также отличается от нормального, но характеризуется более плавной кривой с несколькими пиками, соответствующими южным, гибридным и среднерусским пчелам (рис. 4). Вертикальная линия, проходящая через значение 0,923, показывает верхнее значение гантельного индекса для среднерусской породы.

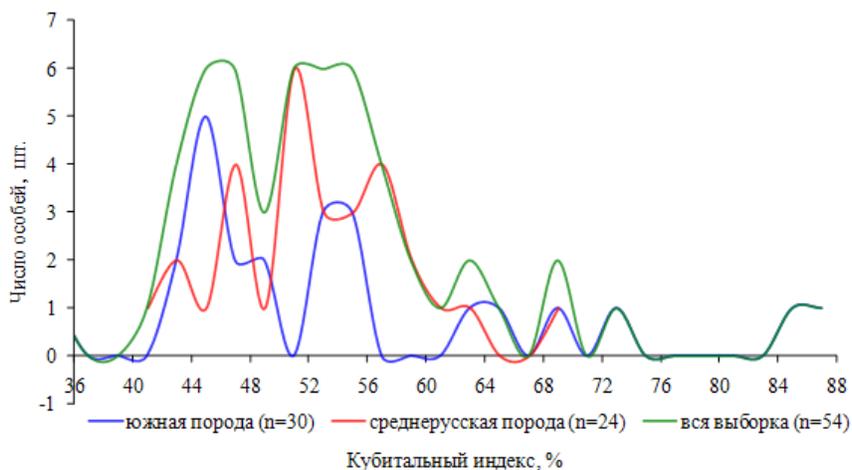


Рис. 3. Кривые распределения значений кубитального индекса для всей выборки, для среднерусской породы и южных пород пчёл, установленных по локусу COI-COII мтДНК

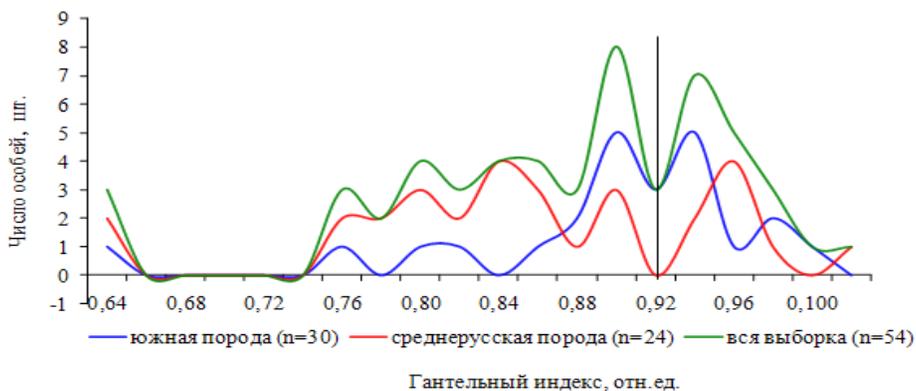


Рис. 4. Кривые распределения значений гантельного индекса для всей выборки, для среднерусской породы и южных пород пчёл, установленных по локусу COI-COII мтДНК

Представляет интерес анализ сочетаний исследованных морфологических признаков у пчел пасеки (табл. 2). Из 54 проанализированных особей одновременно все три признака (кубитальный и гантельный индексы, дискоидальное смещение), характерные для среднерусской породы, встречались у 7 особей, что составило приблизительно 13%, тогда как только 4 особи, т.е. 7,4%, имели все исследованные признаки, характерные для южных пород (табл. 2). Преобладало число особей с двумя признаками среднерусской породы и одним признаком южной породы – 28 образцов пчел, т.е. таким сочетанием признаков характеризовались более 50% особей, причем у боль-

шинства из них (24 образца) сочетались гантельный индекс и дискоидальное смещение.

Таблица 2

**Сочетание морфометрических показателей, характерных для южной и среднерусской пород, у пчел пасеки д. Леботёр**

Сочетание признаков у особей	Кол-во пчел с данными признаками к общему числу, шт. (%)	
3 признака одной породы	$x_c^1 + x_c^2 + x_c^3$	7 (12,96)
	$x_{ю}^1 + x_{ю}^2 + x_{ю}^3$	4 (7,40)
	Всего	11 (20,36)
2 признака среднерусской и 1 признак южной пород	$x_c^1 + x_c^2 + x_{ю}^3$	2 (3,70)
	$x_c^1 + x_{ю}^2 + x_c^3$	2 (3,70)
	$x_{ю}^1 + x_c^2 + x_c^3$	24 (44,44)
	Всего	28 (51,86)
2 признака южной и 1 признак среднерусской пород	$x_c^1 + x_{ю}^2 + x_{ю}^3$	0
	$x_{ю}^1 + x_c^2 + x_{ю}^3$	8 (14,81)
	$x_{ю}^1 + x_{ю}^2 + x_c^3$	7 (12,96)
	Всего	15 (27,77)

*Примечание.*  $x^1, x^2, x^3$  – показатели кубитального индекса, гантельного индекса и дискоидального смещения соответственно; с – признак, характерный для среднерусской породы, ю – признак, характерный для южной породы.

В ряде исследований морфометрических параметров медоносных пчел оценивается информативность различных показателей крыла, включая кубитальный и гантельный индексы, дискоидальное смещение. Отмечается, что диагностическое значение отдельных морфометрических показателей крыла требует пересмотра. Однако указывается высокая информативность отдельных морфометрических показателей только при их комплексном использовании [5].

*Молекулярно-генетический анализ.* Пчелы, исследованные морфометрически, были также проанализированы молекулярно-генетическими методами (рис. 2). Было выявлено два аллеля локуса COI-COII мтДНК: аллель RQQ, соответствующий среднерусской породе, был обнаружен у 24 особей (44,44%); аллель Q, соответствующий южным породам пчел, выявлен в 30 образцах (55,56%). Поскольку передача митохондриального генома у пчел происходит только по «материнской» линии, полученные результаты отражают вклад в структуру генофонда пасеки д. Леботёр среднерусской и южных пород только по линии самок.

*Сочетание морфометрических и молекулярно-генетических показателей.* Интересные результаты удалось получить при комплексной оценке показателей, как морфометрических, так и молекулярно-генетических. Разделение всей выборки пчел на группы по генетическому маркеру COI-COII мтДНК – среднерусская порода (аллель RQQ) и южные породы (аллель Q) –

и построение соответствующих кривых распределения позволили детализировать полученные результаты (см. рис. 3 и 4). Кривая распределения значений кубитального индекса для группы особей, соответствующей по данному генетическому маркеру южным породам, показала пик с «горбом» в районе значений кубитального индекса 44–52%, что соответствует южным породам; второй пик в районе значений кубитального индекса, равных 54–58%, является показателем гибридных форм (см. рис. 3).

Кривая распределения значений кубитального индекса для группы особей, соответствующей по генетическому маркеру среднерусской породе, имеет также несколько пиков: небольшой пик в районе значений кубитального индекса 42–46% соответствует карпатской породе; «высокий» пик в районе 50–52% указывает на южную желтую кавказскую породу; второй «высокий» пик, расположенный в зоне значений кубитального индекса выше 58%, указывает на среднерусскую породу (см. рис. 3).

Таким образом, полученные результаты показывают на вклад отдельных пород медоносной пчелы в формирование гибридных форм и популяции в целом. По-видимому, карпатская порода медоносной пчелы, активно завозимая на пасеки области, вносит определенный вклад в формирование помесных форм. Среднерусская пчела также образует гибридные формы с желтой кавказской породой.

Кривые распределения значений гантельного индекса пчел двух групп, выделенных по генетическому маркеру, характеризуются некоторой противофазностью, кроме зоны значений 0,88–0,94 отн. ед., видимо, соответствующей гибридным пчелам.

Согласно данным морфометрического и молекулярно-генетического анализа, морфометрическими признаками, наиболее согласованными со среднерусской породой, выявленной по локусу COI-COII мтДНК, являются гантельный индекс и дискоидальное смещение, тогда как кубитальный индекс оказался наименее информативным параметром (табл. 3).

Таблица 3

**Количество пчел, соответствующее среднерусской и южной породам по отдельным морфометрическим показателям и маркеру COI-COII мтДНК (n = 54)**

Показатель	Среднерусская порода (аллель PQQ)	Южные породы (аллель Q)
Локус COI-COII	24 (0,4444 ± 0,0676)	30 (0,5556 ± 0,0676)
Кубитальный индекс	6 (11,11)	25 (46,29)
Гантельный индекс	17 (31,48)	6 (11,11)
Дискоидальное смещение	13 (24,07)	3 (5,56)

Большинство особей (55,56%) относится к южной породе пчел по генетическому маркеру. Однако не обнаружено ни одной особи, имеющей полное соответствие южной породе как по генетическому маркеру, так и по морфометрическим показателям (табл. 4). Показан небольшой процент пчел

(14,8%), имеющих аллель Q и два «южных» морфометрических признака. В подавляющем большинстве случаев (18 образцов) особи, имеющие аллель Q, обнаружили два морфометрических признака, характерные для среднерусской породы (33,3%).

Полное соответствие пчел среднерусской породе, как по генетическому маркеру, так и по морфометрическим показателям, обнаружено только у трех особей (5,6%). У 10 особей (18,5%), имеющих аллель PQQ, выявлено два признака, характерных для среднерусской породы, и один – для южной (табл. 4).

Таблица 4

Соотношение морфометрических показателей у особей с различными генетическими вариантами по локусу COI-COII мтДНК

Сочетание признаков, характерных для разных пород	мтДНК	Аллель PQQ		Аллель Q	
		среднерусская	южная	среднерусская	южная
	Порода	Количество особей, шт. (%); всего 24 (44,44)		Количество особей, шт. (%); всего 30 (55,56)	
3 признака $x^1+x^2+x^3$	3 (5,6)	4 (7,4)	4 (7,4)	0 (0,0)	
2 признака, всего В том числе:	10 (18,5)	7 (13,0)	18 (33,3)	8 (14,8)	
$x^1+x^2$	1 (1,9)	1 (1,9)	1 (1,9)	6 (11,1)	
$x^1+x^3$	2 (3,7)	6 (11,1)	0	2 (3,7)	
$x^2+x^3$	7 (13,0)	0	17 (31,5)	0	
1 признак, всего	7 (13,0)	10 (18,5)	8 (14,8)	18 (33,3)	

Примечание.  $x^1, x^2, x^3$  – показатели кубитального индекса, гантельного индекса и дискоидального смещения соответственно.

По мтДНК среднерусская и южные породы могут быть строго идентифицированы. Однако на пасеке д. Леботёр у особей пчел практически не регистрируется соответствие данных по мтДНК и морфометрических показателей, характерных для соответствующих пород. Это указывает на процесс метисации среднерусской и южных пород в популяции медоносной пчелы на данной пасеке.

Процесс «вытеснения генов» у пчел среднерусской породы менее масштабный, поскольку среди особей, обладающих характерным для данной породы локусом COI-COII, зарегистрирован меньший процент пчел с морфометрическими признаками, характерными для южных пород, по сравнению с аналогичными данными, показанными для пчел с локусом Q. Возможной причиной данной ситуации являются особенности формирования популяции пчел: южные породы стали завозиться на пасеки недавно и доля новых пчелосемей южных пород от общего числа пчелосемей пасеки была незначительной.

## Заключение

Для характеристики популяции пчел пасеки д. Леботёр были использованы как морфометрические, так и генетические маркеры. Каждый отдельно взятый показатель не дает возможности полно оценить состояние популяции. Митохондриальный маркер позволяет однозначно определить происхождение особи, но только по линии самки. Кубитальный индекс – достаточно информативный показатель чистопородности медоносной пчелы. Для анализа породного состава в гибридных популяциях кубитальный индекс наиболее значим в сочетании с генетическим маркером, поскольку позволил детализировать вклад отдельных пород в формирование популяции в д. Леботёр. Гантельный индекс является необходимым, но недостаточным показателем для оценки популяций медоносной пчелы. Возможно, в сочетании с дискоидальным смещением он позволит охарактеризовать популяцию более детально.

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о том, что только комплексный анализ (различные морфометрические показатели в сочетании с генетическими маркерами) обеспечивает более полное описание популяционно-генетической структуры медоносной пчелы.

Полученные результаты современного состояния популяции медоносной пчелы на пасеке в д. Леботёр позволяют рассматривать процесс метисации пчел пасеки как необратимый. Восстановление данной популяции пчел, обладающей генофондом среднерусской породы, возможно в случае максимальной замены гибридных пчел на чистопородных с дальнейшим постоянным контролем состояния генофонда и индивидуальным отбором пчелосемей на пасеке.

*Особая благодарность д-ру биол. наук, руководителю научно-исследовательской лаборатории биотехнологии и биоинженерии О.В. Карначук за помощь в проведении экспериментальной части работ.*

## Литература

1. Конусова О.Л., Погорелов Ю.Л., Островерхова Н.В. и др. Медоносная пчела и пчеловодство в Томской области: прошлое, настоящее и будущее // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 4 (8). С. 15–27.
2. Конусова О.Л., Погорелов Ю.Л., Островерхова Н.В. и др. Биологическая и хозяйственная оценка семей медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) в некоторых районах Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 1 (9). С. 29–41.
3. Островерхова Н.В., Конусова О.Л., Погорелов Ю.Л. и др. Характеристика митохондриального генома медоносной пчелы *Apis mellifera* L. (Hymenoptera : Apidae) в популяциях Томской области // Материалы II Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. СПб., 2010. С. 110.
4. Аллатов В.В. Породы медоносной пчелы. М. : МОИП, 1948. 183 с.
5. Островерхова Г.П., Конусова О.Л., Погорелов Ю.Л. Биологическая и хозяйственная оценка пчелиной семьи (*Apis mellifera* L.) : метод. пособие. Томск : НТЛ, 2005. 76 с.

6. Шарунов А.Я. К вопросу изучения изменчивости морфологических параметров крыльев медоносной пчелы // Материалы международной конференции «Пчеловодство – XXI в.». М., 2008. С. 388–392.
7. Никоноров Ю.М., Беньковская Г.В., Постряков А.В. и др. Использование метода ПЦР для контроля чистопородности пчелосемей *Apis mellifera mellifera* L. в условиях Южного Урала // Генетика. 1998. № 11. С. 1574–1577.
8. Николенко А.Г., Постряков А.В. Полиморфизм локуса COI-COII митохондриальной ДНК медоносной пчелы *Apis mellifera* L. на Южном Урале // Генетика. 2002. № 4. С. 458–462.
9. Reineke A., Karlovsky P., Zebitz C.P.W. Preparation and purification of DNA from insects for AFLP analysis // Insect Mol. Biol. 1998. Vol. 7, № 1. P. 95–99.
10. Ильясов Р.А. Полиморфизм *Apis mellifera mellifera* L. на Урале : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2006. 22 с.

Поступила в редакцию 17.10.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 1 (21). P. 161–172*

doi: 10.17223/19988591/21/12

Nadezda V. Ostroverkhova, Olga L. Konusova, Aksana N. Kucher,  
Yury L. Pogorelov, Elena A. Belykh, Aleksandr A. Vorotov

*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

#### POPULATION GENETIC STRUCTURE OF HONEY BEE (*Apis mellifera* L.) IN THE VILLAGE OF LEBOTER IN CHAINSKIY DISTRICT OF TOMSK REGION

*This work is a part of a complex study of honeybee, including biological, economic and environmental assessment of bee colonies in Tomsk region. The aim of this study is a more detailed characterization of hybrid populations of bees on the example of the village of Leboter in Chainskiy district of Tomsk region, as well as informative assessment of morphometric parameters. The complex of the exterior features (proboscis length and basic wings parameters) and features of the mitochondrial genome (locus cytochrome oxidase I-cytochrome oxidase II, COI-COII) in worker bees was studied.*

*The analysis of primary morphometric parameters of the wing (cubital index, dumb-bell index and others) of worker bees in the bee-farm showed that the bees under examination were hybrids. By molecular genetic methods two variants of locus COI-COII mtDNA were found in 54 studied samples: sequence PQQ, corresponding to the Mid-Russia breed, in 44.44% of individuals and sequence Q, corresponding to the southern breed, in 55.56%. However, the conformity of data on mtDNA and morphometric parameters, characteristic for the respective breeds, was not practically registered on the honey bee population in the Leboter Village bee-farm. This indicates the process of cross-breeding of the Mid-Russia breed and southern species in the population of honeybees in this bee-farm. The process of “repression of genes” in the Mid-Russia breed bees is smaller-scale, as among individuals possessing the “mid-russian” locus COI-COII (PQQ), registered a lower percentage of bees with morphometric features characteristic of the southern species, compared with similar data shown for the “southern” variant Q of the locus COI-COII. A possible reason for this situation is the peculiarities of the formation of this bee population: the southern races have been delivered to bee-farm recently, and the percentage of new bee colonies of the “southern” bees to total apiary bee colonies has been insignificant.*

*It was demonstrated that individual parameters do not ensure full evaluation of population conditions. The mitochondrial marker allows determining the origin of a species only on the maternal side. The cubital index appeared to be more significant for analysis of the breed structure of a population, but only in combination with the genetic marker. The dumb-bell index is an essential, but insufficient parameter to evaluate a honey bee population. Only complex analysis of different morphometric features and genetic peculiarities of the honey bee ensures a more complete description of the population genetic structure. The current condition of the honey bee population in the Leboter Village bee-farm indicates irreversible miscegenation processes in bees at the bee-farm. Recovery of the bee population that possesses the gene pool of the Mid-Russia breed, is possible if hybrid bees are maximally replaced by purebred bees, provided that the gene pool condition is then continually controlled and honey-bee colonies are individually selected at the bee-farm.*

**Key words:** honey bee (*Apis mellifera* L.); exterior features; mitochondrial DNA; locus COI-COII; population genetic structure.

*Received October 17, 2012*

УДК 575.1:576.3

doi: 10.17223/19988591/21/13

К.Е. Усов<sup>1,2</sup>, И.Э. Вассерлауф<sup>2</sup>, А.А. Коханенко<sup>2</sup>,  
Д.И. Олюшина<sup>1</sup>, М.С. Саруханян<sup>1</sup>, В.Н. Стегний<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

<sup>2</sup>Научно-исследовательский институт биологии и биофизики  
Томского государственного университета (г. Томск)

## АНАЛИЗ ТРЕХМЕРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОЛИТЕННЫХ ХРОМОСОМ В ЯДРАХ ТРОФОЦИТОВ *Drosophila virilis* (Diptera: Drosophilidae)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-31202-мол\_а), а также при частичной финансовой поддержке гранта ФЦП № 2012-1.1-12-000-1001-039 и стипендии Президента РФ СП-1037.2013.4.

Проведена 3D FISH (трехмерная флуоресцентная *in situ* гибридизация) библиотеки ДНК хромосомного центра политенных хромосом *D. virilis* (DvirIII) с хроматином трофоцитов на разных стадиях политенизации. В результате была изучена трехмерная организация районов прицентромерного гетерохроматина хромосом в трофоцитах *D. virilis* на протяжении всех стадий политенизации. Обнаружено, что на протяжении всех стадий политенизации  $\alpha$ -гетерохроматин остается компактным и не метится ДНК-зондом. В то же время  $\beta$ -гетерохроматин интенсивно метится и проявляет некоторую динамику в расположении в пространстве ядра по отношению к  $\alpha$ -гетерохроматину. Установлено, что на протяжении всех стадий политенизации сохраняется хромосомная организация ядер трофоцитов.

**Ключевые слова:** *Drosophila virilis*; политенные хромосомы; трофоциты яичников; гетерохроматин; хромосомный центр; микродиссекция.

### Введение

Проблема пространственной организации генома возникла в то же время, что и современная генетика, но была незаслуженно забыта в связи с активным развитием представлений о том, что только первичная последовательность ДНК определяет работу генома. В настоящее время, когда прочитаны геномы многих организмов, стало ясно, что значительная часть генома не несет очевидной информации. Считается, что именно некодирующая ДНК, представленная по большей части гетерохроматиновыми районами, ответственна за укладку остальной части генома [1, 2]. Гетерохроматин представлен в основном умеренными и высокоповторными последовательностями ДНК, которые связаны со специфическим набором гистоновых и негистоновых белков. Считается, что эпигенетические механизмы играют роль в обеспечении трехмерной организации хромосом в пространстве ядра. Расположение генетического материала в пространстве ядра во многом определяет

его транскрипционный статус. Следовательно, изучение пространственной организации хромосом и районов прицентромерного гетерохроматина в клеточном ядре является актуальной задачей.

Виды рода *Drosophila* являются удобным объектом для изучения вопросов, касающихся пространственной организации хромосом в интерфазном ядре, так как имеют крупные и хорошо структурированные политенные хромосомы. Было показано, что особое значение имеет исследование архитектуры ядер именно в генеративной клеточной системе [3–5]. Архитектура ядер трофоцитов яичников *Drosophila* видоспецифична и определяется взаимоотношением хромосом между собой и главным образом с ядерной оболочкой. Кроме того, прицентромерный гетерохроматин политенных хромосом трофоцитов реплицируется в значительно большей степени, чем прицентромерный гетерохроматин политенных хромосом слюнных желез [6].

Предполагают, что видовые различия в архитектуре хромосом трофоцитов яичников могут предопределяться видовыми различиями в количестве гетерохроматина [7]. Чем больше локализовано гетерохроматинового материала в прицентромерных участках политенных хромосом, тем больше вероятность образования общего хромоцентра. Для *Drosophila virilis* (Sturtevant, 1916) характерен общий хромоцентр, состоящий из  $\alpha$ - и  $\beta$ -гетерохроматина как в ядрах слюнных желез [8], так и в ядрах трофоцитов [9, 10], что связано с наличием большого количества прицентромерного гетерохроматина. Хромоцентральный принцип организации хромосом трофоцитов характеризует наиболее древние (стволовые) виды [4]. Согласно известным филогенетическим схемам группы *D. virilis* [11, 12], именно *D. virilis* и *D. kanekoi* (Watabe, Higuchi, 1979) занимают анцестральное положение. Ранее у 12 видов группы *D. virilis* нами было выявлено четыре морфологических типа архитектоники ядер трофоцитов: с хромоцентральной организацией, с диффузным хромоцентром, с хромосомами, рассредоточенными в пространстве ядра, и с хромосомами, имеющими контактирование прицентромерными участками хромосом с оболочкой ядра [10]. Эти результаты были получены на «полудавленных» препаратах, и поэтому можно было оценивать только наличие или отсутствие хромоцентральной организации и ассоциацию хромосом по отношению друг к другу.

Целью настоящих исследований являлось изучение трехмерной организации районов прицентромерного гетерохроматина хромосом в трофоцитах *D. virilis* на протяжении всех стадий политенизации: от первичных политенных ядер с ретикулярной структурой к оформленным политенным хромосомам и вторичным политенным ядрам с ретикулярной структурой.

### Материалы и методики исследования

Материалом исследований служили яичники 3–4-суточных самок лабораторной линии *D. virilis*, а также слюнные железы личинок 4-го возраста данной линии.

### Цитологические препараты

Для приготовления препаратов политенных хромосом для микродиссекции использовали слюнные железы личинок лабораторной линии *D. virilis*.

Слюнные железы выделяли в 0,7%-ном растворе NaCl, давили под покровным стеклом в 45%-ном растворе уксусной кислоты. Препараты замораживали в жидком азоте 10–15 мин, затем покровное стекло удаляли, а препарат проводили через этиловый спирт с повышением концентрации: 50, 70, 96% по 10–15 мин. Препараты политенных хромосом клеток слюнных желез для микродиссекции готовили на покровных стеклах (60×24 мм).

Для приготовления воздушно-сухих препаратов политенных хромосом для гибридизации *in situ* использовались яичники самок *Drosophila* в возрасте 3–4 сут. Яичники выделяли в 0,7%-ном растворе NaCl и фиксировали в растворе Карнуа (96%-ный этанол и ледяная уксусная кислота – 3:1). Затем яичники инкубировали в 45%-ной уксусной кислоте в течение 5 мин, накрывали покровным стеклом и раздавливали. Все дальнейшие процедуры выполняли по стандартному протоколу [13].

### Микродиссекция хромоцентра *D. virilis* и амплификация ДНК хромоцентра

Для получения набора фрагментов ДНК из хромоцентра политенных хромосом ядер трофоцитов яичников *D. virilis* был использован метод микродиссекции. Микродиссекцию проводили на инвертированном микроскопе Axiovert 200 «Carl Zeiss» (Германия), оснащенный микроманипулятором MN-4 «Narishigae» (Япония), в стерильных условиях специально приготовленными для этого микродиссекционными иглами. Диссектированный материал переносили в коллекционную каплю (20–40 нл), помещенную в силиконизированную микропипетку. Коллекционная капля содержала 10 мМ Трис HCl (pH 7,5), 10 мМ NaCl, 0,1% SDS, 30%-ный глицерин, 500 мкг/мл протеиназы К. Во время сбора микропипетка находилась во влажной камере при комнатной температуре. По завершении сбора необходимого числа копий хромосомных районов пипетку с диссектированным хромосомным материалом переносили в стальную коробку, помещенную в водяную баню (60°C) на 2 ч. Амплификация диссектированного материала с частично вырожденным праймером DOP-ПЦР проводилась, как описано ранее [14].

### Флуоресцентная *in situ* гибридизация

*Введение метки в ДНК микродиссекционных ДНК-библиотек.* ДНК метили прямым флуорохромом в 17 циклах полимеразной цепной реакции, чтобы получить ДНК-зонд. 1 мкл DOP-библиотеки добавляли к 19 мкл ПЦР-смеси: 10× ПЦР-буфер с MgCl<sub>2</sub>, 2,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 200 мкМ дАТФ, дЦТФ,

дГТФ и 100 мкМ дТТФ и 100 мкМ Тамра-5'-dUTP, 2 мкМ DOP-праймера и 0,5 ед. Ampli Taq ДНК-полимеразы. ПЦР проводили в режиме: денатурация 94°C – 1 мин; отжиг 56°C – 1,5 мин; элонгация цепей при 72°C – 2 мин; с завершающей элонгацией цепей при 72°C – 8 мин.

*Флуоресцентная гибридизация in situ.* Все этапы FISH проводили согласно стандартному протоколу [15]. Хромосомы окрашивали флуоресцентным красителем DAPI, растворенном в антиокислительном агенте Vectashield. Анализ и регистрацию результатов проводили с помощью флуоресцентного микроскопа Zeiss AxioImager (Zeiss, Германия), CCD-камеры AxioCam и программного обеспечения AxioVision LE Rel. 4.5.

### **3D флуоресцентная in situ гибридизация (3D FISH)**

#### *Фиксация ткани:*

1. Выделяли материал (яичники *D. virilis*) в 1×PBS (Phosphate Buffered Saline, фосфатный буфер) и переносили затем в микроцентрифужную пробирку (1,5 мл) на лед. Таким образом, были выделены яичники из 14 самок лабораторной линии *D. virilis*.

2. Фиксировали в 4%-ном параформальдегиде в PBT (0,1%-ный Tween 20 в 1×PBS) 20 мин при комнатной температуре.

*Пре-гибридизация.* Ткань инкубировали в растворе РНКазы А (100–200 мкг/мл) в PBT в течение 2 ч при комнатной температуре. Далее ткань переносили в PBS-Tr (0,3% Triton X-100 в PBS) и инкубировали в течение 1 ч при комнатной температуре. Затем материал помещали в гибридизационную смесь (50%-ный формамид, 10%-ный декстрансульфат, 1%-ный Tween 20 в 2×SSC (ph 7,0)), предварительно проведя через 3 раствора гибридизационной смеси: PBS-Tr в соотношениях 1:5, 1:1, 5:1 последовательно по 20 мин в каждом.

*Гибридизация.* ДНК-зонд растворяли в гибридизационной смеси, денатурировали при температуре 85°C 15 мин и переносили на лед. Денатурацию ДНК в трофоцитах проводили в термомиксере в течение 20 мин при 80°C и постоянном покачивании с частотой 450 об./мин. После денатурации пробирки с тканью переносили на лед.

В микроцентрифужную пробирку с тканью добавляли денатурированные ДНК-зонды и проводили совместную денатурацию при 80°C и покачивании с частотой 450 об./мин в течение 15 мин. Гибридизацию проводили при 37°C и покачивании с частотой 450 об./мин в течение 14–17 ч.

*Постгибридизационная отмывка.* Материал отмывали в отмывочных буферах по 20 мин в каждом при постоянном покачивании с частотой 800 об./мин. Отмывку проводили последовательно в растворе **1** (50%-ный формамид; 2×SSC; 0,3%-ный CHAPS) дважды, растворе **2** (40%-ный формамид; 2×SSC; 0,3%-ный CHAPS), растворе **3** (30%-ный формамид в PBT), растворе **4** (20%-ный формамид в PBT) при 37°C; отмывки в растворе **5** (10%-ный формамид

в PBT), растворе 6 (PBT) и растворе 7 (PBS-Tr) выполняли при комнатной температуре.

Далее добавляли в микроцентрифужную пробирку с материалом каплю DAPI-Vectashield и трясли ночь на ротационном перемешивателе при комнатной температуре.

*Приготовление препаратов.* Помещали материал на предметное стекло и заключали в камеру, образованную покровным стеклом, приклеенным к предметному стеклу двусторонним скотчем и заполненную DAPI-Vectashield. Приготовленный подобным образом препарат предотвращает деформацию клеток и позволяет проводить микроскопию объемных ядер. Анализ и регистрацию результатов проводили с помощью флуоресцентного микроскопа AxioImager Z1, конфокальной насадки ApoTome, CCD-камеры AxioCam и программного обеспечения AxioVision LE Rel. 4.5. «Carl Zeiss» (Германия). В результате был проведен анализ трехмерной организации районов прицентромерного гетерохроматина политенных хромосом в 47 ядрах трофоцитов *D. virilis*.

### Результаты исследования и обсуждение

*Получение район-специфичной библиотеки ДНК хромоцентра политенных хромосом *D. virilis*.* Для того чтобы изучить трехмерную организацию районов прицентромерного гетерохроматина политенных хромосом в трофоцитах *D. virilis*, необходимо маркировать эти районы. Для решения этой задачи был использован метод микродиссекции. При помощи данного метода был диссектирован хромоцентр политенных хромосом *D. virilis* (рис. 1).

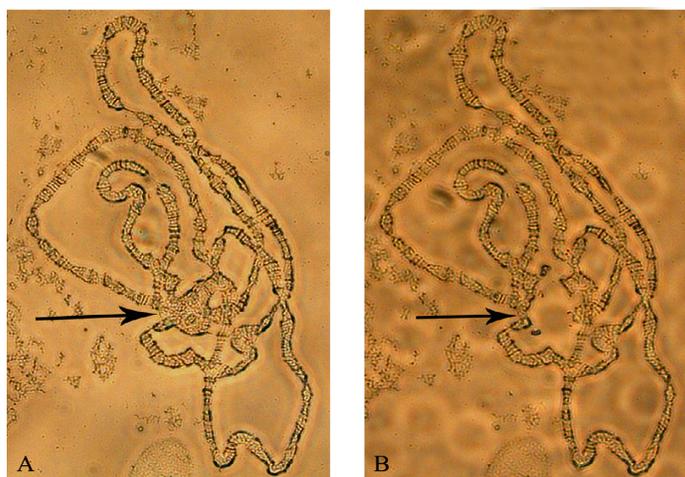


Рис. 1. Микродиссекция хромоцентра политенных хромосом клеток слюнных желез *D. virilis*: *A* – до проведения микродиссекции; *B* – после проведения микродиссекции. Стрелкой указан район диссектирования

Затем диссектированный материал хромоцентра амплифицировали с помощью ПЦР с частично вырожденным праймером (DOP-ПЦР) и получили район-специфичную библиотеку ДНК, размер фрагментов которой варьирует приблизительно от 250 до 750 п.н. (рис. 2). Этой библиотеке было присвоено имя «DvirIII».

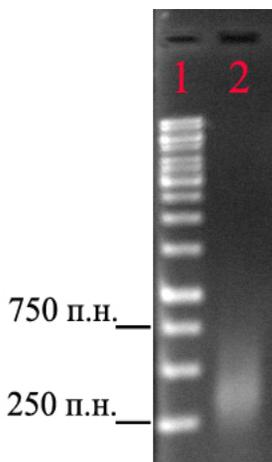


Рис. 2. Электрофореграмма амплифицированного материала хромоцентра политенных хромосом *D. virilis*: 1 – маркер молекулярного веса; 2 – ПЦР-продукт. 1,5%-агарозный гель

*Трехмерная организация ядер трофоцитов D. virilis на разных стадиях политемизации.* Для того чтобы идентифицировать хромосомы и их прицентромерные районы в моделях трехмерной организации ядер трофоцитов *D. virilis*, которые получили с использованием 3D FISH метода, первоначально была проведена *in situ* гибридизация район-специфичной библиотеки ДНК хромоцентра *D. virilis* с хромосомами слюнных желез и трофоцитов *D. virilis* на давленных препаратах и детально изучена ее локализация. В результате *in situ* гибридизации ДНК-библиотеки DvirIII с политенными хромосомами клеток слюнных желез *D. virilis* сигнал был локализован не только в районе хромоцентра, а также в прителомерном районе хромосомы 5 (наиболее протяженный участок, включивший метку), в прицентромерном районе хромосомы 3 и пометилась вся хромосома 6 (рис. 3). Следует также отметить, что были выявлены сигналы в некоторых интеркалярных районах хромосом.

*In situ* гибридизация DvirIII с политенными хромосомами трофоцитов *D. virilis* показала наличие сигнала в тяжях  $\beta$ -гетерохроматина хромоцентра, в прицентромерных районах всех хромосом (рис. 4). Кроме того, пометился теломерный район хромосомы 5, что совпадает с результатами FISH DvirIII с политенными хромосомами клеток слюнных желез. Яркие плотные блоки  $\alpha$ -гетерохроматина хромоцентра и интеркалярные районы хромосом трофоцитов не пометились.

У двукрылых насекомых в яичниках ооцит и трофоцит по происхождению являются сестринскими клетками. Так, в результате оогенеза у дрозофилы образуются 1 ооцит и 15 трофоцитов. В эндоциклах с  $S_2$  по  $S_7$  выявляются эндополиплоидные ядра трофоцитов яичников с различной степенью политенизации и морфологией хроматина: первичные ретикулярные ядра, политенные хромосомы, имеющие гетерохроматиновые блоки, компактные помпонообразные хромосомы, вторичные ретикулярные ядра [16–18].

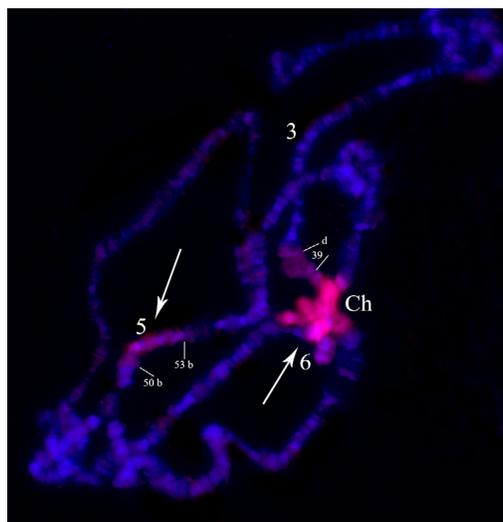


Рис. 3. FISH DvirIII с политенными хромосомами клеток слюнных желез *D. virilis*: Ch – хромосомный центр. 3, 5, 6 – хромосомы. Стрелками указаны районы хромосом с локализованной ДНК-библиотекой DvirIII

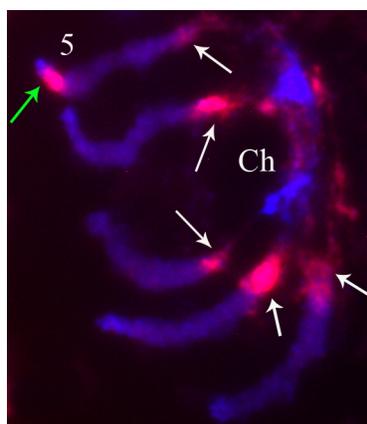


Рис. 4. FISH DvirIII с политенными хромосомами трофоцитов *D. virilis*: Ch – хромосомный центр. 5 – хромосома 5. Белыми стрелками указаны прицентромерные районы хромосом с локализованной ДНК-библиотекой DvirIII. Зеленой стрелкой указан сигнал в прителомерном районе хромосомы 5

Была проведена 3D FISH библиотеки ДНК хромоцентра политенных хромосом *D. virilis* (DvirIII) с хроматином трофоцитов на разных стадиях политенизации. Анализ полученных результатов сопоставляли с результатами по локализации DvirIII на давленных препаратах политенных хромосом (см. рис. 3, 4).

На стадии первичных ретикулярных ядер и на стадии формирования политенных хромосом (рис. 5, *A*, *B*) выявляются ярко окрашенный DAPI блок  $\alpha$ -гетерохроматина и  $\beta$ -гетерохроматин хромоцентра, тотально помеченный DvirIII. В пространстве ядра  $\beta$ -гетерохроматин локально располагается и тесно контактирует с блоком  $\alpha$ -гетерохроматина.

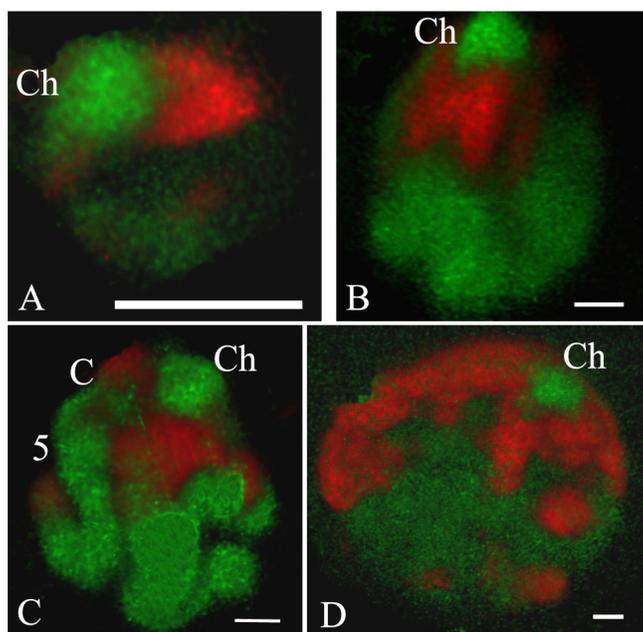


Рис. 5. 3D FISH DvirIII с хроматином трофоцитов *D. virilis*: *A* – стадия первичного ретикулярного ядра; *B* – стадия формирования политенных хромосом; *C* – оформленные политенные хромосомы; *D* – стадия вторичного ретикулярного ядра. Хроматин окрашен DAPI (зеленый), DvirIII (красный). Ch – хромоцентр. 5 – хромосома 5. С – центромерный район хромосомы 5. Масштабная линейка 10 мкм

На сформированных политенных хромосомах DvirIII выявляется в прицентромерных районах каждой хромосомы и в прителомерном районе хромосомы 5 (рис. 5, *C*).

На стадии вторичных ретикулярных ядер (рис. 5, *D*)  $\beta$ -гетерохроматин располагается несколько отдаленно от блока  $\alpha$ -гетерохроматина и в большей степени рассредоточивается в пространстве ядра.

Следует заключить, что на протяжении всех стадий политенизации  $\alpha$ -гетерохроматин остается компактным и не метится ДНК-зондом. В то же

время  $\beta$ -гетерохроматин интенсивно метится и проявляет некоторую динамику в расположении в пространстве ядра по отношению к  $\alpha$ -гетерохроматину.

Таким образом, 3D FISH DvirIII с хроматином трофоцитов *D. virilis* позволила установить, что на протяжении всех стадий политенизации сохраняется хромоцентральная организация ядер трофоцитов.

*Авторы выражают глубокую благодарность канд. биол. наук, научному сотруднику лаборатории эволюционной цитогенетики НИИ Биологии и биофизики ТГУ Г.Н. Артемову за помощь в проведении микродиссекции политенных хромосом.*

### Литература

1. Manuelidis L., Borden J. Reproducible compartmentalization of individual chromosome domains in human CNS cells revealed by in situ hybridization and three-dimensional reconstruction // *Chromosoma*. 1988. Vol. 96, № 6. P. 397–410.
2. Haaf T., Schmidt M. Centromeric association and non-random distribution of centromeres in human tumour cells // *Hum. Genet.* 1989. Vol. 81. P. 137–143.
3. Стегний В.Н. Реорганизация структуры интерфазных ядер в онто- и филогенезе малярийных комаров // Доклады Академии наук СССР. 1979. Т. 249, № 5. С. 1231–1234.
4. Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск : Изд-во НГУ, 1993. 110 с.
5. Стегний В.Н. Эволюционное значение архитектоники хромосом как формы эпигенетического контроля онто- и филогенеза эукариот // *Генетика*. 2006. Т. 42, № 9. С. 1215–1224.
6. Mal'ceva N.I., Zhimulev I.F. Extent of polyteny in the pericentric heterochromatin of polytene chromosomes of pseudonurse cells of *otu* ovarian tumor mutants of *Drosophila melanogaster* // *Mol. Gen. Genet.* 1993. Vol. 240. P. 273–276.
7. Стегний В.Н. Проблема системных мутаций // *Генетика*. 1996. Т. 32, № 1. С. 10–18.
8. Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом. М. : Наука, 1986. 430 с.
9. Вассерлауф И.Э., Стегний В.Н., Ананьина Т.В. Взаимное расположение первичных политенных хромосом яичников у 12 видов группы «*virilis*» рода *Drosophila* (*Sophophora*) // *Генетика*. 1996. Т. 32, № 6. С. 750–754.
10. Вассерлауф И.Э. Динамика ориентации хромосом в ядрах трофоцитов яичников у близкородственных видов подгруппы *D. melanogaster* и группы *D. virilis* // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 313. С. 205–214.
11. Throckmorton L.H. The *virilis* species group // *The genetics and biology of Drosophila*. 1982. Vol. 3B. P. 227–297.
12. Spicer G.S., Bell C.D. Molecular phylogeny of the *Drosophila virilis* species group (*Diptera: drosophilidae*) inferred from mitochondrial 12S and 16S ribosomal RNA genes // *Ann. ent. Soc. Am.* 2002. Vol. 95, № 2. P. 156–161.
13. Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. М. : Мир, 1986. 104 с.
14. Рубцов Н.Б., Алексеев А.А., Беляева Е.С. и др. Микрочлонирующее и характеристика ДНК из районов прицентромерного гетерохроматина политенных хромосом *Drosophila melanogaster* // *Генетика*. 1999. Т. 35, № 1. С. 55–61.
15. Lichter P., Ledbetter S.A., Ledbetter D.H., Ward D.C. Fluorescence in situ hybridization with Alu and L1 polymerase chain reaction probes for rapid characterization of human

- chromosomes in hybrid cell lines // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990. Vol. 87. P. 6634–6638.
16. Painter T.S., Reindorp E.C. Endomitosis in the nurse cells of the ovary of *Drosophila melanogaster* // Chromosoma. 1939. Vol. 1. P. 276–283.
17. King R.C., Riley S.P., Cassidy J.D. Giant polytene chromosomes from the ovaries of a *Drosophila* mutant // Science. 1981. Vol. 212, № 4493. P. 441.
18. Жимулев И.Ф. Политенные хромосомы: морфология и структура. Новосибирск : Наука, 1992. 480 с.

Поступила в редакцию 5 декабря 2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology*. 2013. № 1 (21). P. 173–183

doi: 10.17223/19988591/21/13

Konstantin E. Usov<sup>1,2</sup>, Irina E. Wasserlauf<sup>2</sup>, Alina A. Kokhanenko<sup>2</sup>,  
Daria I. Olushina<sup>1</sup>, Marina S. Sarukhanyan<sup>1</sup>, Vladimir N. Stegny<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

<sup>2</sup>Research Institute of Biology and Biophysics of Tomsk State University, Tomsk, Russia

**ANALYSIS OF THREE-DIMENSIONAL ORGANIZATION OF  
POLYTENE CHROMOSOMES IN THE NUCLEUS NURSE  
CELLS *Drosophila virilis* (Diptera: Drosophilidae)**

*The problem of the spatial organization of the genome is a key to modern genetics. Currently, a significant role in determining the heterochromatin of the spatial organization of chromosomes in the interphase nucleus is demonstrated. The location of the genetic material in the nucleus space largely determines its transcriptional status. Consequently, the study of the spatial organization of chromosomes and pericentromeric heterochromatin regions in the cell nucleus is an important task.*

*Drosophila species are convenient objects for the study of issues related to the spatial organization of chromosomes in the interphase nucleus because they have large and well-structured polytene chromosomes. It was shown that the study of architecture nucleus in generative cell system is of particular importance. Polytene chromosomes of ovarian nurse cells of *D. virilis* have a common chromocenter, consisting of  $\alpha$ - and  $\beta$ -heterochromatin, as well as in the nuclei of the salivary glands. We identified four morphological types of architectonic nuclei nurse cells in 12 species of *virilis* group: a local chromocenter, diffuse chromocenter, chromosomes dispersed in the nucleus space and the chromosomes contacting the pericentromeric regions of the chromosomes to the nuclear envelope. These results were obtained on squashed preparations, and therefore they can be measured only by the presence or absence of chromocenter and associations of chromosomes in relation to each other. Therefore, the aim of the present research was to investigate the three-dimensional organization of pericentromeric heterochromatin regions of chromosomes in the nurse cells of *D. virilis* throughout all stages of polytenization: from primary polytene nuclei with reticular structure to the design of the polytene chromosomes to secondary polytene nuclei with reticular structure. In this connection, there was held microdissection chromocenter of salivary gland polytene chromosomes and established region-specific DNA library (DvirIII). Then, 3D FISH DvirIII with chromatin nurse cells of *D. virilis* was performed at different stages of polytenization. At the stage of primary reticular nuclei there was revealed brightly colored DAPI block  $\alpha$ -heterochromatin, while the  $\beta$ -heterochromatin*

*chromocenter totally marked DvirIII. In the space of the nucleus  $\beta$ -heterochromatin there is a local area and in close contacts with the block  $\alpha$ -heterochromatin. At the stage formed polytene chromosomes DvirIII detected in pericentromeric regions of each chromosome and the telomeric region of chromosome 5. At the stage of secondary reticular nuclei,  $\beta$ -heterochromatin is located remotely with respect to the block  $\alpha$ -heterochromatin and more disperse in nucleus space. Thus, throughout all stages of polytenization  $\alpha$ -heterochromatin remains compact and does not detect DNA probe.  $\beta$ -heterochromatin is labeled extensively and shows some of the dynamics in the position in space of the nucleus relative to the  $\alpha$ -heterochromatin. 3D FISH DvirIII with chromatin nurse cells of *D. virilis* allowed to establish that throughout all stages of polytenization chromocenter maintained in the nucleus of nurse cells.*

**Key words:** *Drosophila virilis*; polytene chromosomes; ovarian nurse cells; heterochromatin; chromocenter; microdissection.

Received December 5, 2012

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524.323

doi: 10.17223/19988591/21/14

**А.И. Пяк, А.С. Ревушкин**

*Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)*

### **РАННИЕ СТАДИИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В НИВАЦИОННЫХ НИШАХ КУРАЙСКОГО ХРЕБТА (ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)**

*Снежный покров является одним из наиболее значимых экзогенных рельефообразующих факторов в высокогорном поясе. Особенности его распределения, связанные в основном с господствующими в зимний период ветрами, ведут к формированию различных по мощности и длительности существования снежников, которые активно трансформируют морфологию исходной поверхности. В рельефе все более заметными и масштабными становятся яркие морфологические черты, связанные с процессами нивации. В результате достаточно длительного воздействия снежников формируются так называемые нивационные ниши, которые на заключительных стадиях своего развития имеют форму амфитеатра. На примере высокогорий Курайского хребта показаны общие закономерности первых этапов формирования растительного покрова в нивационных нишах. Отмечена особая роль влаголюбивых зеленых мхов и отдельных видов цветковых растений, которые во многом определяют дальнейшую судьбу развития не только растительного сообщества, но и самого экотопа в целом.*

**Ключевые слова:** *нивационная ниша; синценогенез; растительность; ранние стадии; высокогорный пояс; Курайский хребет; Юго-Восточный Алтай.*

Алтайская горная система, являясь одной из самых высоких в России, имеет обширные площади высокогорий, в том числе наиболее высокие территории нивального пояса. Несмотря на то что растительный покров высокогорий Алтая достаточно хорошо изучен [1–6], проблема формирования растительности в экстремальных местообитаниях рассматривалась достаточно редко. На необходимость изучения процесса сингенеза обращала внимание А.В. Куминова [2], но первое более-менее последовательное и всестороннее описание этого процесса появилось почти 50 лет спустя [7]. Указанное сочинение посвящено изучению формирования растительности на молодых моренах в связи с современной динамикой ледников. Особенности биологии и экологии растений некоторых экстремальных местообитаний Горного Алтая посвящены работы А.И. Пяк [8] и И.В. Волкова [9]. Вместе с тем вне поля зрения исследователей оказались весьма специфичные и широко представленные в высокогорьях Алтая нивальные местообитания, где также происходит процесс формирования растительности совершенно иного типа.

Абсолютные высоты Курайского хребта близки к современному уровню «снеговой линии» в Юго-Восточном Алтае. Это не позволяет в настоящее время формироваться здесь крупным ледникам, зато обуславливает существование огромного разнообразия снежников, сохраняющихся в течение части или всего теплого периода. Образование их связано в основном с преобладающими в зимний период ветрами (метелевым переносом), и, как следствие, можно наблюдать четкие экспозиционные различия в разных местах. С учетом важной роли снежного покрова в функционировании экосистем, которая проявляется через влияние на климат, рельеф, гидрологические и почвообразовательные процессы, жизнь растений и животных, именно особенности распределения снежного покрова являются характерной чертой высокогорного пояса Курайского хребта.

Снежный покров является одним из наиболее значимых экзогенных рельефообразующих факторов, определяющих, наряду с резкими перепадами температур, обильными осадками, скорость физического и химического выветривания горных пород. Наличие многочисленных снежников заметно трансформирует морфологию исходной поверхности и интенсивно меняет ее современный облик, в котором все более заметными становятся яркие морфологические черты проявления нивации.

Эти процессы хорошо известны и описаны в географической литературе. К примеру, П.А. Окишевым дано следующее определение данного явления: «Нивация – снежная эрозия, разрушительное воздействие снежного покрова на горные породы посредством усиленного морозного выветривания в условиях попеременного замерзания и оттаивания. Происходит главным образом вблизи снеговой границы. Продукты выветривания выносятся талой водой, и в результате под снежником образуется некоторое понижение рельефа» [10]. При этом отмечено, что интенсивность физического выветривания горных пород вблизи снежников в 1,5–3,5 раза выше фоновой [11]. Также происходит существенное повышение интенсивности химического выветривания горных пород под воздействием снежника [12].

Таким образом, наряду с криогенными процессами нивация значительно ускоряет разрушение гор и их планацию, сопровождающуюся сортировкой обломочного материала. В результате достаточно длительного воздействия снежника формируется так называемая нивационная ниша, которая на заключительных стадиях своего развития имеет форму амфитеатра. Причем в процессе своего развития, даже при условии сохранения постоянного направления ветров в зимний период (реальная картина намного сложнее), нивационные ниши, разрастаясь, часто перекрываются. Это приводит к усложнению общей картины и началу накопления снега в новых местах, что, в свою очередь, ведет к формированию новых снежников и зарождению новых нивационных ниш. Вследствие этого на отдельных участках высокогорья по соседству можно наблюдать самые разные стадии развития нивационных ниш, с которыми очень тесно связаны разные этапы формирования высоко-

горной растительности, что позволяет нам проследить и охарактеризовать первые стадии становления растительного покрова в целом.

Наши исследования проводились на водораздельной части Курайского хребта в Юго-Восточном Алтае в истоках ручьев Ортолык и Курайка (бассейн Чуи) и ручья Правая Кубадру (бассейн Башкауса) на абсолютных высотах около 2 900–3 000 м (рис. 1).



Рис. 1. Водораздельная часть Курайского хребта в истоках ручья Правая Кубадру (бассейн Башкауса)

Как известно, наличие снежника ведет к интенсивному вымыванию мелких частиц и отложению их в выположенной части ниже по склону. По мере развития (углубления) нивационной ниши масса накапливаемого снега возрастает, а склон становится все более пологим. Это ведет ко все более длительному сохранению самого снежника и соответственно увеличению продолжительности избыточного увлажнения выположенных участков. Как только увлажнение ложа становится относительно постоянным, по краям многочисленных ручьев поселяются различные влаголюбивые зеленые мхи *Cirriphyllum cirrosum* (Schwägr.) Grout, *Brachythecium turgida* (Hartm.) Kindb., *Calliergon trifarium* (F. Weber & D. Mohr) Kindb., *Philonotis tomentella* Mol., *Bryum schleicheri* Schwaegr., которые вначале образуют узенькие береговые полосы. В дальнейшем разрастание моховых дернин ведет к замедлению стока и подъему его уровня на высоту дернины. Подъем уровня воды в свою очередь инициирует разрастание моховой дернины вширь. При этом краевая валикообразная часть нарастающей моховой дернины возвышается над субстратом на 3–5(8) см (рис. 2). По достижении полосой моховой дернины ширины 1,5–2,0 м сред-

няя, наиболее старая ее часть имеет толщину около 10–15(20) см, а местоположение исходного водотока можно определить только ориентировочно. Сам водоток к этому времени или полностью теряется, просачиваясь сквозь толщу моховой дернины, либо разбивается на несколько сильно извилистых потоков, часто текущих поверх нее. К этому времени видовой состав сообщества, формирующегося на основе разрастающейся моховой дернины, представляет собой весьма пеструю смесь из видов растений разной экологии. Для примера ниже приведено описание одного из таких участков.

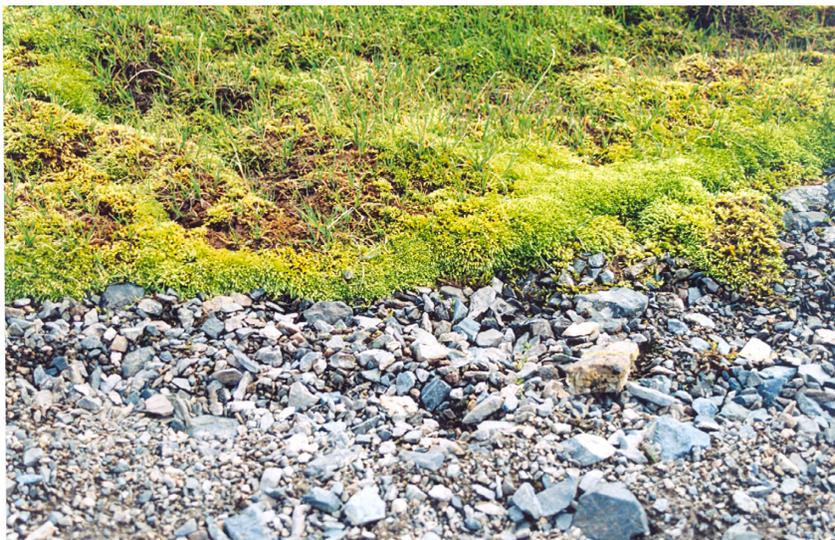


Рис. 2. Краевая валикообразная часть нарастающей моховой дернины, возвышающаяся над субстратом на 3–5(8) см

Участок расположен в водораздельной части в истоках ручья Верхняя Кубадру и представляет собой выположенное ложе снежника (уклон до 3–5°), ориентированного на северо-запад. Многочисленные ручейки образуют почти параллельные водотоки с интервалом 5–10(15) м, по которым развиты полосы моховых дернин шириной до 1,5–2,0 м с достаточно сформированным травяным ярусом. Общее проективное покрытие травяного яруса составляет 20–25%, средняя высота над моховой дерниной около 3–5 см. В моховом покрове доминирует *Cirriphyllum cirrosum*, который составляет до 50% всей дернины. Судя по полному преобладанию этого мха и в краевых частях, именно он определяет скорость разрастания всей дернины. В центральных наиболее увлажненных частях дернины наряду с ним существенную роль играют *Philonotis tomentella* и *Bryum schleicheri*, обилие которых составляет 20–25%. В обсыхающих участках при сильном угнетении *Cirriphyllum cirrosum* поселяются *Rhacomitrium canescens* (Hedw.) Brid., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., а в наиболее сухих – *Scor-*

*pidium turgescens* (C. Jens.) Moenk. Среди высших растений полностью преобладают *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel., *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb., *Saxifraga sibirica* L., которые при примерно равном обилии обеспечивают до 95% общего проективного покрытия. Первые два вида очень многочисленны и своими тонкими и длинными побегами сетью пронизывают практически всю моховую дернину, а *Saxifraga sibirica* образует крупные латки из розеток своих прикорневых листьев, лежащие поверх дернины. Участие других видов незначительно: *Cardamine bellidifolia* L. – до 1%, *Draba oreades* Schrenk – до 1%, *Saxifraga melaleuca* Fischer ex Spreng. – до 1%, *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge – до 1%, а такие виды, как *Chorispora bungeana* Fischer et Meyer, *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht., *Papaver pseudocanescens* M. Popov, *Draba fladnizensis* Wulf., *Poa litvinoviana* Ovcz., *Smelowskia calycina* (Stephan) C.A. Mey., *Saxifraga macrocalyx* Tolm., представлены единичными экземплярами.

Растительный покров на этой стадии развития нивационной ниши представляет собой сложную мозаику (чересполосицу) из зачаточных маломощных моховых дернин и щебнисто-песчано-глинистых участков (рис. 3), занятых открытыми группировками преимущественно цветковых растений (*Eritrichium villosum*, *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov, *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell., *Cerastium lithospermifolium* Fischer, *Saxifraga sibirica*, *Cardamine bellidifolia*, *Chorispora bungeana* и многие другие).



Рис. 3. Растительный покров нивационной ниши на стадии развития зачаточных маломощных моховых дернин

Нетрудно заметить, что первые группировки высших сосудистых растений на разрастающейся моховой дернине формируются в основном за счет

сохранения изначально поселившихся пионерных видов. Но позднее появляются и некоторые специфические растения (или, по крайней мере, виды, оптимально чувствующие себя именно в таких изменившихся условиях) – *Paracolpodium altaicum*, *Dichodon cerastoides*, *Saxifraga melaleuca* и др. Такие же виды, как *Chorispora bungeana*, *Potentilla biflora*, *Smelowskia calycina* и др., несомненно, представляют собой своеобразные реликты растительных сообществ, развивавшихся на голом каменистом субстрате. Дальнейшая судьба их однозначно предрешена, и продолжительность произрастания в моховой дернине зависит от видовой специфики и особенностей онтогенеза.

Продолжающиеся выколаживание поверхности и разрастание моховых дернин рано или поздно приведут к их полному смыканию. Подобное упрощение горизонтальной структуры растительного покрова приведет со временем к полному выпадению петрофитных видов растений и обеднению ценофлоры на первых этапах. В свою очередь, создаются все условия для внедрения и заселения территории видами тундрово-мохово-болотного ценокомплекса. Скорость заселения и формирования полночленных сообществ, несомненно, будет зависеть от наличия и степени удаленности потенциальных источников диаспор, а также присутствия или отсутствия каких-либо факторов, способствующих или, наоборот, препятствующих их успешной миграции.

### Литература

1. Крылов П.Н. Фитостатистический очерк альпийской области Алтая // Известия Томского отделения Русского ботанического общества. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1931. Т. 3, № 1–2. С. 28–83.
2. Куминава А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Изд-во АН СССР, 1960. 450 с.
3. Огурева Г.Н. Ботаническая география Алтая. М. : Наука, 1980. 189 с.
4. Ревушкин А.С. Высокогорная флора Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. 320 с.
5. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Наука, 1988. 288 с.
6. Ревякина Н.В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул : НИИ горного природопользования, 1996. 310 с.
7. Тимошок Е.Е., Нарожный Ю.К., Диркс М.Н. и др. Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая. Томск : Изд-во НТЛ, 2008. 208 с.
8. Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 202 с.
9. Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений : учеб. пособие. Томск : Изд-во ТГПУ, 2005. 416 с.
10. Окишев П.А. Терминологический справочник по геоморфологии и гляциологии гор. Томск : ТГУ, 1999. 120 с.
11. Выркин В.Б. Физическое выветривание пород и микроклимат возле снежников гольцов Прибайкалья и Северного Забайкалья // География и природные ресурсы. 1980. № 4. С. 101–107.
12. Швецов П.Ф., Корейша М.М. Об экзогенном процессе, называемом нивацией // Геоморфология. 1981. № 4. С. 24–31.

Поступила в редакцию 13.01.2013 г.

Andrei I. Pyak, Aleksandr. S. Revushkin

Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

**EARLY STAGES OF VEGETATION COVER FORMATION  
IN THE NIVATIONSNICHE OF THE KURAIKIY RIDGE  
(SOUTH-EASTERN ALTAI)**

The studies which were carried out on the watershed of the Kuraiskiy Ridge in South-Eastern Altai at the headwaters brooks: the Ortolyk and the Kurayka (the basin of the Chuya), the Right Kubadru (the basin of the Bashkaus). The altitude of the Kuraiskiy ridge are close to the modern level of "snow line". This determines the existence of a large number of snowfields, which persist for a part of or all warm period. As it is known, snow cover is one of the most important factors of exogenic relief forming in a high montane zone. The presence of snowfield leads to intensive washing out of small particles and their deposition down the hill. During the development (deepening) of Nivaitonsniche, the mass of accumulated snow increases and the slope becomes less steep.

As soon as the bed humidification becomes relatively constant, hygrophilous green mosses take up residence on the edges of many brooks. Among them dominates *Cirriphyllum cirrosom* (Schwägr.) Grout which amounts up to 50% of moss turf. This moss, dominating in marginal parts, determines the rate of turf proliferation. *Philonotis tomentella* Mol. and *Bryum schleicheri* Schwaegr., the abundance of which is 20–25%, play an important role. In central most humid parts of turf along with *Cirriphyllum cirrosom* (Schwägr.) Grout. Together with them *Brachythecium turgida* (Hartm.) Kindb. and *Calliergon trifarium* (F. Weber & D. Mohr) Kindb are constantly encountered. In dry off parts, at strong oppression of *Cirriphyllum cirrosom*, take up residence *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., as well as in the most arid places – *Scorpidium turgescens* (C. Jens.) Moenk. Among flowering plants, *aracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel., *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb and *Saxifraga sibirica* L., which provide up to 95% of the projective cover, dominate. The first two species are very numerous and its thin and long shoots permeate practically all mossy turf. The involvement of other species of plants is insignificant.

The continued growth of moss turfs leads to slower water runoff and an increase in its level; this initiates moss turf overgrowth broadwise. At this stage of Nivaitonsniche, the vegetation cover is a complex mosaic of incipient low power moss turfs and gravelly-sandy clay exposed areas, which are occupied by pioneering groups of flowering plants (*Eritrichium villosom*, *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhancikov, *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell., *Cerastium lithospermifolium* Fischer, *Saxifraga sibirica*, *Cardamine bellidifolia*, *Chorispora bungeana*, etc). The further flattening of the surface and overgrowth of moss turfs leads to the oversimplifying of the horizontal structure of vegetation cover and the strengthening of the role of tundra-moss-marsh coenotic complex plants.

**Key words:** Nivaitonsniche; sintsenogenez; vegetation; early stages; high-montane zone; Kuraiskiy ridge; South-Eastern Altai.

Received January 13, 2013

УДК 581.543(571.16)

doi: 10.17223/19988591/21/15

**К.А. Крюкова, Н.В. Пинаева**

*Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)*

## **ИСТОРИЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ В ТОМСКЕ И ТОМСКОЙ ГУБЕРНИИ**

*Первые фенологические наблюдения за климатом в Томске проводил казак П. Соломатин в ходе Второй Камчатской экспедиции. После 1737 г. наблюдения за климатом в Томске не велись около ста лет и были вновь начаты в 1830 г. С середины XIX в. в печатных изданиях как по России, так и по Томской губернии появляются фенологические заметки о живой природе. Так, в начале XX в. в Томске и его окрестностях фенологическими объектами являются как животные, так и растения. С 1948 г. под руководством В.Г. Рудского в Томской области организуется фенологическая сеть. Со второй половины XX в. и по сегодняшний день фенологические наблюдения проводятся в Томске и в Томской области разными организациями и учреждениями, а также томскими краеведами.*

**Ключевые слова:** фенология; сезонные явления; фенологические наблюдения; фенологические фазы.

Наблюдения за сезонными изменениями в живой и неживой природе тесно связаны с развитием человеческого общества. Ведь человеку необходимы были знания о закономерностях смен сезонов года и начала наступления, например, сроков посева, сбора ягод.

Изучением сезонных явлений занимается фенология. По мнению А.И. Руденко, «фенология – это наука, изучающая закономерности сезонного развития растительного и животного мира, а также явлений неорганической природы в их взаимосвязи и взаимодействии» [1]. Эта наука всегда развивалась как пограничная дисциплина между биологическими и географическими науками [2, 3]. В биологических науках фенология изучает закономерности сезонного развития организмов, обитающих в определенных условиях среды, и взаимосвязана с такими разделами биологии, как ботаника, зоология, энтомология и др. В географических науках фенология изучает те же закономерности в связи с географическим положением объектов наблюдения и связана с такими разделами, как метеорология, гидрология, климатология и ландшафтоведение.

Принято считать, что первые фенологические наблюдения в России стали проводиться по указу Петра I. В 1721 г. он повелел А.Д. Меньшикову присылать ему из разных окрестностей строящегося тогда Петербурга веточки деревьев и кустарников с развернувшимися листьями «...с подписанием чисел, дабы узнать, где ранее началась весна...» [4].

Фенологические наблюдения в Томске и Томской губернии были организованы во время проведения Академией наук Второй Камчатской экспеди-

ции (1733–1743). В экспедиции приняли участие Г.Ф. Миллер, И.Г. Гмелин, С.П. Крашенинников и др. На академика И.Г. Гмелина возлагалась организация метеорологических станций и наблюдений за климатом по пути следования экспедиции [5]. Для этого академик Д. Бернулли разработал специальную инструкцию по проведению метеорологических исследований.

Организация метеорологических наблюдений на местах была возложена на казаков, «обладающих светлой головой, которые умели читать и писать. Такой казак получал тем самым преимущество перед собратьями, бывал освобожден от всех городских повинностей» [6]. В Томске метеорологические наблюдения осуществлялись казаком П. Соломатинным до 1737 г. [7].

Во время проведения экспедиции всего основали 20 метеостанций. Полученные данные со всех метеостанций передавались в архив Академии наук, но только малая их часть была напечатана. Предполагается, что многие материалы наблюдений были увезены в Париж директором Астрономической обсерватории И.Н. Делилем и вошли в книгу Л. Котта «Метеорология», изданную в 1784 г. [6]. В книге имеется метеорологическая сводка, в которой также присутствуют данные с метеостанций Казани, Екатеринбурга, Тобольска, Ямышево, Томска, Енисейска, Иркутска, Нерчинска.

После 1737 г. метеорологические наблюдения не велись в Томске около 100 лет и возобновились в 1830 г. работниками учебных учреждений [8]. Так, с 1830 по 1843 г. наблюдения проводил И.Г. Новотроицкий (директор училищ Томской губернии); с ноября 1846 по июнь 1873 г., но с небольшими пропусками, – С. Эльснер (учитель гимназии); затем, с сентября 1873 по ноябрь 1884 г., – П.А. Буткеев (смотритель духовного училища); с 1884 по 1924 г. – Г.К. Тюменцев (директор реального училища) [9]. В период наблюдений с 1830 по 1924 г. расположение метеорологических станций в городе часто менялось, так как зависело от места жительства наблюдателя. В 1934 г. станцию перенесли на южную окраину города, где она находится в настоящее время.

Первая фенологическая сводка по России опубликована в 1854 г. в форме «Сельской летописи», где имелись также материалы по Томской губернии (села Кулаковское и Легостаевское) [10]. По этим пунктам давалась характеристика всех сезонов года с основными сезонными явлениями, такими как появление первого снега, установление устойчивого снежного покрова и сход снега, замерзание и вскрытие рек. Отмечались сезонные явления у животных. Например, прилет и отлет птиц (журавлей, уток, гусей и др.), вылет пчел. Для древесной (березы, осины, черемухи) и кустарниковой (черной и красной смородины, калины) растительности были указаны три фенофазы: цветение, созревание плодов и листопад. Отдельно также отмечались основные фенофазы у зерновых культур (рожь, ярица, ячмень).

Необходимо отметить, что заметки о климатических данных публиковались с первых номеров газеты «Томские губернские ведомости» (выходила с 1858 г.) [11]. Заметки представляли собой сводную таблицу за неделю, в которой приводились следующие характеристики: атмосферное давление,

«степень тепла на солнце», наименьшее тепло, упругость паров, «дождь или снег», состояние неба, направление и сила ветра. С 1 марта 1877 г. выходит «Сибирская газета», где на последней странице публикуются метеорологические наблюдения в г. Томске [7]. В наблюдениях отмечались атмосферное давление, температура воздуха, относительная влажность, направление и сила ветра, характеристика облачности, а в примечаниях указывалось, был ли утром туман или другие атмосферные явления.

В 1877 г. в Сибири открылся Западно-Сибирский отдел Императорского Русского географического общества (РГО) [12], в обязанности которого входило исследование Западной Сибири и стран, с нею сопредельных. В «Записках Западно-Сибирского отдела Императорского РГО» за 1879 г. имеются сведения о сезонных явлениях природы Томска и Томской губернии за 1878–1880 гг. [13]. Так, например, было зарегистрировано: замерзание р. Томь в 1878 г. – 16 октября и в 1879 г. – 27 октября; вскрытие р. Томь в 1879 г. – 21 апреля и в 1880 г. – 22 апреля.

В 1892 г. была организована метеорологическая комиссия в Сибири, и между ее участниками «возникла мысль об устройстве повсеместно в Западной Сибири неинструментальных наблюдений и, между прочим, наблюдений над вскрытием и замерзанием вод» [14]. В 1894 г. комиссией были разосланы инструкции и бланки для организации наблюдений весной и осенью. В программе наблюдений необходимо было регистрировать даты начала явлений на реках: когда разломало лед, когда водный бассейн очистился ото льда, первое появление шуги, когда водный бассейн окончательно покрылся льдом на реках. Наблюдения над вскрытием и замерзанием вод в Западной Сибири в 1894 г. велись в Тобольской и Томской губерниях, Акмолинской, Семипалатинской и Семиреченской областях. В Томской губернии наблюдения проводились в семи округах: Барнаульском, Бийском, Каинском, Кузнецком, Мариинском, Нарымском крае, Томском.

В 1896 г. В.Г. Бажаевым опубликован «Краткий сельскохозяйственный обзор Томской губернии за 1895 год», в котором указываются данные по семи округам (Барнаульский, Бийский, Змеиногорский, Каинский, Кузнецкий, Мариинский, Томский) [15]. В этом обзоре было приведено описание климатических данных по зиме, весне и лету. По округам приводились средние даты по: установлению санного пути, замерзанию и вскрытию рек, началу таяния снега и его полному сходу, последнему заморозку весной, а также средние даты фенологических фаз озимых посевов (зеленение, колошение, зацветание) и трав (зеленение и зацветание). Обобщения метеорологических данных по XIX в. по Томску и Томской губернии публиковались Г.И. Вильдом («О температуре воздуха в Российской империи»), В.Г. Бажаевым [16], Ф.Я. Капустиным [17], Г.К. Тюменцевым [18], Н.И. Масленниковым [9] и др.

Необходимо отметить, что с середины XIX в. помимо метеорологических наблюдений стали проводиться и публиковаться фенологические наблюдения за животным и растительным миром.

Так, например, известный фенолог Томска, профессор Томского университета Г.Э. Иоганзен проводил свои наблюдения за живой и неживой природой. Он начал публиковать первые заметки по фенологии в газете «St. Petersburg Herald» (1894–1896). Фенологические объекты его находились в Томске и его окрестностях, в Дачном городке (на левом берегу р. Томь), а также в Университетской роще. Фенологические наблюдения Г.Э. Иоганзен проводил более 30 лет и вел фенологический дневник. С 1911 г. он начинает публиковать свои дневники, содержащие сведения о метеорологических явлениях и сезонных явлениях в животном и растительном мире [19]. В 1919 г. профессором П.Н. Крыловым в систематическом отделе Ботанического сада Томского университета начаты фенологические наблюдения за развитием растений. Продолжила фенологические наблюдения П.Н. Крылова его ученица – профессор Л.П. Сергиевская [20].

Работа Л.П. Сергиевской «Фито-фенологические наблюдения, проведенные в Томске и его окрестностях в 1919–1921, 1923–1925 гг.» представляет собой хорошую сводку материалов по фенологии г. Томска. В ней приведены данные о времени наступления 11 фаз развития 413 видов растений дикорастущих и культурных, сведенные в таблицы. Во вступительной части автор определяет главные черты входа вегетации в рассматриваемой местности, причем для каждой фазы развития указывает время начала, наибольшего развития и конца. К статье также приложены несколько диаграмм, изображающих ход развития листьев и цветения наблюдавшихся видов.

В 1948 г. было утверждено постановление об открытии Томского отдела Всесоюзного географического общества, куда входила фенологическая секция. Ее руководителем был назначен В.Г. Рудский [21]. Он организовал фенологическую сеть в Томской области, куда входили добровольные корреспонденты, краеведы, школьники. В 2002 г. вышла книга В.Г. Рудского «Неделя за неделей. Календарь томской природы», в которой были использованы результаты наблюдений как самого автора, так и Г.Э. Иоганзена, С.П. Миловидова [22]. В этой книге дается характеристика 12 субсезонов года в Томске, указаны средние даты (а также ранние и поздние) наступления разных сезонных явлений.

Во второй половине XX в. сотрудниками Сибирского ботанического сада (СибБС) в Томске проводятся многолетние фенологические наблюдения за древесными и кустарниковыми растениями. Так, В.А. Морякина в СибБСе проводила наблюдения за основными фенофазами местных и интродуцированных видов древесных растений [23]. С 1965 г. В.Д. Осипова начала вести наблюдения за интродуцированными и местными видами кустарников [24].

В 1975 г. опубликованы «Календари природы Сибири», где имеются две сводки данных по г. Томску [25]. В первой сводке представлены данные Г.Э. Иоганзена по средним датам двух фенофаз: начала цветения травянистых растений с 1911 по 1927 г. и начала прилета птиц с 1894 по 1928 г. Во второй сводке представлена информация А.Г. Гончаровой, В.А. Морякиной и В.Д. Осиповой за период с 1954 по 1969 г. по средним датам основных фенофаз только для древесных и кустарниковых растений.

В 1979 г. Д.Г. Крепак опубликовал «Календарь природы г. Томска и его окрестностей», где обобщил свои наблюдения за период с 1967 по 1977 г. [26]. В этом календаре он указал сроки (как ранние, так и поздние) наступления основных сезонных явлений в живой и неживой природе по сезонам года. Например, для неживой природы отмечены такие сезонные явления, как первая капель, начало и окончание ледохода, первый осенний заморозок и др. У растений были отмечены сроки прохождения основных фенофаз: облиствение, цветение, созревание плодов и листопад. В животном мире отмечены наблюдения за прилетом и отлетом птиц.

В 1984 г. вышло учебное пособие Н.В. Рутковской «География Томской области (Сезонно-агроклиматические ресурсы)» [27], где она представила «Биоклиматический календарь окрестностей г. Томска».

На сегодняшний день ГУ «Томский центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» на территории Томской области располагает 23 метеостанциями. На станциях регистрируются в основном климатические данные (температура и влажность воздуха, сумма осадков, высота снежного покрова, глубина промерзания почвы и др.), а также отмечаются даты начала фенофаз для растений: березы (сокодвижение, разворачивание листьев, цветение), смородины (набухание и распускание почек), злаковых растений (появление всходов, появление третьего листа, кущение, выход в трубку, формирование колоса и цветка).

Старейший фенолог Томска В.Г. Рудский продолжает вести свои наблюдения за живой и неживой природой. Его данные находятся на интернет-ресурсе «Погода в Томске», где отмечены сроки начала всех подсезонов года со своими сезонными явлениями. Необходимо отметить, что он также является координатором фенологического проекта «Наблюдаем природу» по Западной Сибири.

Сотрудники зоомузея ТГУ проводят наблюдения за птицами в условиях г. Томска, одновременно отмечая начало фенофаз у растений (наблюдения и фотоотчеты доступны на сайте «Зоомузей ТГУ, Томское отделение Союза охраны птиц России»).

Таким образом, фенологические наблюдения в Томске и Томской области продолжают и сегодня. Регистрируются сезонные явления в неживой природе (гидрогеологические и метеорологические), в растительном (древесная, кустарниковая и травянистая растительность) и в животном (насекомые, птицы, млекопитающие) мире, которые проводят разные учреждения и организации, а также просто любители природы. Наблюдения за древесной, кустарниковой и травянистой растительностью проводятся сотрудниками СибБСа, сотрудниками и студентами некоторых кафедр ТГУ (ботаника, лесное хозяйство и ландшафтное строительство и др.) и сотрудниками Томского научного центра СО РАН.

### *Литература*

1. Руденко А.И. К вопросу о путях развития и использования фенологии в народном хозяйстве // Географический сборник. Вопросы фенологии. 1957. IX. С. 5–21.

2. Федотова В.Г. История и современное состояние отечественной фенологии // Биосфера. 2012. Т. 4, № 1. С. 69–75.
3. Hopp R.J., Vittum M.T., Canfield N.L., Dethier B.E. Regional phenological studies with Persian lilac (*Syringa persica*) // New York's food and life sciences bulletin. 1972. № 17. P. 1–8.
4. Святский Д.О. Фенология в краеведческой работе. Сезонные наблюдения и их обработка, справочное руководство краеведа. Л., 1926. 105 с.
5. Хргиан А.Х. Очерки развития метеорологии. Л. : Гидрометеиздат, 1948. 349 с.
6. Тихомиров Е.И. Из истории метеорологических наблюдений в Сибири в XVIII веке // Климат и погода. 1929. № 4 (25). С. 101–111.
7. Слуцкий В.И. История метеорологии в Томском университете : учеб. пособие. Томск : Изд-во Томского ЦНТИ, 1998. 100 с.
8. Климат Томска. Л. : Гидрометеиздат, 1982. 176 с.
9. Масленников Н.И. Климат Томска // Труды Томского университета. 1939. Т. 95. С. 31–77.
10. Сельская летопись, составленная из наблюдений, могущих служить к определению климата России в 1851. СПб., 1854. Т. 1.
11. Адрианов А.В. Томск в прошлом и настоящем. Томск : Сибирская книга магазина Михайлова и Макушина, 1890. 490 с.
12. Отчет Западно-Сибирского отдела Императорского русского географического общества за 1878 год // Записки Западно-Сибирского отдела Императорского русского географического общества. 1879. Кн. I. С. 1–2.
13. Описание пути от Зайсанского поста чрез г. Булун-Тохой до г. Гучена // Записки Западно-Сибирского отдела Императорского русского географического общества. 1879. Кн. I. С. 3–7.
14. Брейтшгам П. Труды метеорологической комиссии при Западно-Сибирском отделе Императорского Русского географического общества // Записки Западно-Сибирского отдела Императорского русского географического общества. 1879. Кн. XVIII, вып. I. 1895. С. 1–27.
15. Бажаяев В.Г. Краткий сельскохозяйственный обзор Томской губернии за 1895 год. Томск : Паровая Типо-Литография П.И. Макушина, 1896. 62 с.
16. Бажаяев В.Г. Очерки климатических условий Томской губернии. Томск : Паровая Типо-Литография П.И. Макушина, 1896. 59 с.
17. Капустин Ф.Я. Некоторые сведения о климате Томска // Научные очерки Томского края. Томск, 1898. 9 с.
18. Тюменцев Г.К. Общие выводы из 37-летних (1874–1910) метеорологических наблюдений в г. Томске. Томск : Типо-литография Сибирск. т-ва печатн. дела, 1912. 18 с.
19. Иоганзен Г.Э. Томская природа в 1911 году. Томск : Паровая типография Н.И. Орловой, 1912. 17 с.
20. Сергиевская Л.П. Фито-фенологические наблюдения, проведенные в Томске и его окрестностях в 1919–21, 1923–25 гг. // Известия Томского государственного университета. 1926. Т. 77. 84 с.
21. Земцов А.А. Томскому отделу географического общества СССР 35 лет // Вопросы географии Сибири. 1984. Вып. 16. С. 127–129.
22. Рудский В.Г. Неделя за неделей. Календарь томской природы. Томск : Печатная мануфактура, 2002. 112 с.
23. Морякина В.А. Рост и развитие деревьев и кустарников, интродуцированных в Томске : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1969. 262 с.
24. Осипова В.Д. Продолжительность цветения кустарников в Томске // Интродукция и акклиматизация растений. 1973. Вып. 9. С. 10–14.
25. Календари природы Сибири : сб. науч. тр. Л., 1975. 152 с.
26. Крепак Д.Г. Календарь природы г. Томска и его окрестностей // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. 1979. С. 148–153.
27. Рутковская Н.В. География Томской области (Сезонно-агроклиматические ресурсы). Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. 157 с.

Ksenia A. Kryukova, Nina V. Pinaeva

*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

## HISTORY OF PHENOLOGICAL OBSERVATIONS IN TOMSK AND TOMSK OBLAST

*This article describes the history of phenological observations in Tomsk and Tomsk oblast. Phenological observations in Tomsk and Tomsk oblast were organized by the Academy of Sciences during the Second Kamchatka Expedition (1733–1743). The observations in Tomsk were carried out by cossack P. Solomatin till 1737. After 1737 meteorological observations were not carried out in Tomsk for about hundred years and were started in 1830. The first summary of phenological material was published in 1854 in the form of «Rural Chronicle» in Russia, where there was also evidence of two points of Tomsk oblast (villages of Kulakowskoe and Legostaevskoe). According to these item, the characteristics of all the seasons of the year with the major seasonal phenomena in living and non-living nature were studied. The West Siberian department of the Imperial Russian Geographical Society was opened in Siberia in 1877. In the notes of this department for 1879 there is evidence of seasonal natural phenomena of Tomsk and Tomsk oblast for 1878–1880 by freezing and opening of the Tom river. In 1896 there was published «A short overview of the agricultural province of Tomsk for 1895» by V.G. Bazhaev, which mentions seven districts. In this review there was given a description of climate data by seasons: winter, spring and summer. There were given average dates in all counties according to freezing and opening of rivers, snow melting and its complete disappearanc and last frost in spring. Also, there is presented the average dates of phenological phases of winter crops (greening, earing, flowering) and herbs (greening and flowering).*

*It should be noted that from the middle of the XIX century, in addition to meteorological observations there were conducted and published phenological observations of the flora and fauna. He spent his observations of animate and inanimate nature in Tomsk and its surroundings, in a resort town (on the left bank of the Tom river) and the University grove. Since 1911 he began to publish his diaries of phenological observations. In 1919 phenological observations were started by professor P.N. Krylov in the systematic section of the Botanical Garden of Tomsk State University for the development of plants and were continued by his student, professor L.P. Sergievskaya. It was approved by a decision on opening the Tomsk Department of the All-Union Geographical Society in 1948, which included the phenological section. V.G. Rudskii was appointed its supervisor; who organized the phenological network in Tomsk region. In the second half of the twentieth century, calendars of Tomsk were published, and the staff of the Siberian Botanical Garden held long-term phenological observations of trees and shrubs.*

*At present, phenological observations in Tomsk and Tomsk oblast are held for seasonal phenomena of inanimate (hydrogeological and meteorological) and live (in flora and fauna) nature that are conducted by different institutions and organization as well as nature lovers.*

**Key words:** *phenology, seasonal phenomena, phenological observations, phenological phases.*

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

**Андреяшкина Нелли Иосифовна** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

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

**Андрианова (Москвичева) Анна Владимировна** – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела № 7 Вычислительной физики Института вычислительного моделирования СО РАН (г. Красноярск).

E-mail: [andrav@icm.krasn.ru](mailto:andrav@icm.krasn.ru)

**Бекет Ульхан** – PhD, директор Социально-экономического научного центра при АН Монголии (г. Ульгий, Монголия).

E-mail: [beketu@yahoo.com](mailto:beketu@yahoo.com)

**Белых Елена Анатольевна** – студентка кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [insect@bio.tsu.ru](mailto:insect@bio.tsu.ru)

**Вассерлауф Ирина Эгоновна** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории эволюционной цитогенетики Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [gene@res.tsu.ru](mailto:gene@res.tsu.ru)

**Веснина Любовь Викторовна** – доктор биологических наук, профессор, директор Алтайского филиала ФГУП «Госрыбцентр» Алтайского научно-исследовательского института водных биоресурсов и аквакультуры (г. Барнаул).

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

**Воротов Александр Александрович** – магистрант кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [insect@bio.tsu.ru](mailto:insect@bio.tsu.ru)

**Гуль Елизавета Викторовна** – младший научный сотрудник лаборатории физиологии высшей нервной деятельности Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета; аспирант кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университетам (г. Томск).

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

**Дулепова Наталья Алексеевна** – аспирант лаборатории геосистемных исследований Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).

E-mail: [file10-307@yandex.ru](mailto:file10-307@yandex.ru)

**Есипенко Елена Александровна** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии высшей нервной деятельности Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Ефимова Марина Васильевна** – кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [stevmv555@gmail.com](mailto:stevmv555@gmail.com)

**Зеленская Анна Евгеньевна** – младший научный сотрудник лаборатории физиологии высшей нервной деятельности Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Иванов Юрий Валерьевич** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва).

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

**Карташов Александр Валерьевич** – научный сотрудник лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва).

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

**Королюк Андрей Юрьевич** – доктор биологических наук, зав. лабораторией геосистемных исследований Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).

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

**Конусова Ольга Леонидовна** – старший преподаватель кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [insect@bio.tsu.ru](mailto:insect@bio.tsu.ru)

**Коханенко Алина Андреевна** – младший научный сотрудник лаборатории эволюционной цитогенетики Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [gene@res.tsu.ru](mailto:gene@res.tsu.ru)

**Кривова Наталья Андреевна** – доктор биологических наук, зав. отделом физиологии Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [nakri@res.tsu.ru](mailto:nakri@res.tsu.ru)

**Крутенкова Елена Павловна** – младший научный сотрудник лаборатории физиологии высшей нервной деятельности Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Крюкова Ксения Александровна** – аспирант кафедры лесного хозяйства и ландшафтного строительства Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [pinus\\_sibirika@mail.ru](mailto:pinus_sibirika@mail.ru)

**Кузнецов Владимир Васильевич** – чл.-кор. РАН, директор Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва); профессор кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Кулижский Сергей Павлович** – доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой почвоведения и экологии почв Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Кучер Аксана Николаевна** – профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [aksana.kucher@medgenetics.ru](mailto:aksana.kucher@medgenetics.ru)

**Малюфий Марина Константиновна** – студент кафедры физиологии растений и биотехнологии, лаборант лаб. биотехнологии и биоинженерии Биологического института Томского государственного университетам (г. Томск).

E-mail: [marina\\_malofii@mail.ru](mailto:marina_malofii@mail.ru)

**Мануйлова Арина Владимировна** – магистрант кафедры физиологии растений и биотехнологии, лаборант лаборатории биотехнологии и биоинженерии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [arinamanuylova@gmail.com](mailto:arinamanuylova@gmail.com)

**Намзалов Бимба-Цырен Батомункуевич** – профессор, доктор биологических наук, зав. кафедрой ботаники Бурятского государственного университета (г. Улан-Удэ).

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

**Олонова Марина Владимировна** – доктор биологических наук, профессор кафедры экологического менеджмента Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [olonova@green.tsu.ru](mailto:olonova@green.tsu.ru)

**Олюшина Дарья Ивановна** – магистрант кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [gene@res.tsu.ru](mailto:gene@res.tsu.ru)

**Островерхова Надежда Васильевна** – доцент, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Пан Эдгар Сергеевич** – студент кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Пермякова Галина Валерьевна** – научный сотрудник Алтайского филиала ФГУП «Госрыбцентр» – Алтайского научно-исследовательского института водных биоресурсов и аквакультуры (г. Барнаул); аспирант кафедры биологии, биоресурсов и аквакультуры Новосибирского государственного аграрного университета (г. Новосибирск).

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

**Пинаева Нина Владимировна** – кандидат биологических наук, доцент кафедры лесного хозяйства и ландшафтного строительства Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [n.v.pinaeva@gmail.ru](mailto:n.v.pinaeva@gmail.ru)

**Погорелов Юрий Лукич** – кандидат геолого-минералогических наук, руководитель научно-практического центра «Апис» при кафедре зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [insect@bio.tsu.ru](mailto:insect@bio.tsu.ru)

**Пяк Андрей Ильич** – доцент, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [a\\_pyak@rambler.ru](mailto:a_pyak@rambler.ru)

**Ревушкин Александр Сергеевич** – профессор, доктор биологических наук, зав. кафедрой ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [a\\_pyak@rambler.ru](mailto:a_pyak@rambler.ru)

**Рязанова Маргарита Константиновна** – студентка кафедры физиологии человека и животных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [razanovamargarita@gmail.com](mailto:razanovamargarita@gmail.com)

**Савочкин Юрий Валерьевич** – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва).

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

**Санданов Денис Викторович** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории медико-биологических исследований Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ).

E-mail: [sdenis1178@mail.ru](mailto:sdenis1178@mail.ru)

**Саруханян Марина Сергеевна** – магистрант кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [gene@res.tsu.ru](mailto:gene@res.tsu.ru)

**Середина Валентина Петровна** – профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [seredina\\_v@mail.ru](mailto:seredina_v@mail.ru)

**Сokolov Денис Александрович** – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории рекультивации почв Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск).

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

**Стегний Владимир Николаевич** – профессор, доктор биологических наук, зав. лабораторией эволюционной цитогенетики Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета; зав. кафедрой цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: [gene@res.tsu.ru](mailto:gene@res.tsu.ru)

**Усов Константин Евгеньевич** – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории эволюционной цитогенетики Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета; доцент кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Ходанович Марина Юрьевна** – доктор биологических наук, зав. лабораторией физиологии высшей нервной деятельности Научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск).

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

**Чжанг Даюань** – PhD, ученый секретарь Турфанского ботанического сада Синцзянского Института экологии и географии КАН (г. Урумчи, Китай).

E-mail: [Daoyuanzhang@163.net](mailto:Daoyuanzhang@163.net)

**Шумейко Екатерина Владимировна** – студентка аграрного факультета Российского университета дружбы народов (г. Москва).

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

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» был выделен в самостоятельное периодическое издание из общенаучного журнала «Вестник Томского государственного университета» в 2007 г.

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. Кроме того, публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам, рецензии и хроника.

Все статьи, поступающие в редакцию журнала, подлежат обязательному рецензированию. В настоящее время публикации в журнале осуществляются на некоммерческой основе. Полнотекстовые версии вышедших номеров размещены на сайте журнала: <http://vestnik.tsu.ru/biology>.

Основные требования к представляемым статьям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных, правильное оформление рукописи.

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» является реферируемым, рецензируемым, 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»**.

Журнал 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.), ему присвоен международный стандартный номер серийного издания (ISSN 1998-8591).

«Вестник Томского государственного университета. Биология» выходит ежеквартально и распространяется по подписке, его подписной индекс 44024 в объединенном каталоге «Пресса России».

**Адрес редакции:** 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, ГОУ ВПО «Томский государственный университет», Биологический Институт.

Председатель редакции журнала – д-р биол. наук, профессор С.П. Кулижский  
Тел. раб. 8–(382–2)–529–853  
Факс (382–2)–529–853  
E-mail: [decan@bio.tsu.ru](mailto:decan@bio.tsu.ru)

Ответственный секретарь редакции журнала – канд. биол. наук Е.Е. Акимова  
Факс (382–2)–529–853  
E-mail: [vestnictsubiology@sibmail.com](mailto:vestnictsubiology@sibmail.com)

The scientific journal “**Tomsk State University Journal of Biology**” publishes the results of the completed original researches (theoretic and experimental articles) in different areas of contemporary biology which have not been published before in this or any other edition. Besides it includes descriptions of conceptually new methods of research, round-up articles on particular topics, reviews and chronicle.

The decision on publication is taken by the scientific editorial board after reviewing, considering its correspondence to the subject area of the journal, topicality of the problem, scientific and practical novelty and value, professionalism of work execution including statistical treatment of data research materials and quality of material preparation and presentation.

The main requirements to the articles are novelty and validity of factual material, clarification and brevity of the summary, reproducibility of experimental data and appropriate presentation of the manuscript (to know more about the requirements to the rules of material presentation, please, see “Presentation rules”). **The medium term of publication is 1–2 years after receiving a paper variant of the package of documents.**

The scientific journal “Tomsk State University Journal of Biology” is read and reviewed and is included on “The list of the leading reviewed scientific journals and editions where the main scientific results of candidate’s or doctoral thesis are to be published” (Decision of the State Commission for Academic Degrees and Titles as of February 19, 2010, № 6/6 – <http://vak.ed.gov.ru/ru/news/allnews/index.php?id4=2571>). The journal is registered in Russian Federal Service for Supervision in the Sphere of Mass Communication, Communications and the Protection of Cultural Heritage (certification of registration: PI № FS 77-29499 as of September 27, 2007). It is given an international standard serial edition number (ISSN 1998-8591).

All articles received by the editorial board are to be reviewed. Publications in the journal are free (on non-commercial basis).

“Tomsk State University Journal of Biology” is issued quarterly and is **distributed by subscription only**; its subscription index can be found in the unified catalogue “The Press of Russia”. Full-text versions of the issued editions are available at “Archives”.

**Address:** Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., Tomsk, 634050, Russia.

Chairman – Sergey P. Kulizhskiy, Doctor of Biology, Professor  
Phone 8–(382–2)–529–853  
Fax (382–2)–529–853  
E-mail: [decan@bio.tsu.ru](mailto:decan@bio.tsu.ru)

Executive secretary – Elena E. Akimova, Candidate of Biology  
Fax (382–2)–529–853  
E-mail: [vestnictsubiology@sibmail.com](mailto:vestnictsubiology@sibmail.com)

Научный журнал

**ВЕСТНИК**

Томского государственного университета

**БИОЛОГИЯ**

2013. № 1 (21)

Редактор  
Корректор  
Оригинал-макет  
Дизайн обложки

К.В. Полькина  
Н.А. Афанасьева  
А.И. Лелоюр  
Я. Якобсона  
(проект «Пресс-интеграл»,  
факультет журналистики ТГУ)

---

Подписано в печать 13.03.2013 г. Формат 70x108 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Усл. печ. л. 19,6. Тираж 500 экз. Заказ №

---

Отпечатано на оборудовании  
Учебно-производственной типографии  
Томского государственного университета  
634000, г. Томск, пр. Ленина, 6б